

597.556.4(267)

Ц 186

ПРОВ 2010

ПРОВ 98

ОРДЕНА ЛЕНИНА И ОРДЕНА ДРУЖБЫ НАРОДОВ АКАДЕМИИ НАУК УКРАИНЫ
ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ ИМ. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

На правах рукописи
УДК 597.556.4.(267)

ЦАРИН Сергей Анатольевич

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ КОМПЛЕКСЫ МИКТОФИД (МУСТОРНИДАЕ)
ЗВУКОРАССЕИВАЮЩИХ СЛОЕВ (ЗРС)
ТРОПИЧЕСКОЙ ЗОНЫ ИНДИЙСКОГО ОКЕАНА.

Специальность
03.00.18 - гидробиология

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Работа выполнена в отделе ихтиологии Института
биологии южных морей им. А. О. Ковалевского АН Украины

Научный руководитель: доктор биологических наук
Г. В. Зуев

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
Э. З. Самышев

кандидат биологических наук
В. Э. Беккер

Ведущее учреждение: Всесоюзный научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО)

Защита состоится "4" мая 1992 г. в _____ часов на
заседании специализированного совета Д 016.12.01 при Институте
биологии южных морей АН Украины (Севастополь, 335000, пр-т Нахи-
мова, 2).

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института
биологии южных морей АН Украины.

осу:
специали-

Г. Сергеева

Актуальность проблемы. Долгое время интенсивно научные исследования биологических ресурсов Мирового океана, в том числе, и рыбных, проводились в основном в прибрежных водах. Это было связано с наивысшей продуктивностью этих районов, с их доступностью для промысла и мониторинга.

В настоящий момент в связи с введением 200-мильных экономических зон подавляющим большинством прибрежных государств, отечественный рыболовный флот утратил доступ во многие традиционные районы промысла. Кроме того, наблюдается устойчивая тенденция снижения запасов промысловых видов. Необходимо искать новые районы и объекты промысла. Полигоном таких поисков стали открытые воды океана, а объектами в числе прочих могут стать мелкие мезопелагические рыбы, наиболее массовыми из которых являются представители семейства миктофовых или светящихся анчоусов (*Myctophidae*). Это семейство насчитывает свыше 200 видов, а запасы их в Мировом океане оценены в величину около 1 млрд. т. (Моисеев, 1984).

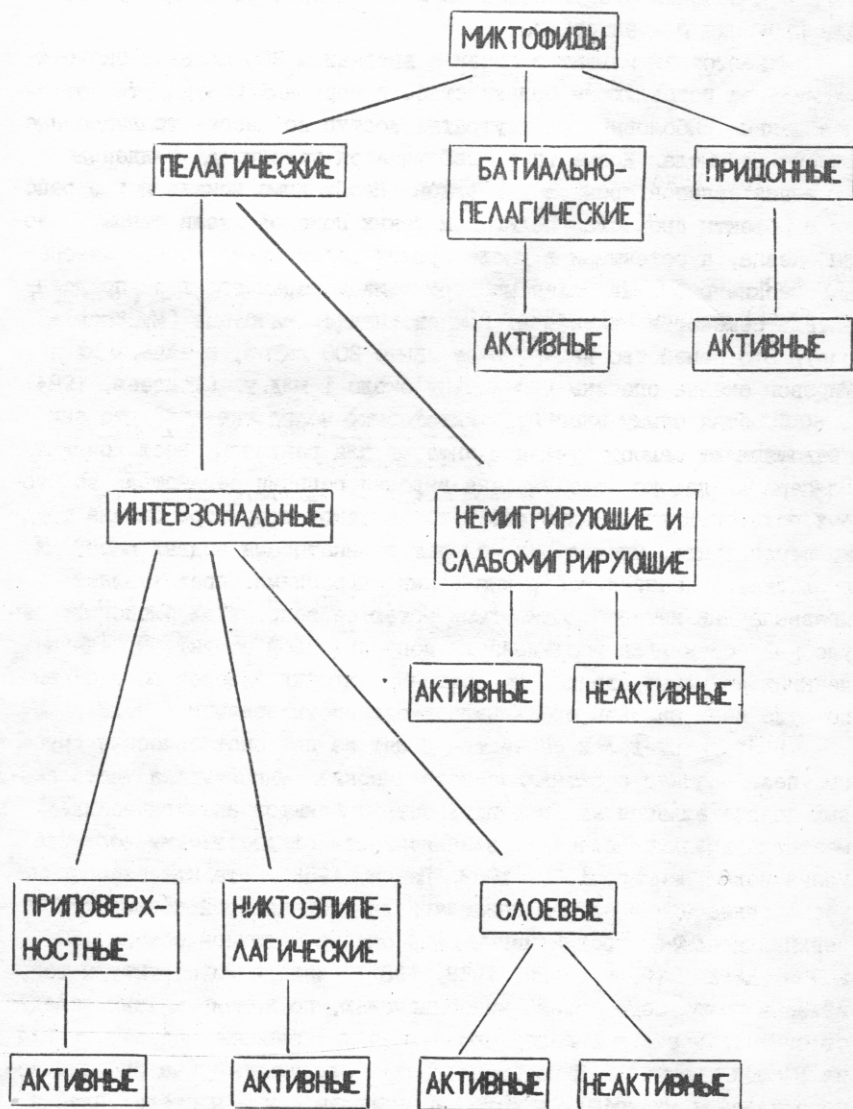
Обобщая сумму знаний о миктофовых, можно сказать, что они представляют самостоятельный интерес для различных исследований. Во-первых, далеко не завершена видовая ревизия семейства; во-вторых роль светящихся анчоусов в трофической структуре океана трудно переоценить; многие виды служат индикаторами водных масс; их экология, связанная с вертикальными миграциями, представляет чрезвычайный интерес; открытыми остаются вопросы их биологии; они удобный объект для исследования популяционной структуры феногетическими методами; данных по запасам миктофид в целом по океанам и по отдельным районам очень мало и они противоречивы и т. д.

Представителей семейства делят на две биотопические группы: пелагические и батинально-пелагические. Мигрирующая часть первых подразделяется на приповерхностных (миктоэпипелагических) и мезопелагических (слоевых) в зависимости от достижения верхнего уреза воды (Беккер, 1967, 1983; Парин, 1968). Эта классификация тесно связана с понятием эпипелагиали, под которой понимается верхний наиболее продуктивный слой океана толщиной обычно 150-200 м (Ekman, 1953; Парин, 1968, 1987). Исходя из структуры вод, в тропической зоне океана эпипелагиалью, по нашему мнению, следует считать верхнюю квазиоднородную зону + верхнюю часть термоклина ("слой скачка"). Ниже предлагается следующая схема биотопического деления миктофид, в которую включены также и представления Э. Барема (Barham, 1970) об эколого-морфологических типах миктофид.

В работе рассмотрены преимущественно экологические группы-

Схема

Биотопическое и эколого-морфологическое деление сем. Mystophidae



ровки миктофид, большая часть молоди и взрослых особей которых локализуется в темное время суток в термоклизне, входя в состав фауны ЗРС. Это слоевые и никтозипелагические виды.

Цель исследования. Изучение основных черт экологических комплексов миктофид звукорассеивающих слоев (ЗРС) в эпипелагиали тропической зоны Индийского океана, как одного из важнейших элементов пелагических сообществ.

Задачи исследования. 1. Изучить видовой состав, особенности распространения и ареалы миктофид ЗРС. 2. Выделить комплексы миктофид и виды, доминирующие в них. 3. Исследовать характер агрегированности и вертикального распределения. 4. Изучить размерно-массовые характеристики, особенности репродуктивной биологии, питания, продолжительность жизни, темпы роста и продукционные параметры (на примере массовых видов). 5. Ориентировочно оценить запасы слоевых миктофид в тропической зоне Индийского океана.

Научная новизна. В ходе настоящих исследований выделен ряд фаунистических комплексов миктофид, впервые указан для Индийского океана *Mystophum lunatum*, установлен видовой статус индоокеанской экваториальной формы *M. asperum*. Уточнены ареалы и есть новые точки 25 находок видов, дополнен видовой ключ определения миктофид. Исследовано вертикальное распределение слоевых видов в темное время суток и особенности агрегированности миктофид. Определен возраст модельного вида *Ceratoscopelus warmingii*, продолжительность жизни, темпы роста, рассчитаны величины удельной продукции. Выявлен тип оогенеза и характер нереста модельных видов, просчитано число желтковых ооцитов. Рассмотрено биологическое состояние рыб в скоплениях и предложены гипотезы об их формировании. С экологической точки зрения изучена паразитофауна миктофид разных экологических групп и в пределах одного вида. Показано, что многообразие видов в ЗРС возможно в связи с их экологическими отличиями. По траловым сборам определены запасы слоевых миктофид тропической зоны Индийского океана и сопоставлены с гидроакустическими данными ФАО. Изучена сезонная изменчивость колебания биомассы.

Практическая ценность. Все теоретические данные по одному из важнейших звеньев трофической цепи океана и одновременно потенциально промысловым объектам необходимы для разработки научных основ освоения биоресурсов открытого океана и решения ряда экологических проблем. Выявлена возможность районирования океана не только по отдельным видам и сообществам, но и конкретно по таксонам миктофид ЗРС. Произведена предварительная оценка запасов

слюевых миктофид во всей тропической зоне Индийского океана. Запасы *Diapirus coeruleus* можно реально использовать при получении их в качестве прилова к другим объектам промысла. Предложена методика определения возраста тропических рыб.

Апробация диссертации. Основные результаты работы докладывались на 11 (Ялта, 1982 г.) и 111 (Ленинград, 1987) Всесоюзных съездах океанологов, на 111 областной конференции по изучению природы Атлантического океана (Калининград, 1985), на Всесоюзной конференции "Изучение и рациональное использование биоресурсов открытого океана (рыбы мезопелагиали)" (Москва, 1984), на V съезде ВГБО (Тольятти, 1986), на конференции Молодых ученых (Владивосток, 1988). Кроме того, материал докладывался на расширенных заседаниях лаборатории открытого океана ЮНИРО (1984-1987 гг.), доложен в отделе ихтиологии ИнБЮМ АН УССР.

Публикации. Основные положения диссертации опубликованы в 14 печатных работах.

Объем работы. Диссертация состоит из введения, 8 глав, выводов и списка литературы (238 источников, в том числе 64 иностранных). Она содержит 122 страниц машинописного текста, 55 иллюстраций, 15 таблиц и 54 приложений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

География исследований

Основное внимание в работе уделялось открытым водам тропической зоны Индийского океана (до южного тропика). Наиболее подробно рассмотрена северо-западная часть океана. В сравнительном плане использованы отдельные сборы из Аденского залива и района континентального склона Индостана, а для некоторых "бывших эндемиков" - и Тихий океан. При уточнении ареалов и оценке запасов светящихся анчоусов привлекался и субтропический регион. При расчете запасов *S. waringii* брался весь его ареал (до 50° ю. ш.). Вопросы биологии изучались преимущественно для экваториальной зоны.

Материал

Методологией работы является идея сочетания комплексного подхода к проблемам с изучением ряда вопросов на модельных видах.

Основной материал, используемый в работе, собран сотрудниками отдела ихтиологии ИнБЮМ АН Украины в 4-х рейсах нис "Профессор Водяницкий" (ПВ) с 1979 по 1984 гг. Часть материалов была любезно предоставлена сотрудниками ЮНИРО Г. Н. Корниловой и В. Г. Прутько. Для решения некоторых вопросов привлечены коллекционные материалы

Института океанологии, Института зоологии и базы "Гидронавт". Также использованы данные рейсовых отчетов и ихтиологических журналов судов ЮНРО и Управления "Югрыбпоиск". Материал был собран тралящими орудиями лова различного типа.

Методика количественного учета

Данные по количественному распределению миктофид были получены на основании траловых сборов выполненных в 8-м и 16-м рейсах ПВ, и 20-ти рейсах судов МРХ СССР. Это составило 556 тралений полностью или частично выполненных в ЗРС, по *C. warmingii* использован материал 374 тралений.

Коэффициент уловистости (КУ) исследовательских разноглубинных тралов (РТ) был получен при сопоставлении с уловами БМС, исходя из размеров облавливающих частей трала, формы ячеи в работе, размеров тела рыб с учетом их поведенческих особенностей. Для миктофид размером свыше полутора сантиметров ^{сн} составил 0,2, для более мелких - 0,01. Для промысловых тралов КУ по миктофидам брался 0,3.

С помощью специально разработанной шкалы ранговых оценок уловов на час траления были построены карты распределения по каждому из четырех сезонов. Макромасштабное распределение миктофид изучалось по осредненным данным по 5-градусным квадратам на полугодовых картах. Все аспекты количественного распределения исследованы для представителей семейства в целом и отдельно для *C. warmingii*.

Методы биологической обработки

Видовое определение светящихся анчоусов выполнено в основном по определителю В. Э. Беккера (1983а) "Миктофовые рыбы Мирового океана". Всего проведено свыше 100 тыс. видовых определений. Промеряна стандартная длина (SL) около 60 тыс. рыб, свыше 30 тыс. экз. взвешено на электронных весах ВЛКТ-500 и торсионных весах 0-1000 мг. Выполнено 1200 биологических анализов *M. lunatum*, *M. ovcharovi*, *Diaphus perspicillatus*, *C. warmingii*.

Изучение внутривидовой структуры происходило феноетическими методами. В качестве фенотипов была выбрана топография светящихся органов, у *C. warmingii* также использовано число жестких краевых лучей хвостового стебля. Было взято 258 экз. *C. warmingii*, 925 экз. *Nugorhynchus proximus*, 402 экз. *D. perspicillatus*. Статистическая обработка данных проводилась по методике Л. А. Животовского (1982).

Визуальное определение стадий зрелости половых продуктов выполняли по общепринятой 6-бальной шкале (Сакун, Буцкая, 1968) с

учетом изменений В. В. Кошелева (1984). Измерение и подсчет икры проводили с помощью рэндом камеры по методике Медникова-Старобатова (1961). Для подсчета ооцитов обработано по 100 гонад *D. perspicillatus* и *C. warmingii*. Гистологическим методом исследованы гонады 8 самок и 2 самцов *C. warmingii*, 5 самок и 2 самцов. Питание *D. perspicillatus* изучалось на данных содержимого 153 желудков, где видовое определение организмов производилось Э. М. Калининой.

Для определения возраста *C. warmingii* просмотрены отолиты 450 рыб размером 1,5-9,1 см с исследованием микро- и макроструктуры отолитов. Для подсчета суточных отметок роста изготовлено 10 шлифов отолитов по усовершенствованной методике П. Ф. Федорова (1931). Визуальный просмотр и промер отолитов с параллельным контрольным изготовлением их шлифов позволяет определять возраст тропических рыб с месячной точностью.

ФАУНА МИКТОФИД ЗРС ТРОПИЧЕСКОЙ ЗОНЫ ИНДИЙСКОГО ОКЕАНА

Под фауной основных ЗРС (в пределах эпипелагиали) в наших исследованиях понималась совокупность всех животных организмов (независимо от их способности рассеивать звук на данной рабочей частоте эхолота), пойманных с глубины залегания звукорассеивающего слоя в момент его регистрации.

Всего для тропической и субтропической зон Индийского океана указано 108 видов миктофид, а для собственно тропической зоны 94 вида (Беккер, 1983). Через руки автора прошло 80 видов. В сборах 8-го и 16-го рейсов ПВ отмечено 54 вида светящихся анчоусов в составе фауны ЗРС в темное время суток.

В работе сделано ряд дополнений к систематике некоторых видов миктофид тропической зоны Индийского океана. По строению каудальных желез, модальному числу АО-фотофоров, характеру вертикальных миграций, типу оогенеза, относительной изолированности ареала Индоокеанскую экваториальную форму "*M. asperum*" следует считать самостоятельным видом. Вид назван *M. ovcharovi* в честь О. П. Овчарова (ИнБИОМ АН Украины), специалиста по миктофидам, впервые отметившего полное отсутствие *M. asperum* на поверхности Индийского океана. В точке 4° 13' с. ш., 59° 59' в. д. на глубине 70-75 м 2.04.1980г. пойман *Diaphus*, относящийся к комплексу видов *D. fulgens*-*D. theta* (Nafpaktitis, 1979), который возможно является новым видом. *H. proximum* и *D. perspicillatus* представляют собой, по-видимому, сборные группы. Предлагается считать, что в тропиках Индийского океана существует один вид *Triphoturus nigrescens*, а не од-

ноименная группа видов. Имеются также некоторые дополнения к ключу определения миктофид В. Э. Беккера (1983а).

В ходе настоящих исследований уточнены ареалы некоторых миктофид. *M. lunatum* Becker et Borodulina считавшийся эндемиком морей Индо-Малайского архипелага и описанный нами *M. ovcharovi* по нашим данным имеют экваториальный индо-востопацифический тип ареала. До недавнего времени в Индийском океане все находки *M. selenops* были связаны с экваториальными водами (Беккер, 1983а; Болтачев, Парин, 1989). Однако, этот вид обычен и в центральных водах. Об этом свидетельствуют и последние материалы В. Э. Беккера и Ю. Н. Шербачева (1990). Очевидно, *M. selenops* является в Индийском океане экваториально-центральный видом. По нашим материалам *Benthosema pterotum* обитает и южнее южного тропика. *B. fibulatum* в отличие от первого вида встречалась и в открытых водах северо-западной части океана преимущественно севернее 4-5° с. ш., южнее же она замещалась океаническим видом *B. suborbitale*. По-видимому *B. pterotum* более привязана к материковому склону чем *B. fibulatum*. *Diaphus nielsenii* обнаружен в ряде точек юго- и северо-западной и северо-восточной частях экваториальной зоны Индийского океана, где не был известен ранее, он является здесь типичным экваториальным видом. Отмечена новая точка поимки *D. antonbruuni*. Видимо, у этих видов не существует западных и восточных популяций, а ареал простирается через весь океан. Ареал *D. garmani*, вероятно, описан на смешанном с *D. nielsenii* материале и в основном точки находок *D. garmani* относятся к *D. nielsenii*. *D. garmani* же тесно связан с материковым и островным склонами. В наших сборах в открытой части океана его не было совсем. Ареал *D. fragilis* в восточной части океана простирается на юг значительно дальше, чем считал В. Э. Беккер (1983а), по крайней мере до 19° ю. ш. *D. perspicillatus* в западной части океана распространен несколько севернее, чем было известно ранее. *D. coerules* был обнаружен вдоль всего северного побережья Аденского залива, вблизи о. Сокотра и у западного побережья Индостана. Батально-пелагический вид *D. basileusi*, известный только из района г. Экватор, найден и в Тихом океане в районе хребта Кюсю Палау. Один из наиболее многочисленных видов тропической зоны Индийского океана *T. nigrescens*, известный только из его западной части в значительных количествах отмечен и в восточных областях. Он имеет, очевидно, экваториальный тип ареала. Есть новые точки находок *Electrona risso*, *Hygophum hygomi*, *H. hanseni*, *S. everminni*, *Diaphus parri*, *D. meadi*, *D. fragilis*, *Lampanyctus no-*

bilis, *L. festivus*, *Notoscoepelus resplendens*.

Районирование экваториальной провинции

Индийского океана по миктофидам ЗРС

Во всей экваториальной провинции Индийского океана наиболее многочисленными в траловых сборах в ЗРС и непосредственно над ним были: *H. proximus* (10,6%), *Diaphus jenseni* (9,9%), *Diogenichthys panurgus* (8,9%), *T. nigrescens* (8,8%), *Notolychnus valdiviae* (8,8%). При этом *H. proximus* и *D. panurgus* имели 98-% частоту встречаемости.

С целью изучения целостности экваториальной провинции Индийского океана, а также возможности районирования океана по таксонам миктофид ЗРС материал проанализирован по числу видов, их частоте встречаемости, по наличию редких видов, по доминирующим формам, кластерным методом по индексам Чекановского-Сьеренсена и процентному соотношению видов. Кроме того, методом ранговой корреляции изучена совместная встречаемость видов. В последнем случае на уровне самых сильных связей ($r_s = -0,732$) выделено 3 ассоциации видов (2-3 вида). На следующем уровне связей ($r_s = -0,632$). Первые две ассоциации объединились в одну включившую 15 видов (из 55 проанализированных) (рис. 1). Доля каждой из ассоциаций была подсчитана в каждом из уловов. Учитывалось также лимитирующее влияние лунной освещенности на диапазон вертикальных миграций видов.

В результате всех этих операций в пределах исследуемого района выделено ряд подрайонов: южно-аравийский (54°-68° в. д.), севернее 4° с. ш., включающий 31 вид миктофид из 14 родов; приэкваториальный (южнее 4° с. ш., до 91° в. д. через весь океан) в котором отмечено 52 вида из 14 родов; юго-восточный подрайон (6-10° ю. ш., 79-83° в. д.) поймано 24 вида миктофид из 12 родов. Возможно заслуживает выделения в самостоятельный подрайон и область близ б. Сая-де-Малья, для которой указано 24 вида из 10 родов.

Отличие фауны южно-аравийского и приэкваториального подрайонов возможно связано с наличием Северного тропического фронта. Некоторая изолированность юго-восточного подрайона связана с более северным положением Муссонного течения. Поверхностное Южное пассатное течение оказывает существенное влияние на перенос видов в область б. Сая-де-Малья. Не менее велико и значение восточной периферии Сомалийского течения в обмене между областью б. Сая-де-Малья и южно-аравийским подрайоном. Высокое сходство видового состава в подрайонах объясняется динамикой вод и, в первую очередь, муссонными течениями, сезонно меняющими направление.

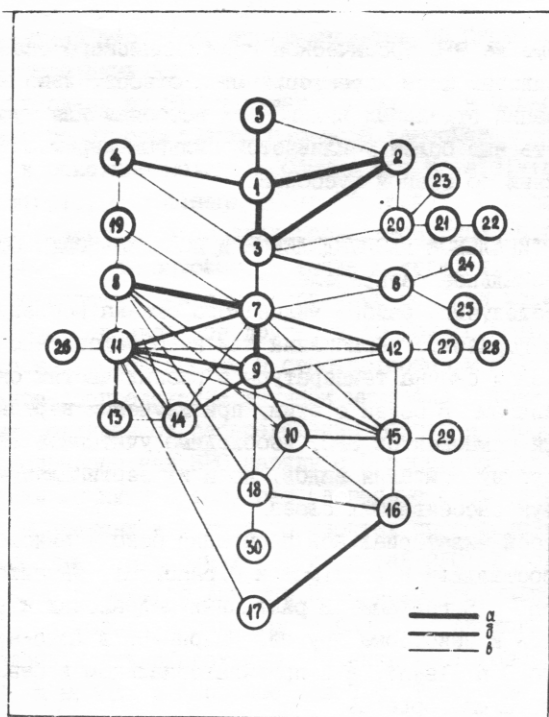


Рис. I Граф ранговых оценок взаимосвязей распределения видов миктофид: 1 - *Diaphus fulgens*, 2 - *Triphoturus nigrescens*, 3 - *Bolinichthys longipes*, 4 - *Diaphus malayanus*, 5 - *D. signatus*, 6 - *Lampanyctus macropterus*, 7 - *L. nobilis*, 8 - *Diaphus problematicus*, 9 - *D. richardsoni*, 10 - *D. luetkeni*, 11 - *D. lucidus*, 12 - *Lampanyctus alatus*, 13 - *Diaphus diademophilus*, 14 - *D. splendidus*, 15 - *Myctophum nitidulum*, 16 - *Centrobranchus andreae*, 17 - *Lampanyctus tenuiformis*, 18 - *Lampadena luminosa*, 19 - *Notolychnus valdiviae*, 20 - *Ceratoscopelus warmingii*, 21 - *Diaphus perspicillatus*, 22 - *D. fragilis*, 23 - *Myctophum lunatum*, 24 - *Symbolophorus evermanni*, 25 - *Myctophum obtusirostre*, 26 - *Diaphus parri*, 27 - *Notoscopelus candispinosus*, 28 - *Lampanyctus lineatus*. Толщина соединительных линий указывает на силу связей, коэффициенты ранговой корреляции: а - 0,732, б - 0,632, в - 0,532.

Вообще же ЗРС тропической зоны Индийского океана в связи с обилием видовых форм характеризуются относительно низкой степенью доминирования отдельных видов. Эта всеобщая для тропических широт особенность еще более усиливается сильным перемешиванием водных масс в связи со сменой муссонов.

ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ

Вертикальное распределение

В исследуемом районе Индийского океана исследуемые ЗРС лежат в верхнем горизонте термоклина или непосредственно над ним. Положение же слоя скачка температуры в разных частях океана может быть различным. В связи с этим, при изучении вертикального распределения компонентов ЗРС, необходимо учитывать не только абсолютную глубину обитания видов, но и их вертикальную структуру внутри звукорассеивающих слоев.

Во всей экваториальной провинции основу видового комплекса над ЗРС составляли *D. proximus* и *D. panurgus*, значительна и доля *S. evermanni* и *S. rufinus*. В различных подрайонах к этим видам присоединялись и некоторые другие. Например, в южно-азиатском подрайоне это *D. nielsenii*, а в приэкваториальном в бездунные ночи *L. nobilis*, *L. macropterus*.

В самом же ЗРС, хотя и нет строгого распределения видов по горизонтам, но имеются определенные закономерности, которые удалось получить при сопоставлении уловов незамыкающихся и замыкающихся орудий лова. У многих представителей семейства более крупные экземпляры держатся в более глубоких горизонтах (табл. 1).

Таблица 1.

Изменение размеров некоторых массовых видов миктофид в зависимости от горизонтов ЗРС

В и д	С р е д н я я , д л и н а , с м	

	: Верхние горизонты ЗРС : Средние горизонты ЗРС	
<i>D. fragilis</i>	2,7	6,8
<i>D. perspicillatus</i>	3,6	4,3
<i>D. signatus</i>	2,6	4,0
<i>C. warmingii</i>	2,2	5,0

связи с этой особенностью распределения миктофид более четкая

картина вертикальной структуры прослеживается по биомассам, а не по численности отдельных видов.

В верхних горизонтах ЗРС к видам *N. proximum* и *D. panurgus* присоединяются и особи собственно слоевого таксоцена соответствующего региона (в основном молодь). Обычно это *N. valdiviae*, *T. nigrescens*, *C. warmingii*, *D. nielsenii*. П. ст. "*fulgens*", *D. fragilis*, *L. nobilis*, *L. macropterus*. Для средних горизонтов типичны представители родов *Diaphus* и *Lampanyctus*, а также *C. warmingii*, *B. longipes*. В нижних горизонтах, наряду с крупными особями характерных для всего ЗРС видов, появляются другие виды рода *Lampanyctus*, *Lampadena luminosa*, половозрелые *N. candispinosus* *M. selenops*.

Вертикальное распределение личинок миктофид в темное время суток может быть отлично от распределения молоди и взрослых. В южно-аравийском подрайоне над ЗРС наряду с *D. panurgus* наиболее многочисленными были личинки *B. longipes* (взрослые формы держатся в пределах ЗРС). В средних и нижних горизонтах преобладали личинки *N. proximum* (взрослые - в верхних частях и над ЗРС) и рода *Symbolophorus*. В районе г. Экватор личинки *D. panurgus* держались преимущественно в ЗРС, а молодь и взрослые - над ЗРС. Аналогичная тенденция наблюдалась и для *N. proximum*. Личинки *T. nigrescens* встречались над ЗРС, а молодь и взрослые - в ЗРС. Такого же характера вертикальная разобщенность была и близ б. Сая-де-Малья.

В целом же выявлена тенденция приуроченности разных видов светящихся анчоусов к определенным горизонтам ЗРС. При этом одни виды держатся в широких вертикальных диапазонах, иногда выходя за пределы ЗРС, другие же локализируются в сравнительно узком его горизонте. Некоторые виды в одной и той же части ЗРС представлены особями, находящимися на всех стадиях развития, у других же личинки, мальки и взрослые особи в значительной мере разобщены вертикально. Поэтому часто имеет смысл говорить о вертикальном распределении лишь одновозрастных (одноразмерных) особей данного вида. Вообще ЗРС представляет собой сложное образование, структура которого может быть объяснена биотическими взаимоотношениями и в первую очередь пищевыми связями организмов.

С помощью ранговой оценки корреляционных связей исследовано влияние интенсивности лунного освещения на миктофид разных экологических групп. При большой интенсивности лунного света приповерхностные миктофиды и рыбы рода *Lampanyctus* имеют меньший размах вертикальных миграций (заглубляются) и первые из них локализируются в ЗРС, а вторые - под ним. На "активных" слоевых миктофид этот

фактор не оказывает заметного влияния. Вероятно, эти данные свидетельствуют о большой роли зрения в жизни миктофид.

Характер агрегированности миктофид

При обработке проб, взятых малогабаритным орудием лова (ВМС) привлекла внимание высокая частота встречаемости в каждом конкретном улове особей миктофид одного вида близких размеров относительно общего количества пойманных рыб. Это косвенно говорит об агрегированности миктофид. В уловах крупногабаритного РТ такая картина не наблюдалась.

Индексы агрегированности (ИА) для массовых видов по исследуемым районам (*D. panurgus*, *D. nielsenii*, *N. valdiviae*, *T. nigrescens*) рассчитаны по формулам, предложенным Ю. А. Романовским и А. В. Смуровым (1975; 1976). Кроме того, вычислялся индекс Морисита, используемый в экологических исследованиях и показывающий во сколько раз размеры скопления меньше размеров исследованной акватории.

ИА оказались сходными для разных видов во всех районах как во всем исследованном слое воды, так и на различных его горизонтах. Значительные величины индексов, полученных ~~двумя~~ способами позволяют утверждать, что рассматриваемые виды миктофид в районе исследований в темное время суток распределены в виде агрегаций. Высокое сходство ИА для разных видов в различных по продуктивности районах дает возможность говорить о всеобщности явления агрегированности.

Расчетное среднее расстояние между миктофидами в агрегациях, составило 3,3-5 м, горизонтальный диаметр агрегаций - 220-500 м, а среднее расстояние между ними 1000-3000 м. Но, исходя из принципа минимальной упаковки, в исследованном слое воды расстояние между агрегациями, видимо, меньше этих величин. Если брать во внимание только толщину ЗРС, при данной методике сбора проб о вертикальном развитии агрегаций можно сказать только, что оно гораздо меньше горизонтального. Очевидно, агрегированность миктофид не исключает взаимопроникновения агрегаций.

Таким образом: 1. Все слоевые миктофиды, хотя и не являются стайными рыбами, в темное время суток образуют агрегации, состоящие из особей преимущественно одного вида близких размеров. 2. Размеры агрегаций и расстояние между ними сходны у разных видов и, очевидно, не зависят от продуктивности района. 3. Расстояние между особями в агрегациях связано с продуктивностью районов.

РАЗМЕРЫ, МАССА ТЕЛА И СООТНОШЕНИЕ ПОЛОВ

Размерно-массовый состав и половая структура населения относятся к числу основных биологических характеристик. Эти параметры сведены в таблице 2. Данные зависимости массы от длины для ряда видов слоевых миктофид приводятся ниже:

<i>D. panurgus</i>	$w = 0,0125 l^{3,08}$	$r = 0,98 \pm 0,01$
<i>H. proximum</i>	$w = 0,0087 l^{3,40}$	$r = 0,96 \pm 0,02$
<i>D. jenseni</i>	$w = 0,0166 l^{2,98}$	$r = 0,97 \pm 0,02$
<i>D. malayanus</i>	$w = 0,0121 l^{3,10}$	$r = 0,95 \pm 0,02$
<i>D. fragilis</i>	$w = 0,0137 l^{3,00}$	$r = 0,93 \pm 0,02$
<i>L. macropterus</i>	$w = 0,0062 l^{3,06}$	$r = 0,92 \pm 0,03$
<i>T. nigrescens</i>	$w = 0,0065 l^{2,97}$	$r = 0,96 \pm 0,01$
<i>B. longipes</i>	$w = 0,0083 l^{3,35}$	$r = 0,95 \pm 0,02$
<i>C. warmingii</i>	$w = 0,0085 l^{3,21}$	$r = 0,93 \pm 0,03$

где l - стандартная длина, см; w - масса тела, г; r - коэффициент корреляции. Соотношение полов в целом по океану у исследуемых видов близко один к одному.

ИЗУЧЕНИЕ ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ ВИДОВ

С целью определения возможности изучения биологии массовых видов была исследована популяционная структура *D. perspicillatus*, *C. warmingii* и *H. proximum* феногетическими методами. Получены следующие результаты: 1. Онтогенетической изменчивости у исследуемых видов по выбранным признакам на стадиях формирования малек-половозрелая особь не обнаружено. 2. Половой изменчивости по этим же признакам не отмечено. 3. Заметной временной изменчивости фенотипов не выявлено. 4. Несмотря на некоторые отличия отдельных выборок по каждому из трех видов, в изучаемом регионе каждый вид был представлен одной популяцией. Это облегчает изучение биологии видов на фрагментарном материале.

БИОЛОГИЯ МАССОВЫХ ВИДОВ

Репродуктивная биология

Черты репродуктивной биологии, типичные для большинства представителей тропической ихтиофауны - непрерывный тип оогенеза, круглогодичный нерест, порционное икротечение, низкие значения гонадосоматического индекса (ГСИ) (Овен, 1985) - характерны для миктофид слоевого комплекса тропической зоны Индийского океана.

Самки *D. perspicillatus* с готовой к вымету 1-й порцией икры имели длину тела от 4,8 до 5,8 см, самцы начинали созревать при

Таблица 2

Размерно-массовая структура доминирующих видов слоевых миктофид из траловых уловов

В и д	Длина, см			Масса, г			Модальные классы, см
	Мини-	Макси-	Средняя:	Мини-	Макси-	Средняя:	
	: мальная : (мальков):	: мальная: :	: мальная: :	: мальная : (мальков):	: мальная: :	: мальная: :	
<i>D. panurgus</i>	0,9	2,3	1,7	0,01	0,16	0,06	1,0-1,5
<i>H. proximum</i>	1,0	5,2	2,7	0,01	1,90	0,46	1,0-1,5; 3,5-4,0
<i>M. lunatum</i>	1,1	5,7	3,8	0,02	3,39	1,52	1,0-2,0; 5,0-6,0
<i>D. jenseni</i>	1,0	4,3	2,4	0,07	1,30	0,21	2,0-2,5
<i>D. malaynus</i>	1,0	3,7	2,2	0,02	0,69	0,15	2,0-2,5
<i>D. nielseni</i>	1,0	4,0	2,2	0,01	0,72	0,19	2,0-2,5
<i>D. signatus</i>	1,2	3,7	3,7	0,01	3,72	0,66	2,0-2,5; 4,5-5,0
<i>D. perspicillatus</i>	1,8	6,3	4,2	0,09	3,41	1,05	3,0-3,5; 4,5-5,0
<i>D. fragilis</i>	1,5	10,0	5,6	0,12	12,80	2,74	5,5-6,0
<i>L. macropterus</i>	1,4	6,5	1,8	0,01	1,93	0,09	1,0-1,5
<i>T. nigrescens</i>	0,9	3,5	1,8	0,01	0,40	0,04	1,5-2,0
<i>C. warmingii</i>	1,2	7,6	3,3	0,03	5,0	0,87	1,5-2,0; 5,5-6,0

меньших размерах - 4,6-4,7 см. Различия в строении гонад самок и самцов заметны у особей длиной свыше 2,0 см. Максимальные темпы роста ГСИ отмечены непосредственно перед завершением полового созревания. При этом ГСИ находился в прямой зависимости от размеров ооцитов. Оогенез вида непрерывен. Имеет промежуточный тип между стабилизированным и волновым. Диаметр клеток, достигших дефинитивных размеров - 0,45 мм. После вымета очередной порции икры гонады переходят в стадии зрелости V1-(111-1V), V1-1V. Коэффициент порционности - КП (отношение числа икринок в порции к общему числу желтковых ооцитов) составил около 35%.

Самки *C. warmingii* в экваториальной провинции Индийского океана достигали половой зрелости при длине 5,0-6,4 см. Однако уже среди рыб длиной 5,1-5,5 см 65% были зрелыми. Максимальные темпы увеличения ГСИ в период зачатия полового созревания. Самцы начинали созревать при размерах от 4,5 см. Четвертая стадия зрелости гонад у самок начиналась при ооцитах размером 0,25 мм. Она очевидно непродолжительна. Самок с гонадами V-стадии зрелости поймано не было, вероятно, эта стадия длится всего несколько часов. КП составил немногим более 50%. Отсутствие разрывов в размерном ряду ооцитов между безжелтковыми и желтковыми клетками дает возможность считать *C. warmingii* видом с непрерывным волновым оогенезом.

Величины плодовитости для этих видов установить не удалось. Единственное, что можно сказать с уверенностью, это то, что она превышает число желтковых ооцитов одновременно находящихся в яичнике за счет резервного фонда.

У самцов *D. perspicillatus* созревание сперматозоидов, очевидно, происходит ближе к задней части гонад, которые расширены спереди и сужены сзади. У самцов же *C. warmingii* созревание спермы протекает относительно равномерно во всем объеме гонад, имеющих вид нитевидных тяжей.

Несмотря на общие черты биологии размножения, виды ЗРС отличаются друг от друга по типу оогенеза, размерам ооцитов на разных стадиях зрелости, по абсолютной плодовитости и частоте икрометания. Эти отличия, вероятно, наряду с другими дают возможность одновременно сосуществовать в ЗРС столь значительному числу видов семейства.

Исследованные виды, а также *M. lunatum*, *H. proximum*, *D. fragilis*, *D. signatus*, *D. nielseni*, *D. jenseni* и др. при поимке в одном трале больших количеств особей крупных размеров обычно имели

последнюю четвертую или переходную к пятой стадии зрелости, т.е., вероятно, образовывали преднерестовые скопления. Это подтвердилось тем, что некоторое время спустя в близлежащих районах наблюдалось большое количество их ранней молоди. Механизм этого явления до конца не ясен: Возможно, что жизненный цикл миктофид сбалансирован таким образом, что созревшие особи попадают в течения (круговороты), способствующие образованию их скоплений, а также, что в столь динамичной среде как открытые воды океана при случайном скоплении рыб они каким-то образом взаимно влияют на ускорение полового созревания.

Питание

В круговороте органических веществ и трансформации энергии в океане миктофиды являются промежуточными звеньями трофической цепи, располагающимися между мезо- макропланктонными и нектонными животными. Поедая представителей почти всех групп зоопланктона они, в свою очередь, составляют пищу нектонных океанических кальмаров и многих крупных пелагических хищников.

При анализе наших данных и литературных сведений по питанию миктофид были выявлены общие для миктофид ЗРС закономерности. В их пищу входят как эпипелагические, так и в большей степени интерзональные формы зоопланктона. Рыбы мелких размеров (до 3-5 см) питаются в основном копеподами. В тропической зоне Индийского океана это чаще всего были представители родов *Oncaea* и *Pleuromma*. В пищевом спектре более крупных миктофид по биомассе доминируют уже эуфаузииды, причем размеры этих рачков также больше. Существенных отличий в питании самцов и самок не обнаружено. Наиболее широкий спектр питания был у вида многочисленного не только в ЗРС, но и над ним - *H. proximum*. По особенностям питания *S. waringii* стоял несколько особняком. Он чаще прочих слоевых представителей семейства проявляет хищничество может быть растительноядным и известен как сальпоед. Пищевой спектр неактивных миктофид существенно уже, чем активных тех же размеров.

Хотя миктофиды и питаются любой животной пищей доступной им по размерам, они могут проявлять и определенную избирательность. С этим явлением, очевидно, и связана тенденция приуроченности к определенным горизонтам ЗРС. При этом вертикальная разобщенность есть как между разными видами, так и между разноразмерными особями одного вида. Последняя даже выражена более сильно. Эта разобщенность направлена на ослабление внутривидовых пищевых отношений в онтогенезе вида.

Все эти закономерности питания допускают многообразие фауны миктофид ЗРС тропической зоны Индийского океана.

Паразитофауна

Важным направлением исследования биологии видов, помогающим решать целый ряд проблем, является экологическая паразитология.

У *D. perspicillatus* были обнаружены паразиты, относящиеся к восьми таксонам. Чаще всего он поражался неполовозрелыми нематодами *Anisakis* spp. larvae (2 вида) и *Spirurata* gen. sp. larvae. Очевидно, миктофиды являются их промежуточными хозяевами. Нематоды рода *Anisakis* обычно были локализованы в полости тела в области пилорических придатков кишечника и гонад, иногда внедряясь в эти органы, реже в печени. Они встречены у рыб размером от 3,5 см и более, а у особей длиной свыше 4,5 см довольно обычны. Экстенсивность инвазии и индекс обилия *Anisakis* spp. у рыб длиной более 3,5 см в районах близ банок Сая-де-Малья, Сентъюрион и Спикерс была значительно выше, чем в открытом океане.

У *C. warmingii* нематоды рода *Anisakis* в основном локализовались в печени (79% случаев), гораздо реже - в полости тела или внедрялись в кишечник. Эти нематоды отмечены у рыб длиной свыше 3,3 см, а обычны у особей от 5,0 см и более. Экстенсивность и интенсивность инвазии нематодами рыб обоих видов четко возрастала с увеличением их размеров, последняя у *D. perspicillatus* возрастала более резко. Вероятно, это связано с изменением спектра питания рыб по мере их роста.

В пределах одного вида зараженность нематодами выше у особей обитающих ближе к побережью или к океаническим поднятиям. Она как и зараженность усоногими раками существенно выше у батипелагических видов. Пилорические придатки кишечника слоевых миктофид, в отличие от приповерхностных видов почти не инвазированы скребнями. Интенсивность инвазии нематодами была выше у слоевых видов мигрирующих днем на меньшие глубины.

Возраст, рост, продукционные характеристики

В качестве модельного вида для изучения возраста взят *C. warmingii*. Его возраст исследовали двумя методами: по анализу размерного состава вида и по регистрирующим структурам на отолитах. Отолит зрелых особей *C. warmingii* подразделяется на три зоны: наиболее оптически плотное opakовое мальковое кольцо с просматривающимся в центре у некоторых особей личиночным образованием; широкая opakовая зона, часто состоящая из областей различной оптической плотности, но настоящих гиалиновых колец в этой зоне нет;

простирающаяся до края отолита гиалиновая зона.

У самых мелких мальков (длиной 1,3-1,5 см) расстояние от центра до края отолита (вдоль его большой оси до края без роострума) было 0,35 мм, что совпадало с расстоянием до внешнего края малькового кольца у более крупных особей. Закладка малькового кольца завершается с окончанием метаморфоза личинок, при этом мальки начинают совершать ежесуточные протяженные вертикальные миграции и переходят на другой тип и ритм питания. Опаковая зона образуется при интенсивном росте рыбы. Несмотря на разнообразие этой зоны у разных особей вида из экваториальной провинции, она заканчивалась и переходила в гиалиновую примерно на одинаковом расстоянии от центра отолита (1,4-1,6 мм). Образование гиалиновой зоны у миктофид связывают с использованием подавляющего большинства поступающих в организм веществ непосредственно на репродуктивные нужды и, как следствие, резким замедлением роста при завершении созревания и начале нерестового периода (Прутько, 1987).

Для детального изучения возраста на шлифах отолитов в опаковой и гиалиновой зонах было подсчитано число самых тонких темных линий, являющихся суточными отметками роста. Эти отметки у миктофид, помимо внутренних циркадных ритмов, возможно отражают изменения скорости обмена веществ вследствие перепада температур при вертикальных миграциях и поэтому выражены хорошо. Установлено, что эти линии образованы преимущественно мощными плотно расположенными белковыми волокнами (Magiua, 1965; Brothers et al., 1976). В опаковой зоне у *S. waringii* они существенно толще, но расположены значительно дальше друг от друга, что также свидетельствует в пользу образования опаковой зоны в нагульный период. Большая оптическая плотность этой зоны достигается, видимо, не только толщиной суточных отметок, но и явлением интерференции. После суточной экспозиции в 25% растворе аммиака, в центре отолита образуется небольшая выемка радиусом 0,1 мм. Несомненно, что эта часть отолита отлична по химическому составу остальных зон и, очевидно, она была заложена на наиболее ранних этапах развития личинки. В опаковой зоне насчитывалось 69-89 суточных отметок, в гиалиновой зоне рыб размером 5,6-6,4 см - около 60-100, а в мальковом кольце эти линии практически не просматривались. Нагульный период от мальковой стадии до первого нереста по подсчетам суточных отметок таким образом составлял 2,5-3 месяца. За это время рыбы вырастали от 1,5 до 4,7-5,5 см. При сопоставлении полученных данных скривыми размерного состава, и принимая период личиночно-

го развития в один месяц (по Петерсеновским кривым и аналогии с другими тропическими рыбами), можно предположить, что основная масса зрелых особей вида (5,5-6,0 см) имеет возраст около полугода, и лишь незначительное их количество доживает до 8-10 месяцев, достигая максимальных размеров около 7,5 см. Таким образом, жизненный цикл *C. warmingii* в экваториальной провинции Индийского океана составляет чуть более полугода.

Была предпринята попытка расчета удельной продукции популяции *C. warmingii* с использованием методического подхода, примененного В. Н. Никольским при изучении *M. nitidulum* из экваториальной Атлантики (Макропланктон..., 1988). Величины удельной суточной продукции составили 0,013, а годовой Р/В коэффициент - 4,7 что характеризует *C. warmingii* как высокопродуктивный вид.

КОЛИЧЕСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ

Макромасштабное распределение

В макромасштабном распределении слоев миктофид наблюдается ряд закономерностей. Уже по ранговым оценкам численности и биомассы миктофид северо-западная часть океана выделялась как наиболее продуктивная. По нашим данным в открытых водах северо-западной части океана в период действия северо-восточного муссона биомасса слоев миктофид составляла $1,8 \text{ г/м}^2$, а во время юго-западного муссона - $0,8 \text{ г/м}^2$. Удельная биомасса миктофид в течение всего года на западе океана примерно в пять раз больше чем на востоке (по данным ФАО в 2,5 раза). В целом по океану биомасса существенно варьирует по сезонам - $0,7 \text{ г/м}^2$ в летний период и $1,4 \text{ г/м}^2$ - в зимний, что связано, очевидно, с муссонной перестройкой системы течений. В период действия зимнего муссона ветры дуют преимущественно с северо-востока и наиболее продуктивные и богатые биогенами, а, следовательно, и кормовым зоопланктоном, воды северной части Аравийского моря выносятся на юг в открытые районы. В этом же направлении сдвигаются северный и южный тропические фронты. В летнее время имеет место обратный процесс. Возможно также, что для более полного развития сообществ существенное значение имеет меньшая интенсивность муссонного течения в зимнее время. По данным ФАО (Gjosæter, Kawaguchi, 1980) получается средняя биомасса мезопелагических рыб несколько выше, чем наши оценки ($4,9$ против $1,1 \text{ г/м}^2$). В наших оценках не учитывались нктоэпипелагические миктофиды и мезопелагические рыбы других семейств, кроме того, у нас не было материала из наиболее продук-

тивных частей Аденского и Оманского заливов. Не исключено, что оценки ФАО несколько завышены, к тому же в них не учтена сезонность. Во всяком случае можно считать, что наши оценки вполне сопоставимы с данными ФАО по океану в целом.

По *S. warmingii* получается более близкая средняя удельная биомасса в западной и восточной частях океана с незначительным преобладанием ее величин на западе в летний период, 0,20 против 0,13 г/м² и с более выраженным сдвигом на запад значений биомассы в зимнее полугодие, 0,28 против 0,12 г/м². В целом по океану в течение года биомасса примерно одинакова и составляет около 0,2 г/м².

Выделение продуктивных зон

По многолетним данным распределению слоевых миктофид Индийского океана при критериях биомассы свыше 1,0 г/м² (для *S. warmingii* - 0,1 г/м²) в период юго-западного муссона выделяется макромасштабная продуктивная зона архипелага Чагос (5-10° ю. ш., 50-75° в. д.). В зимний период она сливается с продуктивной зоной циклонической циркуляции Аравийского моря и экваториального противотечения. Таким образом, в зимнее полугодие продуктивная зона охватывает почти всю северо-западную часть океана, простираясь на юг местами до 10° ю. ш. Как продуктивная зона выделяется область южнее о. Цейлон, в зимний период в районе 0-5° с. ш., 75-85° в. д. в летний - 0(5) с. ш., 80-90° в. д.

По распределению *S. warmingii* есть ряд отличий. В зимний период существует самостоятельная продуктивная зона циклонической циркуляции Аравийского моря, которая отделена от остальной продуктивной зоны западной части океана более низкими показателями биомассы в районе 5-10° с. ш. и 50-60° в. д. Также существует продуктивная зона южнее о. Цейлон. Помимо нее, в восточной части океана выделяются две продуктивные зоны (20-25° ю. ш., 100-110° в. д. и 10-20° ю. ш., 90-95° в. д.). В период летнего муссона продуктивная зона лежит от 5° с. ш. до южной субтропической конвергенции почти по всей восточной акватории океана, во всяком случае, до 100° в. д. В западной части океана в это время года выделяются две продуктивные зоны: одна западнее г. Экватор, другая охватывает район архипелага Чагос и б. Сая-де-Малья.

Макромасштабное распределение слоевых миктофид в тропической зоне Индийского океана и, в частности, выделение продуктивных зон довольно хорошо согласуется с потенциально-продуктивными зонами, выделенными В. А. Брянцевым, Н. П. Помазановой и В. А. Химицей (1986) по гидрологическим и гидрохимическим показателям.

Запасы слоевых миктофид в тропической зоне Индийского океана (до 40° ю. ш.) оценены нами в 60 млн. тонн. А по потенциально-промысловому виду *D. ooeugleus* только в территориальных водах Йемена запас ориентировочно оценен в величину не менее 30 тыс. тонн.

ВЫВОДЫ

1. В тропической зоне Индийского океана в комплексах ЗРС нами отмечено 80 видов светящихся анчоусов. В том числе 55 видов в экваториальной провинции, один из них является новым для науки.
 2. По видовой структуре слоевых миктофид, степени доминирования отдельных видов с помощью различных математических методов в экваториальной провинции океана выделено ряд подрайонов, связанных с гидрологическим режимом региона: Южно-аравийский, Приэкваториальный, Юго-восточный. Есть новые точки находок 25 видов.
 3. Положение ЗРС, большой вклад в формирование которых вносят миктофиды, положительно коррелирует с глубиной залегания термоклина, являющегося экологической границей для некоторых видов. Слоеые миктофиды в темное время суток имеют тенденцию держаться агрегациями, состоящими преимущественно из особей одного вида близких размеров. Кроме того, у миктофид ЗРС есть тенденция приуроченности к определенным его горизонтам, часто различным для разных видов, а иногда и для разновозрастных особей одного вида.
 4. Большинство миктофид, формирующих ЗРС в тропической зоне Индийского океана, имеют мелкие размеры - в среднем в уловах 3-5 см. В размерной структуре видов обычно один или два модальных класса. В последнем случае, первый из них образован ювенальными, а второй - зрелыми особями. Соотношение полов у исследуемых объектов в целом близко 1:1, но среди зрелых рыб чаще преобладают самки, средний размер которых несколько крупнее. Уточнены максимальные размеры 6 видов.
 5. Исследованные виды миктофид представлены в экваториальной провинции океана одной популяцией.
 6. Тропическая зона Индийского океана в связи с обилием видов слоевых миктофид характеризуется относительно низкой степенью доминирования отдельных видов. Видовое многообразие миктофид в ЗРС достигается различиями в их биологии.
- Виды фауны ЗРС характеризуются разным типом оогенеза, различной кратностью и частотой икрометания, величиной плодовитости, нерест разных видов может происходить в разное время суток на различных глубинах, хотя икра у всех видов пелагическая.

- Помимо питания любой пищей, доступной по размерам разные виды миктофид могут проявлять некоторую избирательность в питании, с чем и связана их приуроченность к определенным горизонтам ЭРС.
- В паразитофауне видов разных экологических групп есть отличия по зараженности нематодами, скребнями и усоногими раками.
- 7. Продолжительность жизни невелика, *C. warmingii* - менее года, вероятно и других видов близко к этому. Удельная продукция имеет соответственно высокие значения.
- 8. По распределению слоевых миктофид выделено ряд крупномасштабных продуктивных зон: в северо западной части океана ($5-0^{\circ}$ с. ш., $55-60^{\circ}$ в. д.), в районе архипелага Чагос ($5-10^{\circ}$ ю. ш., $60-75^{\circ}$ в. д.) и южнее о. Цейлон (5° с. ш. - 5° ю. ш., $80-90^{\circ}$ в. д.). В период зимнего муссона две первые зоны сливаются в одну обширную продуктивную область (от северного побережья океана до 10° ю. ш., от западного побережья до 70° в. д.).
- 9. Плотность биомассы слоевых миктофид в пять раз выше на западе океана, чем на востоке. В период зимнего муссона их удельная биомасса в тропической зоне Индийского океана в два раза выше, чем в период летнего.
- 10. Запасы миктофид, полученные по траловым съемкам, близки к оценкам ФАО по гидроакустическим данным. По слоевым представителям семейства в тропическом регионе (до 40° ю. ш.) они оценены нами в 60 млн. тонн.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

Царин С. А. Светящиеся анчоусы (*Myctophidae*, *Pisces*) звуко-рассеивающих слоев в эпипелагиали северо-западной части Индийского океана // 2-й съезд советских океанологов: Тез. докл. - Севастополь, 1982. - Секция Биология океана. Вып. 6. - С. 65-66.

Царин С. А. Фауна светящихся анчоусов (*Myctophidae*, *Pisces*) звукорассеивающих слоев в эпипелагиали северо-западной части Индийского океана // Экология моря. - 1983. - Вып. 14. - С. 11-17.

Царин С. А., Чесалин И. В. О питании кальмаров-стенотевтисов // Систематика и экология головоногих моллюсков. - Л., 1983. - С. 103.

Царин С. А., Белоиваненко Т. Г. Новые данные по систематике и распределению мезопелагических светящихся анчоусов // Изучение и рациональное использование биоресурсов открытого океана (рыбы мезопелагиали): Тез. докл. - М., 1984. - С. 36.

Царин С. А., Белоиваненко Т. Г. Жизненные формы и фауна мезо-

пелагических миктофид тропической зоны Индийского океана//Там же. -С. 37.

Гордина А. Д., Овчаров О. П., Царин С. А. Видовой состав, структура и особенности распределения светящихся анчоусов (*Myctophiformes*, *Myctophidae*) северо-западной части Индийского океана// Экология моря. -1985. -Вып. 19. -С. 78-87.

Царин С. А. Новые данные о распространении видов группы *Myctophum asperum* (*Myctophidae*) в экваториальных водах западной части Индийского океана // Вopr. ихтиологии. -1985. -Т. 25, -вып. 4. -С. 680-682.

Гиригосов В. Е., Белоиваненко Т. Г., Царин С. А. Экваториальные формы *Myctophum asperum* из Атлантического и Индийского океанов// Комплексное изучение природы Атлантического океана: Тез. докл. -Калининград, 1985. -Ч. II. -С. 61-62.

Игнатьев С. М., Амелехина А. М., Калинина Э. М., Мельников В. В., Царин С. А. Фауна и вертикальная структура ЗРС в эпипелагиали тропической зоны Индийского океана//5-й съезд всесоюзного гидро-биологического общества: Тез. докл. -Куйбышев, 1986. -Секция Биопро-дуктивность океана и его рациональное использование. -Ч. 1. -С. 12-14.

Гордина А. Д., Климова Т. Н., Царин С. А. Распределение личинок и взрослых рыб семейства *Myctophidae* в районе океанических подня-тий Индийского океана. АН УССР Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ко-валевского. -Севастополь, 1987. -38с. -Деп. в ВИНТИ 24.04.87, N 2952-В 87.

Царин С. А. Зоогеографическое деление экваториальной провин-ции Индийского океана по сообществам слоевых миктофид //3-й съезд советских океанологов: Тез. докл. -Л., 1987. -Секция Биология океана. Ч. 3. -С. 149-151.

Царин С. А. Исследование возраста и роста *Ceratoscopelus war-ningii* (сем. *Myctophidae*) в тропической зоне Индийского океана// Оценка и освоение ресурсов океана: Тез. докл. конференции молодых ученых. -Владивосток, 1988. -С. 27-28.

Болтачев А. Р., Царин С. А. Дополнительные сведения о морфоло-гии и распространении *Myctophum selenops* в Атлантическом и Индий-ском океанах//Вopr. ихтиологии. -1989. -Т. 29, -вып. 2. -С. 257-262.