

ACTA ADRIATICA

INSTITUT ZA OCEANOGRFIJU I RIBARSTVO — SPLIT
SFR JUGOSLAVIJA

Vol. VI. No. 11.

PRILOG POZNAVANJU BIOLOGIJE KOPEPODA

Calanus helgolandicus (CLAUS)
IZ VELIKOG JEZERA NA OTOKU MLJETU

ON THE BIOLOGY OF *Calanus helgolandicus* (CLAUS)
FROM THE VELIKO JEZERO I. MLJET

T. Vučetić

SPLIT 1966.

PRILOG POZNAVANJU BIOLOGIJE KOPEPODA
Calanus helgolandicus (C L A U S)
IZ VELIKOG JEZERA NA OTOKU MLJETU

ON THE BIOLOGY OF *Calanus helgolandicus* (C L A U S) FROM THE
VELIKO JEZERO I. MLJET

Tamara Vučetić
Institut za oceanografiju i ribarstvo, Split

1. U V O D

Najrasprostraniji predstavnik zooplanktona temperiranih kao i hladnih mora sjeverne polutke je vrsta koju većina autora naziva *Calanus finmarchicus*. Ova vrsta igra važnu ulogu u životu mora i može se bez pretjerivanja smatrati da je, od morskih organizama iz grupe beskralješnjaka, za čovjeka ekonomski najznačajniji organizam. Potrebno se samo sjetiti koliko ogromne količine kopepoda *Calanus finmarchicus* konsumiraju različite vrste riba planktonojeda, među kojima se ističu naročito ekonomski važne, kao što su *Clupeida* (haringe, srdele, brgljuni) i *Scombrida*.

Nije stoga čudo da su ispitivanja ekologije ovog kopepoda privukla pažnju velikog broja istraživača i još uvijek privlače. Međutim, za sam Mediteran, a specijalno za Jadran nema mnogo radova koji su posebno obrađivali ovu vrstu, odnosno njezin varijacioni tip *Calanus helgolandicus*.

* * *

Iako su istraživanja samog kopepoda *Calanus helgolandicus* u Jadranu rano započela, još uvijek se malo zna o njegovoj biologiji. Njegovo prisustvo u Jadranu već u prošlom stoljeću zabilježeno je u više navrata (Grobben, 1881, Car, 1890, 1895—96, 1901), a i kasnije su ga spominjali u faunističkim podacima o nastupanju kopepoda u pojedinim područjima Car & Hadži (1914 a, b); Früchtel (1920, 1924 a, b); Mužinić (1936); Gamulin (1938, 1939, 1940).

Grobben (1881) na materijalu iz Jadrana opisuje razvoj jaja i nauplija za *Cetochilus septentrionalis* Goodsir, današnjeg *Calanus helgolandicus*. Gamulin (1939) u svom radu donosi podatke o nastupanju ove vrste i napominje da je njegova biologija u Jadranu veoma malo poznata. Hure (1955, 1961) i Vučetić (1957, 1961) među rezultatima istraživanja vertikalnih migracija sveukupnog zooplanktona iznose i neke podatke za kopepoda *Calanus helgolandicus*.

Osim toga potrebno je spomenuti da su kvantitativno-ekološki problemi sveukupnog zooplanktona, a specijalno dinamika planktonskih populacija, slabo istraživani u cijelom Mediteranu kao i u samom Jadranu. Donekle su tu problematiku u Mediteranu proučavali Jespersen (1923) i Bernard (1950),

a u Jadranu Gamulin (1948, 1954), Vučetić (1957, 1961), Hoenigman (1958) i Battaglia & Mozzi, Varagnolo (1960).

* * *

Vidljivo je da se već ranije ukazala potreba potpunijeg studija ove vrste, a rezultati istraživanja produkcije u Mljetskim jezerima, posebno produkcije zooplanktona, ukazala je na nužnost provođenja ovih istraživanja (Vučetić, 1957, 1961, 1965). Ova istraživanja su pokazala da je visoka produktivnost, ili tačnije, visoki »standing crop« zooplanktona ove duboke morske uvale, čini se, vezan uz kopepoda *Calanus helgolandicus*, odnosno uz visoku gustoću njegove populacije u ovom bazenu. Pretpostavljalo se da se slično javlja i u drugim predjelima Jadrana pa je možda i niz drugih problema u vezi produktivnosti planktonskih zajednica usko vezan uz prisustvo i jačinu populacije ove zooplanktonske vrste.

Pošto su se u zooplanktonu sakupljenom prilikom ispitivanja produktivnosti Mljetskih jezera, dobile bogate lovine, u odnosu na kopepoda *Calanus helgolandicus*, to se smatralo za korisnim da se ovaj materijal iskoristi za opširniji studij ove vrste. Materijal ima naročitu vrijednost za jednu ekološku studiju, jer su se kroz više godina paralelno sakupljali brojni podaci o promjenama drugih biotskih i abiotskih faktora sredine. To su podaci za fitoplankton, fitobentos, ihtiplankton, bakterije, ihtiopelagijal, te podaci o temperaturi, prozirnosti, salinitetu, kiselosti (pH) i sadržaju O_2 , PO_4 i NO_3 u morskoj vodi.

Kod preliminarnog plana istraživanja bio je postavljen zadatak da se detaljnije obradi ova vrsta i to paralelno iz dva biotopa, onog u Mljetskim jezerima i jednog iz područja otvorenog Jadrana. U ovom radu obrada je obuhvatila cjelokupni materijal iz područja o. Mljeta, a iskorišteni su i neki podaci otvorenog Jadrana, kao i oni dobiveni iz materijala ekspedicije »Hvar« i istraživanja u području Dugog otoka, Visa i Kaštelanskog zaljeva.

U toku obrade željelo se doći do podataka o rasprostranjenosti kopepoda *Calanus helgolandicus*, u Jadranu, na temelju analiza morfoloških svojstava, zatim do podataka o gustoći njegove populacije i njezinom odnosu prema drugim grupama i vrstama u sastavu planktonskih biocenoza. Analizirano je variranje gustoće populacije u odnosu na promjene bakterijskih i fitoplanktonskih populacija. Također je odlučeno da se ispita ponašanje i reagiranje populacije na abiotske faktore sredine i u tu svrhu ispitivao se odnos između variranja gustoće populacije i variranja temperature, saliniteta i prozirnosti morske vode. Ispitivani su odnosi između sezonskog variranja gustoće populacije i linearnog rasta adultnih primjeraka, kao i djelovanje ekoloških faktora na promjene duljine organizma.

U cilju dobijanja uvida u rast populacije izvršene su i neke analize u vezi s određivanjem stupnjeva zrelosti kod ženski. Radi boljeg poznavanja razmnožavanja i određivanja broja generacija pratilo se nastupanje juvenilnih stadija u planktonu. Vertikalna sezonska raspodjela, kao i dnevno vertikalno migriranje posebno je obrađivano, kao i pitanje hrane i načina ishrane.

Bilo je potrebno ispitati sve ovo da bi se moglo približno odrediti ulogu kopepoda *Calanus helgolandicus* u dinamici zooplanktonske trofičke stepenice i njezine ekološke efikasnosti kod prenosa organske materije od primarnih proizvođača do daljnjih većih organizama među karnivorima.

Podticao za cjelokupni rad na Mljetu, a posebno za istraživanja biologije kopepoda *C. helgolandicus* potakao je od strane akademika prof. dr Siniše Stankovića koji je u doba ovih istraživanja imao rukovodeću riječ u programiranju rada Instituta za oceanografiju i ribarstvo, pa mu se ovom prilikom i na ovom mjestu toplo zahvaljujem.

Također izražavam svoju zahvalnost dr Miljenku Buljanu v.d. direktoru Instituta u Splitu, rukovodiocu istraživanja na Mljetu na savjetima u toku rada, a posebno pak što mi je stavio na raspolaganje svoje još nepublicirane hidrografske podatke.

Osim toga zahvaljujem se dr Sheini Marshall F. R. S. iz Instituta za biologiju mora u Millportu (Škotska) na korisnim savjetima kod obrade jednog dijela materijala. Zatim se zahvaljujem dr Davidu Cushingu i njegovim suradnicima iz Ribarstvenog instituta u Lowestoftu (Engleska) koji su mi omogućili da za vrijeme specijalizacije 1958—1959. god. i rada na zooplanktonu Sjevernog mora, paralelno radim i na materijalu iz Jadrana. Za specijalizaciju u trajanju od 11 mjeseci dugujem zahvalnost Britanskom savjetu.

Za pomoć kod crtanja dijagrama izražavam svoju zahvalnost Institutskom laborantu Zdravku Zapaicu, a zahvaljujem i svim ostalima koji su mi pružili pomoć kod terenskog rada.

1. 1 MATERIJAL I METODE

Najveći dio materijala za ova ispitivanja sakupljen je u toku kompleksnih istraživanja Mljetskih jezera, koja su vršena od aprila 1951 do marta 1956 godine.

Za vrijeme cjelokupnih istraživanja Mljetskih jezera radilo se na terenu 39 mjeseci, a na svakoj postaji uzelo se prosječno 2 do 8 lovina zooplanktona.

Radi kompletiranja podataka korišteni su i neki materijali otvorenog Jadrana. Da bi se moglo utvrditi rasprostranjenje vrste *Calanus helgolandicus* u otvorenom Jadranu, izvršeno je projanje cjelokupnog zooplanktonskog materijala (310 uzoraka), sakupljenog za vrijeme ekspedicije »Hvar« od 26. II 1948. do 1. IV 1949. god. Ovi uzorci uzeti su straminskom mrežom kao dijagonalni potezi (0—53 m) u trajanju od 30 minuta (Karlovac, 1956, Vučetić, 1963).

Korišteni su i podaci o pojavljivanju i gustoći populacije ove vrste u području Dugog otoka za razdoblje od maja do septembra 1960. god. Podaci su dobiveni iz lovina Nansenovom mrežom (Vučetić, 1964). U istu svrhu korišteni su i podaci dobivenih Hensenovom mrežom u Kaštelanskom zaljevu i na postaji Stončica (o. Vis) za razdoblje od 1957. do 1962. god.

U toku istraživanja Mljetskih jezera uzimali su se redovito uzorci za određivanje temperature, saliniteta, prozirosti, kiselosti (pH) morske vode, te sadržaja O_2 , PO_4 i NO_3 . Od bioloških proba uzimani su uzorci za ispitivanje bakterijskih (Cvijić, 1953), fitoplanktonskih Pucher - Petković, 1957, 1960) i zooplanktonskih (Vučetić, 1957, 1958, 1961. a, b) populacija. Zatim su uzimane probe dna za ispitivanje fitobentosa i zoobentosa (tanatocenoza). Praćen je i rast prirodnih i unesenih naselja školjkaša, a neka manja opažanja

vršena su i na pelagičnim ribama, kao i nekim pridnenim organizmima (Buljan, 1957, Morović, 1958).

U sakupljanju zooplanktonskih uzoraka služilo se Hensenovom mrežom (4/73-100). Na svakoj postaji izvršena su dva paralelna lova od dna do površine uz ujednačenu brzinu povlačenja. Nansenova mreža (4/72), sa zatvaračem, upotrebljena je kod uzimanja reprezentativnih uzoraka za ispitivanje vertikalnih migracija zooplanktona. Povremno, prema potrebi istraživanja, uzimale su se neke planktonske lovine i drugim alatima (stramin, mala Nansenova).

Jedan dio uzoraka poslužio je za dobivanje kvantitativnih podataka, odnosno vrijednosti suhe težine zooplanktonske biomase. Zato su uzorci vertikalnih poteza planktonskom mrežom bili najprije prečišćeni od eventualnih većih anorganskih onečišćenja, zatim filtrirani i nakon toga sušeni na 110° C. Drugi dio uzoraka služio je za kvalitativne analize i brojenje. Manje zastupane vrste brojene su u cjelosti, dok se kod onih jače zastupljenih primjenilo parcijalno brojenje. (Vučetić, 1957, 1966.)

Za ispitivanje biologije kopepoda *Calanus helgolandicus* izvršilo se prethodno sortiranje njegovih adultnih stadija (♀, ♂) koji su kasnije biometrijski ispitani, i bojadisani radi ispitivanja spolne zrelosti. Mjerenje duljine dorsalne strane cefalotoraksa izvršilo se pomoću aparata sa lećom ($\times 6$). Faktor pomoću kojega su se vrijednosti, dobivene mjerenjem, u (EPU) mikrometarskim razmacima pretvorile u milimetre, iznosio je 0,057142.

U cilju utvrđivanja da li se radi o jednoj ili više populacija, analizirana je distribucija duljinskih frekvencija odraslih jedinki. Odvajanje populacije izvršilo se metodom izračunavanja duljinskih frekvencija jedinki, a zatim unošenja njihovih kumulacionih postotaka na papir za aritmetičku vjerojatnost (Harding, 1949, Cassie, 1954). Kod ostale statističke obrade služilo se formulama iz »Statistical Methods of Research Workers« od Fischera (1950) i iz »Statistical Methods in Biology« od Baileya (1961).

Da bi se mogla odrediti spolna zrelost ženki kopepoda *Calanus helgolandicus*, prethodno je izvršeno bojadisivanje Gray-evom metodom sa celestin plavim B (Gray, 1958). Ženke, koje se namjeravalo bojadisati, stavilo se najprije u staklene cilindre pri dnu zatvorene planktonskom svilom. Nakon što ih se dobro opralo u vodi, ostavilo ih se jedan sat u celestin plavom B (14 ml u 86 ml 1% octene kiseline) da se bojadišu. Tada ih se ponovno pralo vodom i provelo kroz seriju alkohola (30%, 50%, 70% i 80%). Nakon toga držali su se jedan sat u rastopini od 80% alkohola i iste tolike količine etil ftalata. Kao zadnje uronjeni su u etil ftalat i iza jednog sata bili su spremni za analiziranje.

Kod ispitivanja kvaliteta hrane i načina hranjenja analiziran je sastav želučanog sadržaja metodama kojima se služio Beklemishev (1954). Tako je za određivanje dijetomejskih ostataka u hrani uzet izvjestan broj adultnih primjeraka u jednoj epruveti, povrhu kojih se nalilo par kapi koncentrirane sumporne kiseline (H_2SO_4), te se kuhalo 10—20 minuta. Zatim se u to dodavalo kristalne $NaNO_3$, dok se tekućina nije razbistrila. Nakon što se tekućina ohladila, izvršilo se neutraliziranje sa NH_4OH . Radi lakšeg pregledavanja rastopina je najprije centrifugirana, a zatim ostatak pretražen pod Utermölovim mikroskopom. Vršen je mikroskopski pregled probavnog trakta i kod cijelih organizama nakon resekcije crijeva.

2. SISTEMATIKA I GEOGRAFSKO RASPROSTRANJENJE KOPEPODA

Calanus helgolandicus (Claus)

2. 1. HISTORIJAT VRSTE

Kopepod *Calanus helgolandicus* pripada rodu *Calanus*, porodici *Calanidae* iz skupine *Amphascandria* podreda *Gymnoplea* ili po G. O. Sarsu u *Calanoida* (Rose, 1933).

Prvi, uopće opisani kopepod bio je *Calanus finmarchicus* kojega je 1770. god. uz obalu Norveške našao i opisao G. O. Sars pod imenom *Monoculus finmarchicus*. Kasnije je pronađeno više forma i vrsta, pa je među ostalima Claus 1863. god. na Helgolandu opisao *Cetochilus helgolandicus* kao novu vrstu kopepoda. Kasnije Sars (1903) razlikuje vrste *Calanus finmarchicus* i *Calanus helgolandicus*. Prvi je raniji G. O. Sarsov *Monoculus finmarchicus*, a drugi je Clausov *Cetochilus helgolandicus* (slika 1). Mnogi zoolozi, među kojima i Wilson (1932) i Rose (1933), prihvatili su Sarsovu dijagnozu. Međutim, Rose (1933), iako donosi *Calanus helgolandicus* kao posebnu vrstu, ipak u komentaru napominje da je teško razlikovati ove vrste i da bi se za sada moglo smatrati *Calanus helgolandicus* kao »južnu formu, na neki način kao geografski varijetet od *Calanus finmarchicus*«.

Rees (1949) detaljnim ispitivanjem ponovo utvrđuje dvije forme i donosi razlike koje se javljaju kod petog para nogu pojedinih razvojnih stadija (sl. 1). Tako u V kopepoditskom stadiju kod ženka *Calanus helgolandicus* unutarnja strana je izrazito konkavna, dok kod *Calanus finmarchicus* nije. Rees, iako razlikuje ove dvije forme, ipak ne ide tako daleko da ih naziva vrstama. Marshall & Orr (1955 b) također se drže ove podjele pa u svojoj monografiji o kopepodu *Calanus finmarchicus* (G. O. Sars) spominju posebno svaku formu i donose njezin opis, a negdje je nazivaju i drugom vrstom.

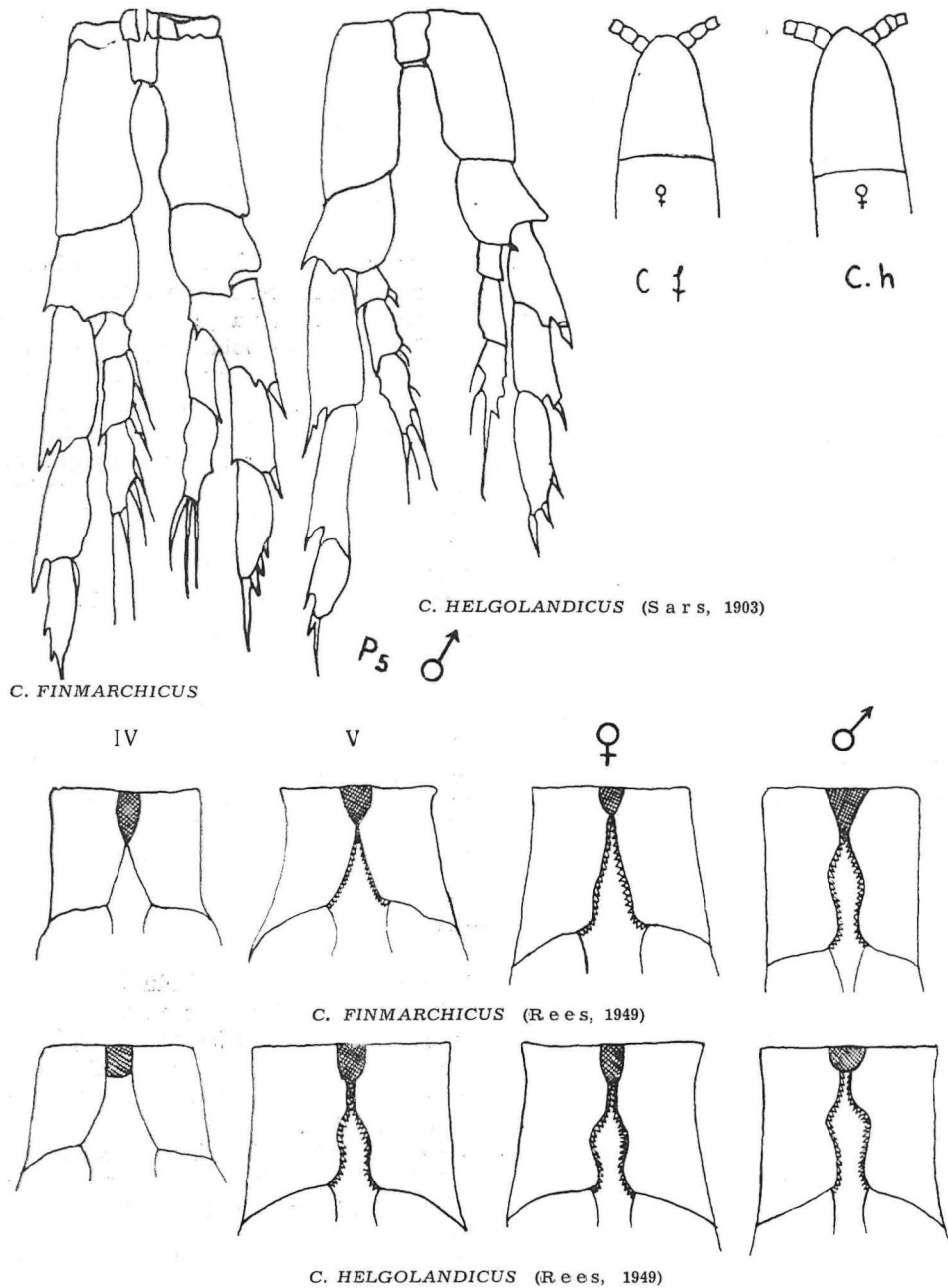
Na temelju strukturne sličnosti Jašnov (1955) je mišljenja da među pojedinim vrstama familije *Calanidae* postoje ekološke supstitucije.*

2. 2. RASPROSTRANJENJE

Calanus helgolandicus dolazi u Mediteranu i u južnom dijelu Sjevernog mora, a u Crnom moru se javlja kao *Calanus helgolandicus* var. *ponticus* (Claus, 1886, Giesbrecht, 1892, Fruchtel, 1920, Jašnov, 1955, 1961, 1963). Kako je opisao Jašnov (1955), kod prvog segmenta basipodita 5-og para nogu kod ženke i mužjaka postoji izvjesna razlika koja ukazuje na mogućnost da se crnomorski tip tretira kao specijalni varijetet.

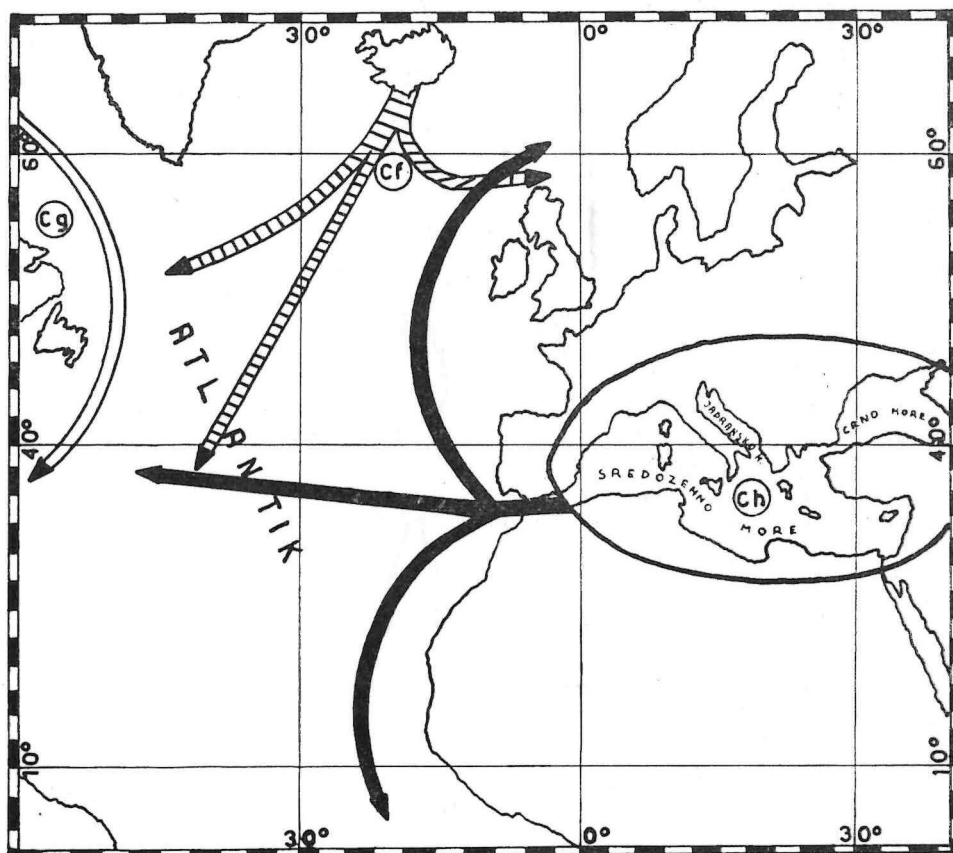
Jašnov (1961, 1963) ubraja kopepoda *Calanus helgolandicus* u jednog od glavnih članova »Lusitania« faune i upotrebljava ga kao indikatora mediteranske vode. U Atlantiku, u jesenskim mjesecima oktobru i novembru, *Calanus helgolandicus* nalazi se u slojevima sredozemne vodene mase u dubinama od 100 do 1100 metara. U proljeću, zahvaljući sezoni ontogenetskih migracija,

*) Detaljnim istraživanjima ekološke supstitucije bavio se B. M. Bary u Edinbuhu pa mu je za njegova biometrijska mjerenja ustupljen i izvjestan dio materijala sa Mljeta.



Sl. 1. Morfološke razlike između *C. finmarchicus* i *C. helgolandicus*
 Fig. 1. Morphological differences between *C. finmarchicus* and *C. helgolandicus*
 (Sars, 1903; Rees, 1949).

javlja se u površinskim slojevima koji ga nose ka sjeveroistoku, pa čak u godinama jače razvijenog strujanja dosegne obale Skandinavije i Špicberga (sl. 2).



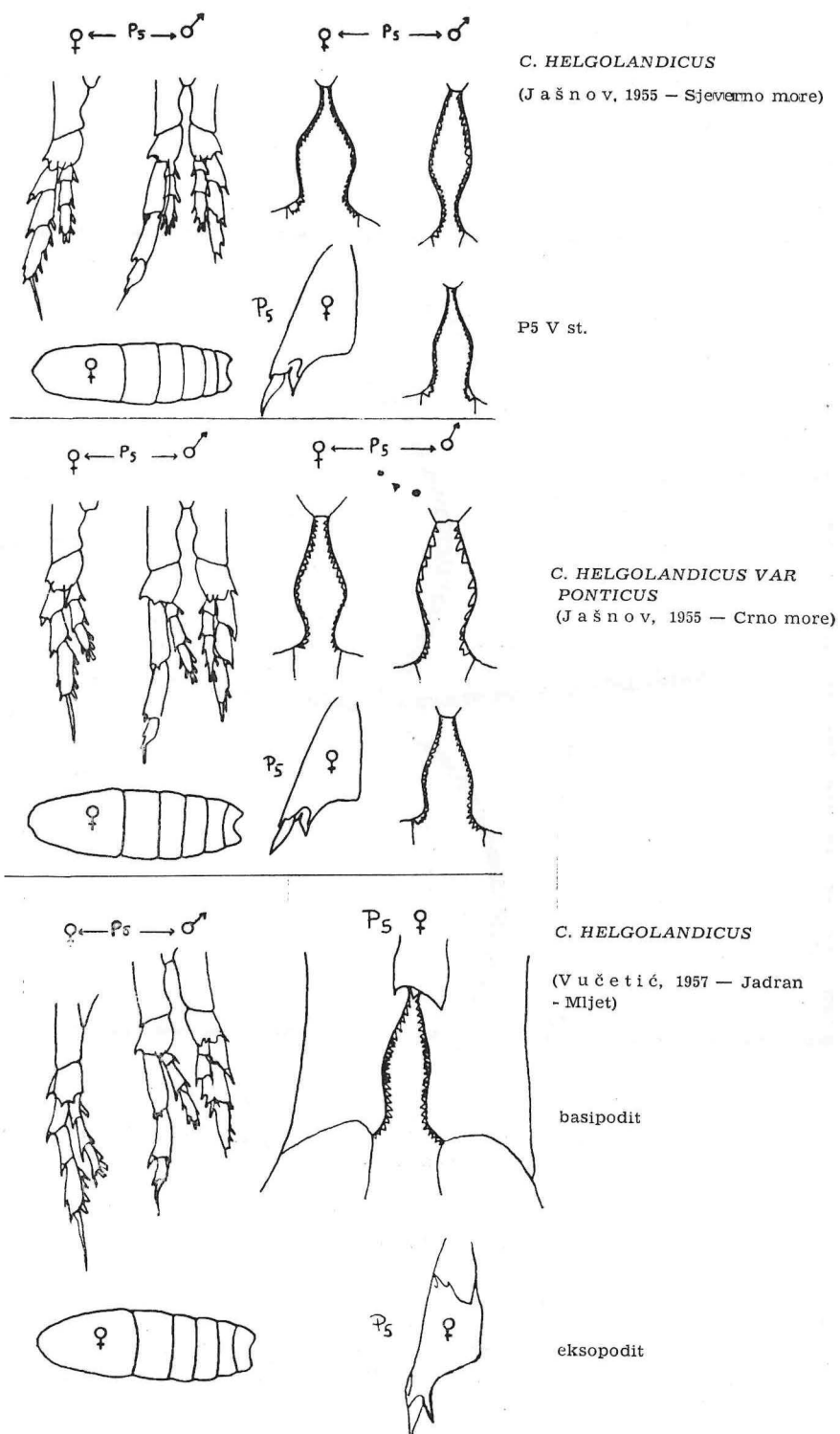
Sl. 2. Geografsko rasprostranjenje kopepoda *C. helgolandicus*, *C. finmarchicus*, *C. glacialis*

Fig. 2. Geographical distribution of: *C. helgolandicus*, *C. finmarchicus*, *C. glacialis*
(Jašnov, 1955)

2. 3. DIJAGNOZA VRSTE

Da bi se moglo zaključiti kojoj formi je najbliži *Calanus helgolandicus*, kojega se našlo u Mljetskim jezerima, donesene su dijagnoze za *Calanus helgolandicus* iz Sjevernog mora, *Calanus helgolandicus* var. *ponticus* iz Crnog mora (Jašnov, 1955) i *Calanus helgolandicus* iz Mljetskih jezera (Vučetić, 1957) kao i njihove crteže na slici 3.

Sl. 3. Morfološke razlike između *C. helgolandicus* iz različitih lokaliteta.
Fig. 3. Morphological differences of *C. helgolandicus* from different regions.



Calanus helgolandicus (Claus)

»Ženka: tijelo usko i vitko. Glava sprijeda trouglasta, izbočena (sl. 3). Odnos širine prednjeg dijela prema duljini je uvijek veći od 1:3 (1:3,1 do 1:3,3). Antene su relativno kratke i kad su savijene dosežu kraj furke ili zadnjeg ili drugog segmenta pokraj njega. Ženke kopepoda *Calanus helgolandicus* lako se razlikuju od ženke *Calanus finmarchicus* po strukturi 5-og para nogu. Prvi segment bazipodita ovih nogu ima uzdužni niz zubi, koji čine oštro označenu krivinu u sredini segmenta. Broj oštarih zubi varira od 22 do 39, najčešće ima 28 do 33 zuba. Oba niza imaju, obično, isti broj zubi, u rijetkim slučajevima jedan se niz razlikuje od drugoga za 3 do 5 zubi. Prvi segment eksopodita ima karakterističnu strukturu, a radi jako razvijenog distalnog dijela koji je naoružan s vanjskog ugla sa dva zuba od kojega se unutrašnji oštro razlikuju širinom baze od užeg vanjskog zuba. Ovaj segment ima trouglastu formu a kod *Calanus finmarchicus* je više pravokutan. Završni segment endopodita oboružan je redovito sa 5 bodlji, a rijetko sa 6.

Mužjak: struktura 5-og para nogu je karakteistična za mužjaka kopepoda *Calanus helgolandicus*. Desna noga je kraća tako da kraj eksopodita desne noge (ne uključujući kraj bodlja) ne dostiže završetak drugog segmenta eksopodita lijeve noge. Endopodit lijeve noge je kratak i doseže skoro prvu trećinu drugog segmenta eksopodita. Eksopodit lijeve noge ima prvi i drugi segment jednake duljine dok je treći segment otprilike za pola dužine drugoga. Uzdužni niz zuba na prvom segmentu bazipodita čini, kao u ženke, jasno označenu krivinu. Broj zuba varira od 16 do 28.

Stadij V: uzdužni niz zubi prvog segmenta bazipodita 5-og para nogu ima jako izraženu krivinu. Završni segment endopodita je oboružan sa 7 bodlji, rjeđe sa 6.

Dimenzije: ženke variraju od 3,0 do 3,5 mm, mužjaci od 2,9 do 3,1, a V stadij od 2,6 do 3,0.

Rasprostranjenje: južna polovina Sjevernog mora.

Calanus helgolandicus var. *ponticus*

Ženka: nema značajne razlike od tipične forme u strukturi prednjeg dijela tijela ili duljini 5-og para nogu. Prvi segment eksopodita 5-og para je trokutastog oblika. Krajnji segment endopodita je naoružan sa 5 bodlji, rijetko sa 6 ili 5 i 6 bodlji. Prvi segment bazipodita ima zakrivljeni niz zuba. Broj zuba varira od 18 do 37, najčešće je nađeno od 24 do 29 zubi. Ovaj varijetet razlikuje se od tipične forme manjim brojem zubi na bazipoditu 5-og para nogu.

Mužjak: nema značajne razlike od tipične forme u strukturi 5-og para nogu, s iznimkom od naoružanja prvog segmenta bazipodita. Uzdužni niz zuba ima zakrivljenje u sredini slabije naglašeno nego kod tipične forme. Zubi nisu obično tako gusti i njihov broj varira od 11 do 21.

Stadij V: prvi segment bazipodita 5-og para ima iskrivljeni niz zubi. Završni segment eksopodita ove noge je oboružan sa 7 ili 6 bodlji.

Dimenzije: ženke variraju od 3,1 do 3,6 mm, mužjaci od 3,2 do 3,4 mm, V stadij od 2,8 do 3,0 mm.

Rasprostranjenje: Crno more« (Jašnov, 1955).

Calanus helgolandicus iz Mljetskih jezera

Ženka: od tipične forme *Calanus helgolandicus* kao i one *Calanus helgolandicus* var. *ponticus* nema nekih značajnih razlika u strukturi prednjeg dijela tijela ili u duljini 5-og para nogu. Prvi segment eksopodita 5-og para je trokutastog oblika, a zadnji segment endopodita ima 5 bodlja. Prvi segment bazipodita ima zakrivljeni niz zuba. Broj varira od 23 do 35, a najčešće je 24 do 26.

Mužjak: nema značajne razlike od tipične forme *Calanus helgolandicus* iz Sjevernog mora, kao i one *Calanus helgolandicus* var. *ponticus* u strukturi 5-og para nogu, osim u broju zubi na prvom segmentu bazipodita. Uzdužni niz zubi nema tako jako zakrivljenje. Krivina na unutrašnjoj strani, na kojoj se nalaze zubi, nije tako naglašena kao kod tipične forme, a broj zubi, našli smo, da varira od 19 do 21.

Stadij V: na prvom segmentu bazipodita 5-og para nogu u unutrašnje strane ima iskrivljeni niz zuba. Završni segment eksopodita ove noge oboružan je sa 7 ili 8 bodlji.

Dimenzije: ženke variraju od 2,62 do 3,29, a mužjaci od 2,62 do 3,01 mm.

Rasprostranjenje: Veliko jezero, otok Mljet, a vjerojatno i cijeli Jadran.

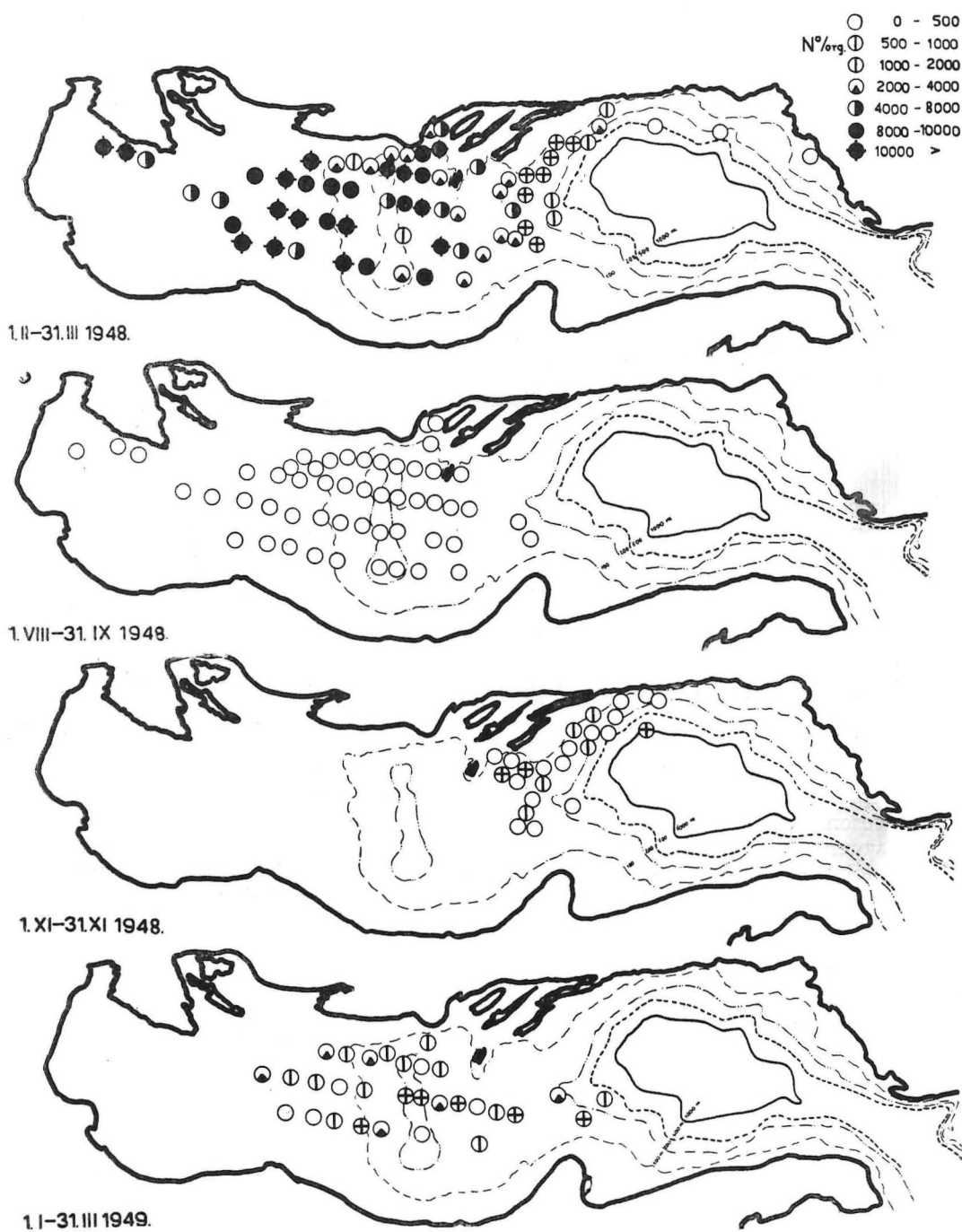
Rezimirane morfološke razlike između ovih geografskih varijeteta:

Forma i lokalitet <i>Form, locality</i>	Broj zubi <i>No. teeth</i>		Broj bodlji <i>No. spines</i>		Dimenzije <i>Size</i>		*
	♀	♂	Ps ♀	♀	♂	V st.	
<i>C. helgolandicus</i> : Sjeverno more Jašnov, 1955	28—33 (22—39)	16—28	5/6	3,0—3,5	2,9—3,1	2,6—3,0	
<i>C. helgolandicus</i> : var. <i>ponticus</i> Crno more Jašnov, 1955	24—29 (18—37)	11—21	5	3,1—3,6	3,2—3,4	2,8—3,0	
<i>C. helgolandicus</i> : Mljet Vučetić, 1957	24—26 (23—35)	16—20	5	2,6—3,3	2,6—3,0	—	

2. 4. DOSADAŠNJA ISPITIVANJA U JADRANU

Iz pregleda dosadašnjih istraživanja kopepoda *Calanus helgolandicus* u Jadranu moglo se utvrditi da su istraživanja započela vrlo rano i to u austro-ugarskoj Zoološkoj stanici u Trstu. Grobben je 1881. g. prvi opisao razvoj kod kopepoda i to na vrsti *Cetochilus septentrionalis* Goodsir, ili današnjoj

* cephalotorax + abd. segments



Sl. 4. Sezonske razlike gustoće kopepoda *C. helgolandicus* u površinskim slojevima (0—53 m) u Jadranu

Fig. 4. Seasonal density variation of *C. helgolandicus* population in the upper layer (0—53 m) of the Adriatic.

Calanus helgolandicus. U prvim radovima opisivalo se morfološko-anatomske karakteristike kopepoda, a kasnije donosile su se faunističke liste (Car, 1890, 1895—96, 1901; Graeffe, 1900; Steuer, 1910, 1912; Grandori, 1910, 1913, 1914; Car & Hadži, 1914; Fruchtel, 1920, 1924. a, b; Pesta 1920; Mužinić, 1936; Gamulin, 1938, 1939, 1940).

Graeffe (1900) daje dosta podataka o biologiji nekih kopepoda za Tršćanski zaljev. Iako su podaci općenite naravi, ipak su važni jer govore o sezonskom pojavljivanju vrsta i o periodu razmnažanja.

O kvantitativnoj zastupanosti kopepoda *Calanus helgolandicus* u Jadranu piše Leder (1917), pa čak u Jabučkoj kotlini sloj na dubini od 20 do 100 m naziva »kalanidnim« slojem. Analizirajući slojanje planktona pretpostavlja da se tu radi o biološkoj pojavi ili vertikalnim migracijama.

Gamulin (1939) donosi podatke o nastupanju kopepoda *Calanus helgolandicus* u lovinama iz Kaštelanskog zaljeva i na postaji kod Maslinice, kao i o njegovoj vertikalnoj raspodjeli, za koju smatra, da je možda pod uplivom temperature ili nekih drugih faktora. Autor također naglašava da o biologiji ovog kopepoda nije za Jadran ništa poznato pa su zato potrebna specijalna istraživanja.

Kasnije Hure (1955, 1961) i Vučetić (1957, 1958, 1961) među rezultatima istraživanja vertikalnog rasprostranjenja zooplanktona donose i neke podatke o vertikalnim migracijama kod *Calanus helgolandicus*. Hoenigman (1958) u jednoj noti o kopepodu *Euchaeta hebes* napominje, nuzgredno, da je *Calanus helgolandicus* u otvorenom Jadranu jače zastupan u zimsko-proljetnom periodu.

Na temelju ranijih fragmentarnih podataka kao i najnovijih iz materijala ekspedicije »Hvar« (Vučetić, u pripremi) može se tvrditi da je ova vrsta rasprostranjena po cijelom Jadranu. Gustoća populacije jako varira prostorno i sezonski. Prema podacima dobivenim za gornje slojeve skoro cjelokupnog otvorenog Jadrana, u razdoblju februar-mart zastupan sa preko 50% (56,2) u cjelokupnom broju organizma jedne bogate lovine. Na slici 4. mogu se uočiti sezonske promjene u njegovoj kvantitativnoj zastupanosti u gornjim površinskim slojevima otvorenog Jadrana.

3. EKOLOŠKA ISPITIVANJA

Organske vrste javljaju se u prirodi u grupama ili populacijama. U širokoj generalizaciji populacija bi se mogla definirati (prema Stankoviću, 1962) kao prostorno i vremenski integrirana grupa živih jedinki iste vrste koja raspolaže zajedničkim skupom nasljednih faktora, naseljava određeni prostor, pripada određenom ekosistemu u okviru kojega su jedinke povezane među sobom, u prvom redu odnosima razmnožavanja. Takva grupa pokazuje određene grupne osobine, koje se mogu kvantitativno izraziti. Osnovne osobine svake populacije su gustoća, odnosno veličina, prostorni raspored, natalitet, mortalitet, uzrasna struktura, potencijal rastenja populacije i tok rastenja i održavanja. Populacija je dinamički pojam jer se veličine i unutarnja svojstva stalno mijenjaju. Ekološka studija populacije predstavlja u prvom redu proučavanje njezine dinamike.

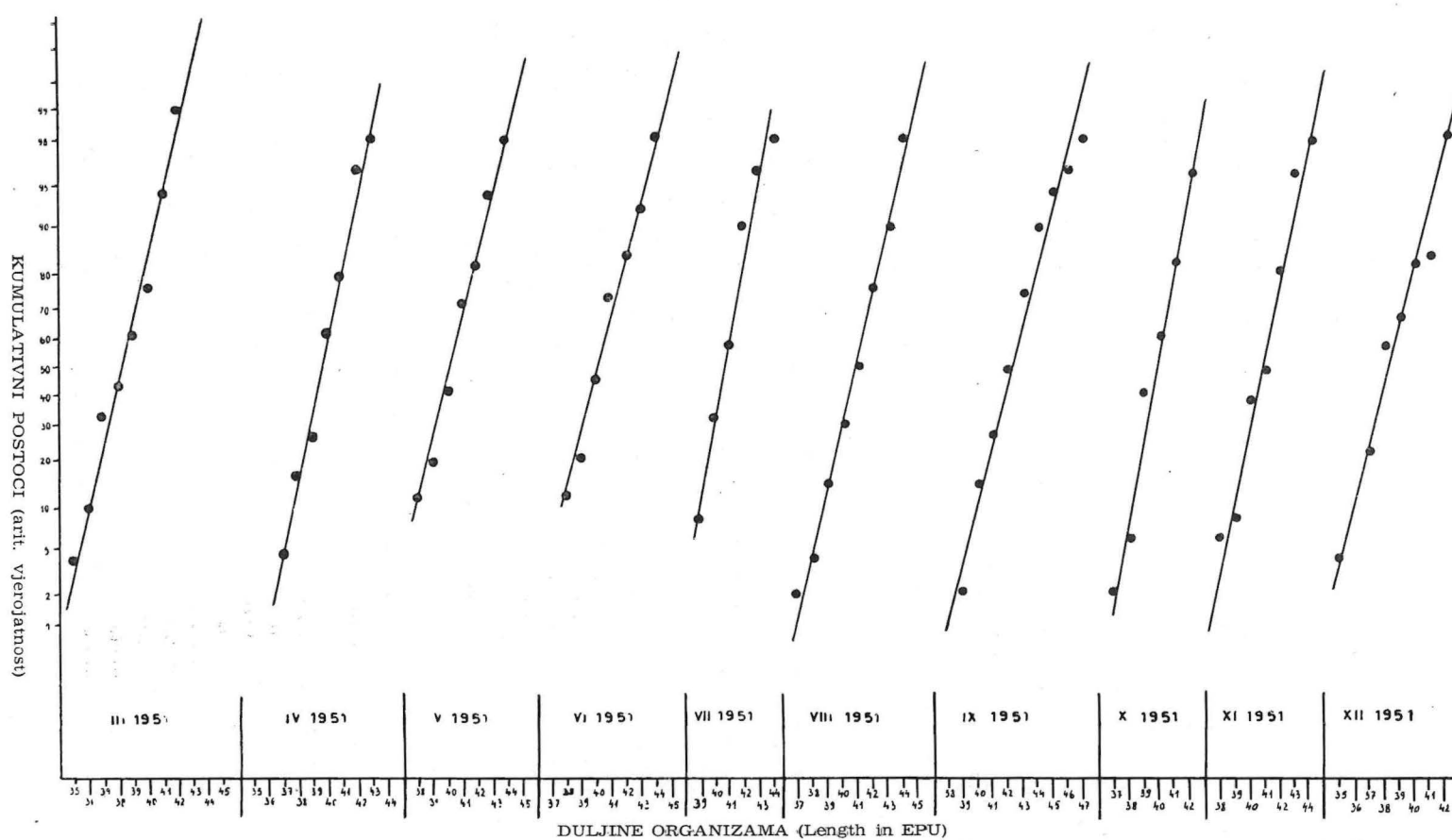
U Velikom jezeru pratila se dinamika prirodne populacije kopepoda *Calanus helgolandicus*, pošto materijal potječe iz biotopa skoro sličnog jednom manjem zatvorenom jezeru ili eksperimentalnom bazenu, predpostavljalo se da nema miješanja izvana, odnosno imigracije populacije sa drugih lokaliteta. U cilju da se i to provjeri, tj. vidi da li se radi o jednoj ili više populacija, analizirane su frekvencije duljinskih raspodjela odraslih jedinki od marta 1951. do decembra 1952. god. i to uz pomoć papira za aritmetičku vjerojatnost. Ova metoda korisna u biologiji (Harding, 1949, Cassie, 1954) sastoji se u izračunavanju frekvencija duljine jedinki u postocima i zatim unošenja kumulacionih postotaka na papir.

Općenito gledano, cjelokupni analizirani materijal i mogućnost izvlačenja, linearnih krivulja ukazuje da se ovdje radi o čistim populacijama, naime, organizmi pripadaju jednom leglu (sl. 5, 6). Međutim mogu se uočiti neke manje razlike koje ukazuju na varijabilnost svojstava iste populacije. To je moglo nastati zbog produžavanja prethodne generacije ili legla i održane toliko dugo dok se nije pomiješala s novom generacijom. Radi toga se, možda, i dobilo u nekim mjesecima pomiješane generacije s malo različitim svojstvima uslijed promjena vanjskih faktora za vrijeme razvojne faze.

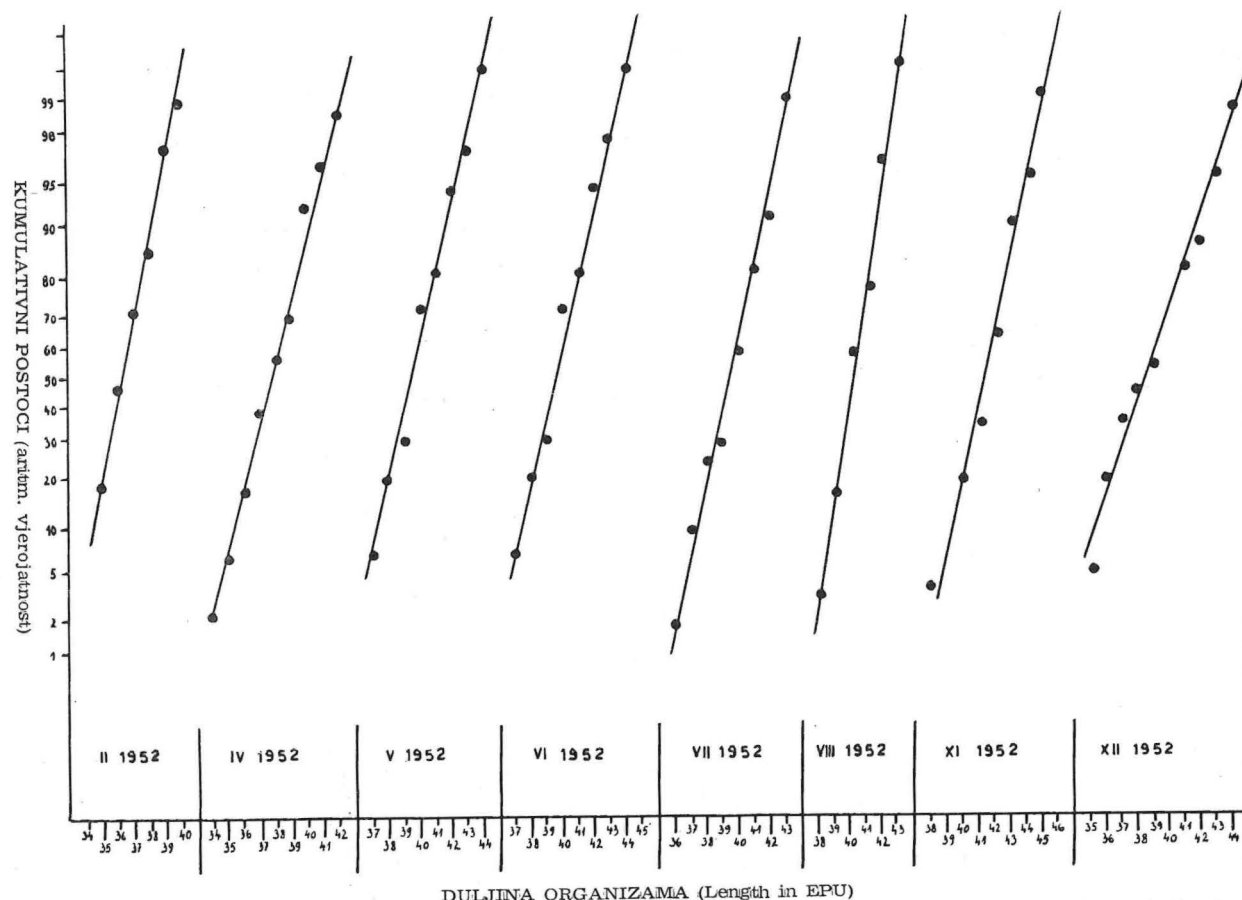
3. 1. GUSTOĆA POPULACIJE

(u Mljetskim jezerima i u otvorenom Jadranu)

Gustoća je kvantitativni izraz veličine populacije u odnosu na jedinicu prostora i u ovom slučaju izrazila se brojem jedinki kopepoda *Calanus helgolandicus* na m³ mora. Ovdje se ne govori o općoj gustoći, tj. veličini populacije kopepoda *Calanus helgolandicus*, već o ekološkoj gustoći izračunatoj na stvarno naseljenom prostoru. Gustoća populacije životinjskih vrsta regulirana je obično kapacitetom sredine, prije nego uvjetima ishrane koji postoje i općim produktivitetom ekosistema. Kolebanja brojnosti populacije, koja nastupaju tokom njezina kretanja, od najvećeg su interesa za ekologiju, jer ilustriraju složenu dinamiku međusobnih odnosa između organizama i sredine.



Sl. 5. Populacija *C. helgolandicus* iz 1951. g. raspoređena na papiru aritmetičke vjerojatnosti (kumulativni postoci).
 Fig. 5. The population of *C. helgolandicus* split on the arithmetic probability paper for each of eleven months in 1951. (cumulative percentage).



Sl. 6. Populacija *C. helgolandicus* iz 1952. g. raspoređena na papiru aritmetičke vjerojatnosti (kumulativni postoci).
 Fig. 6. The population of *C. helgolandicus* split on the arithmetic probability paper for each of eight months in 1952 (cumulative percentage).

Za vrijeme studiranja gustoće populacije kopepoda *Calanus helgolandicus* u Mljetskim jezerima, upotrijebili su se, radi komparacije, i podaci dobiveni iz materijala sakupljenog u otvorenom Jadranu, u području Dugog otoka, Visa i u Kaštelanskom zaljevu. Ovi podaci uzeti su s područja gdje se u toku duljeg perioda pratila promjena gustoće ove vrste, pa su se tako mogle izračunati godišnje srednje vrijednosti.

Tab. I Gustoća populacije *C. helgolandicus* (♀, ♂, v st.) u srednjem Jadranu (godišnji srednjak, broj/m³).

Tab. I *C. helgolandicus* population density (♀, ♂, v st.) in the middle Adriatic (annual mean, number per m³).

Postaje: Station:	Godine: Year:									
	1951	1952	1953	1954	1957	1958	1960	1961	1962	
Veliko jezero	97,1	82,3	42,3	89,6						
Kaštelanski z.					2,2	2,6	6,5	12,0	6,1	
Stončica o. Vis								1,5	2,0	
Dugi otok							11,0			

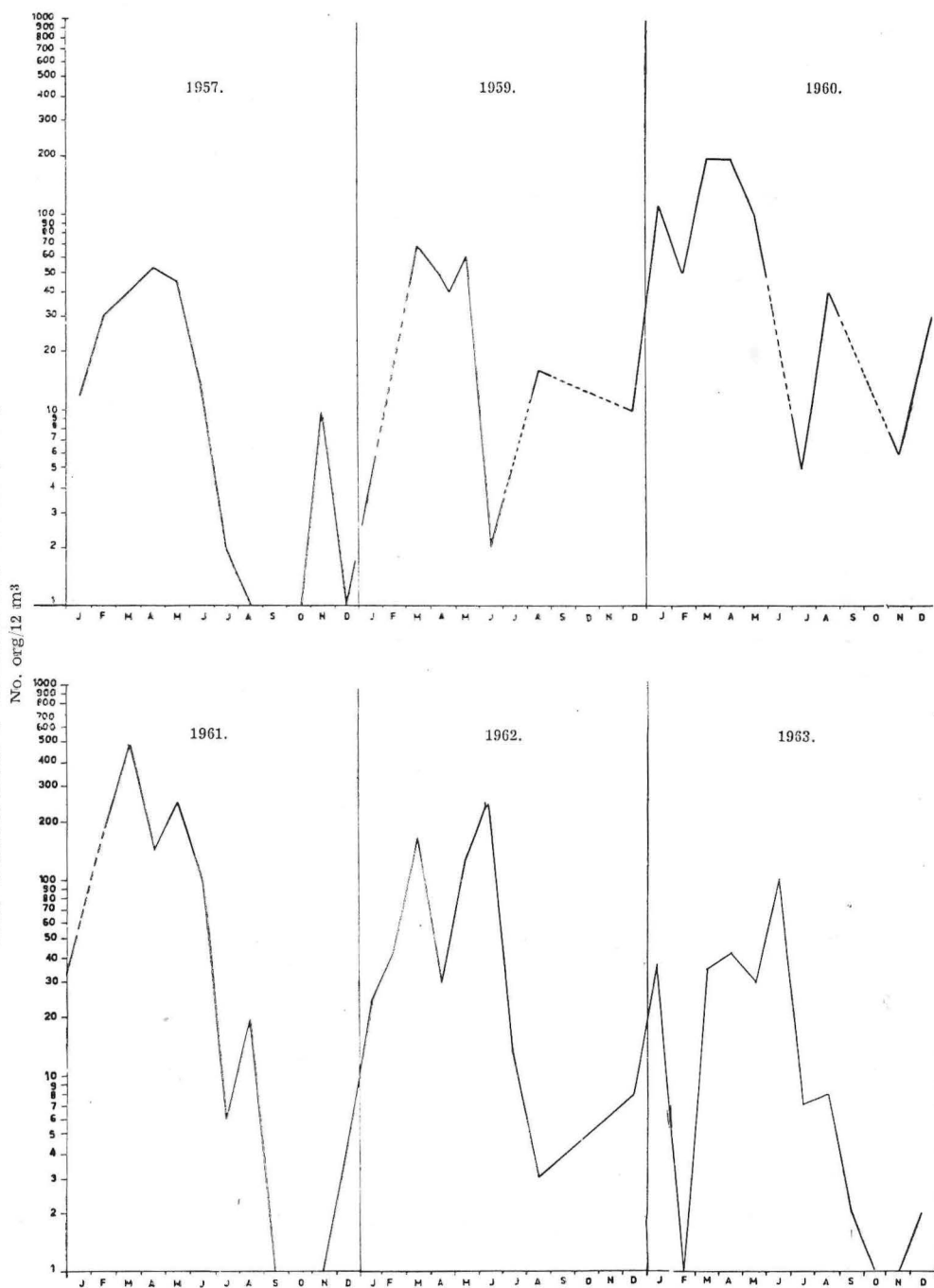
Prema dobivenim podacima o sezonskim promjenama gustoće populacija i iz njih izračunatim godišnjim srednjim vrijednostima za različita područja u Jadranu zaključilo se (tab. I) da je u Velikom jezeru na Mljeto gustoća populacije ovog kopepoda najveća. Prilikom ovih istraživanja našlo se da je broj odraslih primjeraka na m³ mora varirao od 42,3 do 97,1. Ove vrijednosti znatno su više od svih do sada nađenih u otvorenom Jadranu. Po gustoći populacije kopepoda *Calanus helgolandicus* razlikuje se opet područje uz obalu i sjeverni, plići Jadran, od južnog, dubljeg dijela. Tako npr. u Kaštelanskom zaljevu u razdoblju od 1957. do 1962. god., vrijednosti su se kretale od 2,2 do 12,0 organizama na m³ mora, a na postaji kod otoka Visa (Stončica) od 1,5 do 2,0. U području s vanjske strane Dugog otoka našlo se 1960. god. prosječno oko 11 adultnih primjeraka na m³.

Gustoća kopepoda *Calanus helgolandicus* u otvorenom Jadranu pokazuje jako sezonsko kao i godišnje variranje što se imalo prilike utvrditi na materijalu ekspedicije »Hvar« (sl. 4) kao i kod dugogodišnjih opažanja u Kaštelanskom zaljevu (sl. 7).

U Mljetskim jezerima opazila se izvjesna razlika u gustoći populacije ovog kopepoda za vrijeme trajanja istraživanja, prije i poslije fertilizacije. Radi upoređivanja uzeti su parovi vrijednosti za pojedine mjesece u 1951. i 1954. god. slijedećim redom:

God. Year	Broj (No): ♀, ♂ i V st. na m ³				Srednjak Mean
	Mart	Maj	Jun	August	
1951.	43,2	87,8	50,1	37,9	54,7
1954.	99,8	124,2	106,6	80,7	102,8

Promatrajući ovako složene vrijednosti dolazi se do zaključka da je gustoća populacije kopepoda *Calanus helgolandicus* u 1954. god. bila za cca 88% veća nego u 1951. god.

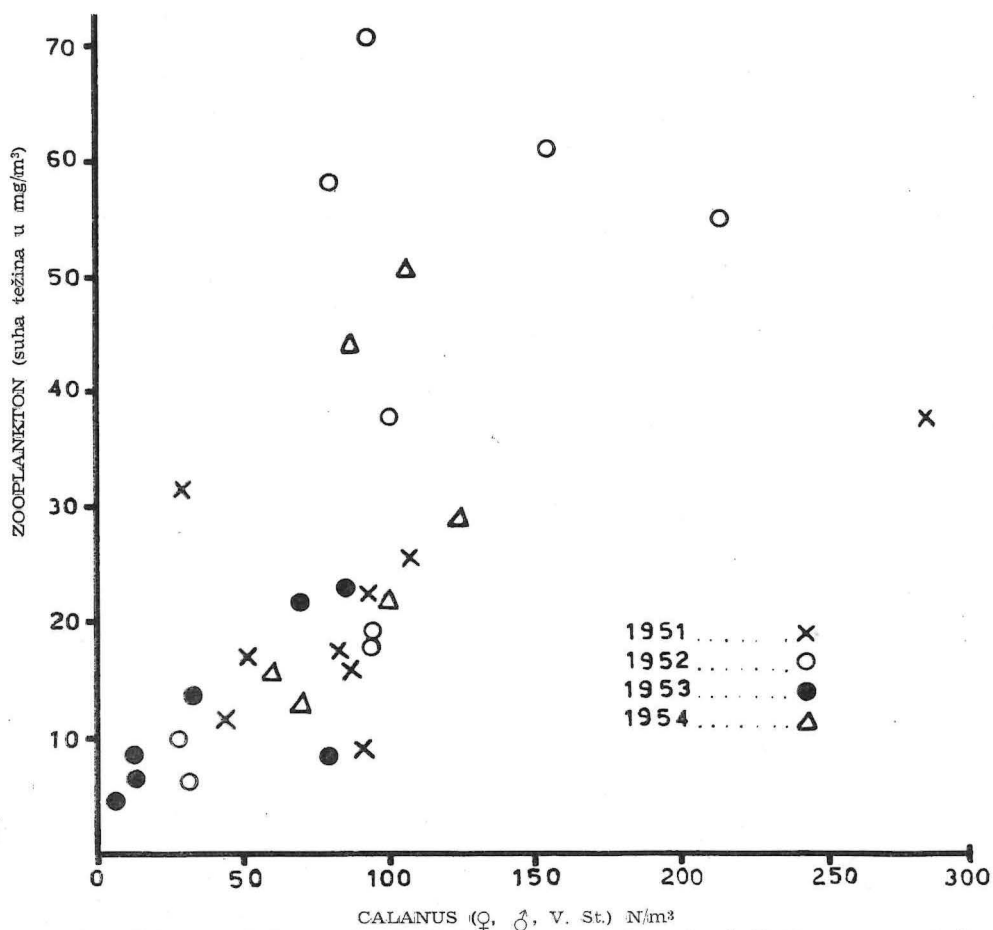


Sl. 7. Godišnja variranja gustoće populacije *C. helgolandicus* u Kaštelanskom zaljevu za razdoblje od 1957—1963. (semilogaritamska skala).

Fig. 7. Annual density variation of *C. helgolandicus* population in the Bay of Kaštela for the period from 1957-1962 (semilogarithmic scale).

3. 11. Variranje gustoće u odnosu na biotske faktore sredine

Sveukupni zooplankton — Potencijal rastežja populacije kope-poda *Calanus helgolandicus* u odnosu na sveukupnu zooplanktonsku biomasu pokazuje odnos u pozitivnom smjeru. To je i razumljivo kad glavnu biomasu zooplanktona sačinjava *Calanus* populacija.



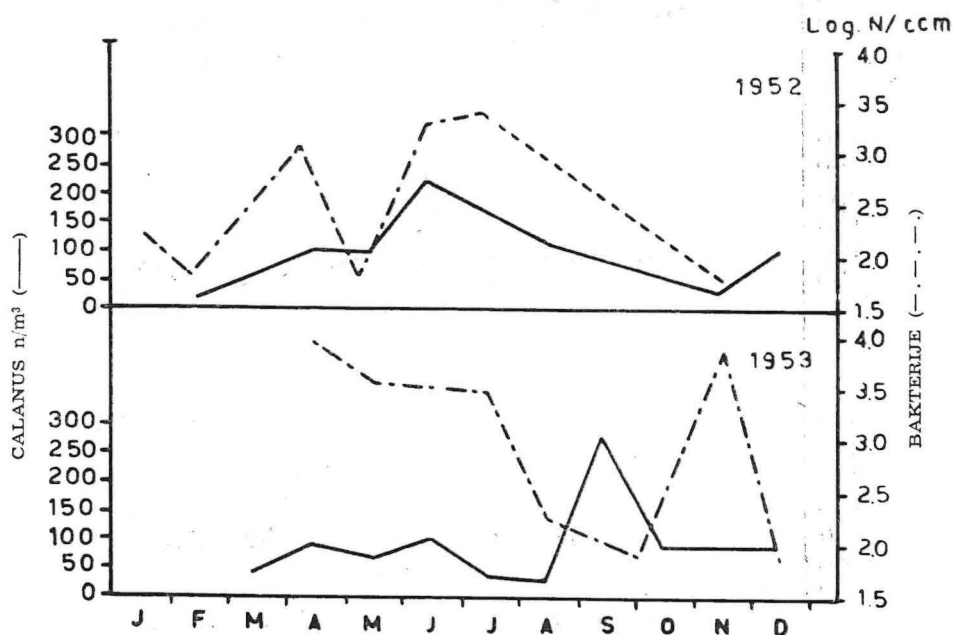
Sl. 8. Odnos gustoće populacije *C. helgolandicus* (broj ♀, ♂, Vst.) prema gustoći sveukupnog zooplanktona (suha težina).

Fig. 8. Relation between *C. helgolandicus* (No. ♀, ♂, V st) population density and quantity of total zooplankton (dry weight).

Na slici 8. doneseni su podaci o broju adultnih primjeraka kopepoda *Calanus helgolandicus* (♀, ♂, V st.) u Velikom jezeru u odnosu na gustoću cjelokupne zooplanktonske biomase za razdoblje od 1951. do 1954. god. U slučaju da jedinke jedne populacije nisu iste veličine, onda je težina bolji izraz gustoće nego broj. U ovom slučaju, kod vrste *Calanus helgolandicus*, jedinke iste populacije se mnogo ne razlikuju, pa su uzeti brojčani podaci, dok u sastavu sveukupnog zooplanktona dolaze jedinke različite veličine i zato su dati težinski podaci.

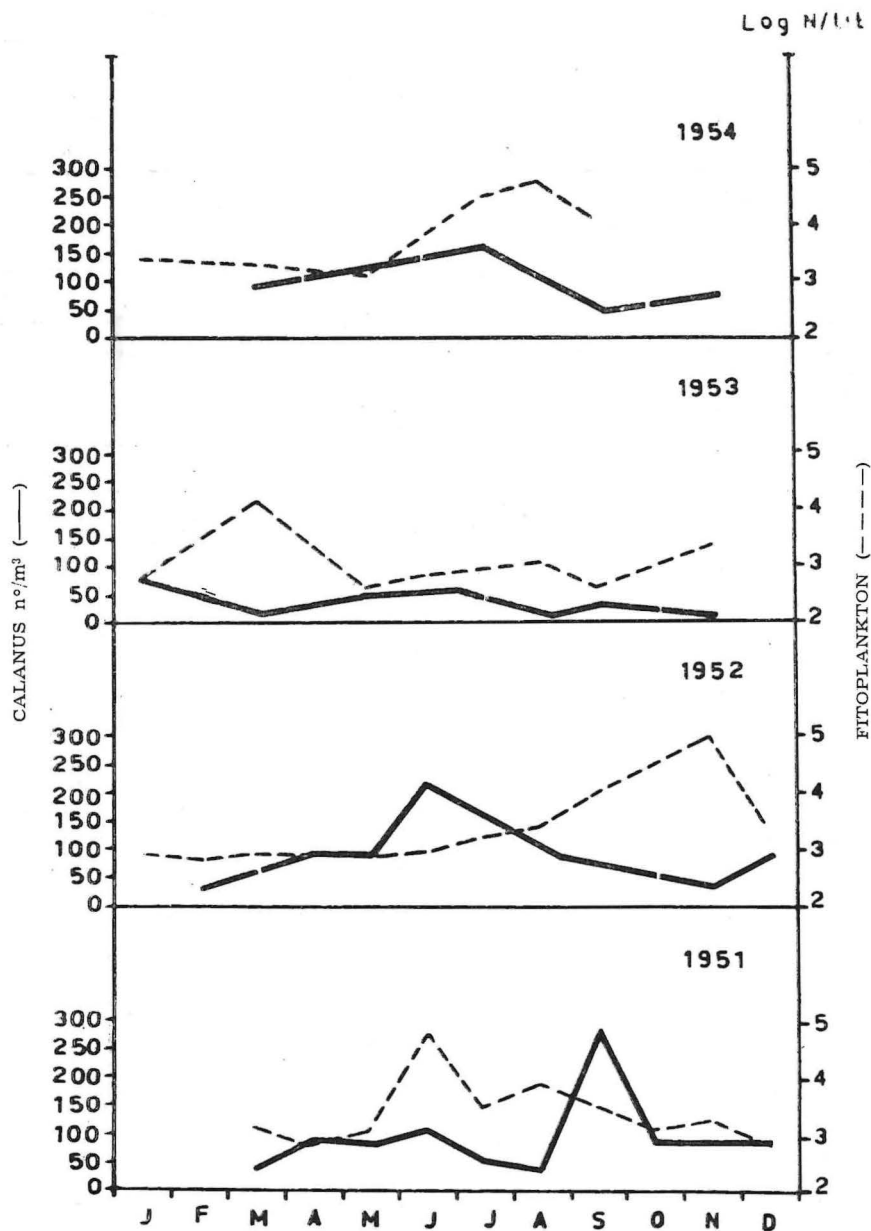
Bakterije — Analizirajući kretanja populacije kopepoda *Calanus helgolandicus* u odnosu na promjenu gustoće bakterijske populacije konstatiralo se da su minimalne vrijednosti za bakterijsku biomasu u 1951. god. dobivene u septembru, odnosno u doba kad je populacija kopepoda *Calanus helgolandicus* dostigla maksimalnu gustoću. U 1952. god. vrijednosti su se kretale približno paralelno (sl. 9).

Fitoplankton — Gustoća biomase fitoplanktona (Pucher-Petković, 1957, 1960) izražena u broju stanica na litru morske vode, odnosno njezino kretanje tokom istraživanja kompariralo se sa promjenama gustoće populacije kopepoda *Calanus helgolandicus* (sl. 10). Broj adultnih jedinki bio je uvijek najveći u doba ljetnih mjeseci, dok su maksimalne količine fitoplanktona uvijek dolazile u proljeće i jesen.



Sl. 9. Fluktuiranje gustoće populacije *C. helgolandicus* (broj ♀, ♂, V st.) i bakterijske populacije.

Fig. 9. Fluctuation of *C. helgolandicus* (No. ♀, ♂, V st) population density and bacterial population.



Sl. 10. Fluktuiranje gustoće populacije *C. helgolandicus* (br. ♀, ♂, Vst.) i fitoplanktona (srednjak, 0, 10, 20, 40 m).

Fig. 10. Fluctuation of *C. helgolandicus* (No. ♀, ♂, V st) population in relation to phytoplankton (mean, 0, 10, 20, 40 m).

3. 12. Variranje gustoće u odnosu na promjene temperature mora

Na temelju studiranja sveukupnih podataka o promjenama gustoće kopepoda *Calanus helgolandicus* u odnosu na promjene temperature mora (površinskih slojeva od 0—20 m) moglo bi se zaključiti da postoji neki minimalni odnos i to u negativnom smjeru (sl. 11). Međutim, ako se izdvoje podaci za pojedine godine, onda bi se možda moglo reći da je u 1952. god. između gustoće populacije i temperature u pozitivnom smjeru. Naime, veća gustoća nađena je kod viših temperatura mora. Već ranije se utvrdilo da je 1952. god. temperatura površinskih slojeva bila vrlo visoka i s tim u vezi pretpostavilo se, da je moglo doći do horizontalnog pomicanja planktona i to u smjeru iz plićih područja prema maksimalnim dubinama na postaji Vrbovačka. Moguće je ovo razlog da su na toj postaji 1952. god. dobivene tako visoke vrijednosti gustoće populacije kopepoda *Calanus helgolandicus*. Ako se ovo uzme u obzir značilo bi da su vrijednosti gustoće populacije u 1952. god. bile znatno niže od onih koje se dobilo.

Za 1954. god. isključuje se da je ovaj momenat djelovao na koncentraciju i povećanje vrijednosti, jer su temperature bile niže, a porast gustoće populacije *Calanus helgolandicus* je ipak bio znatno povećan, pa se smatra da je nečim drugim uvjetovan. Konkretno u ovom slučaju, mogao bi biti odraz fertilizacije preko povećanja primarne produkcije ili boljih uvjeta za ishranu.

3. 13. Zaključak

Utvrdilo se da u Velikom jezeru nema imigracije populacije kopepoda *Calanus helgolandicus* sa drugih lokaliteta što je omogućilo da s većom sigurnošću donesu mnogi zaključci u vezi s dinamikom populacije ovog kopepoda. Gustoća populacije kretala se u razdoblju od marta 1951. do novembra 1954. god. između 42,2 i 97,1 jedinki (♀, ♂, V st.) na m³ mora. Ove vrijednosti odskakuju znatno od svih drugih dobivenih u istraživanim područjima u Jadranu. Tako u obalnom području, u Kaštelanskom zaljevu, u razdoblju od 1957—1962. god. vrijednosti su se kretale od 2,2 do 12,0 (♀, ♂, V st.) na m³. U području otvorenog Jadrana (Stončica) u istom razdoblju broj primjeraka *Calanus helgolandicus* na m³ kretao se od 1,5 do 2,0. U sjevernom Jadranu, u području izvan Dugog otoka našlo se 1960. god. prosječno oko 11 primjeraka na m³.

U Velikom jezeru porast biomase sveukupnog zooplanktona kretao se paralelno s porastom gustoće populacije kopepoda *Calanus helgolandicus* (sl. 8).

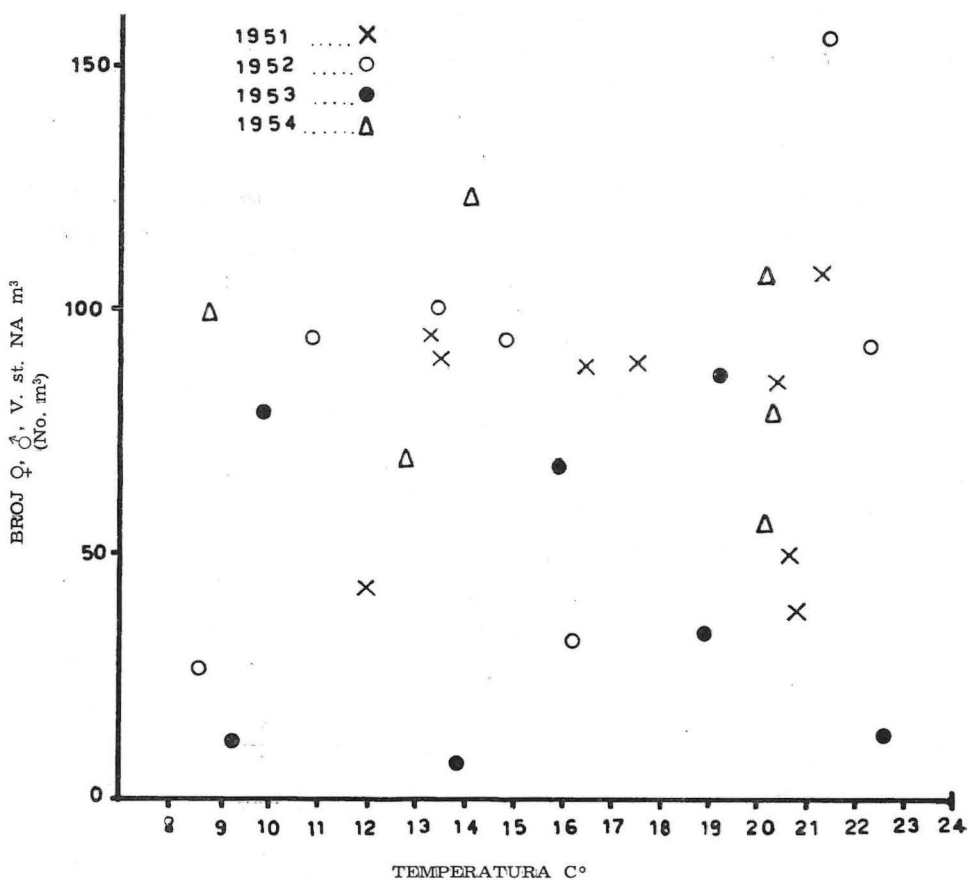
Porast gustoće populacije pratio je porast gustoće bakterijske populacije u 1952. god., dok je u 1951. god. došlo do alterniranja.

Između promjena gustoće populacije kopepoda *Calanus helgolandicus* i variranja gustoće fitoplanktona nije se mogao utvrditi nikakav pravilan odnos.

Porast gustoće populacije u odnosu na porast temperature pokazuje minimalnu korelaciju i to u negativnom smjeru. Izvjesni odnos u pozitivnom smjeru pokazao se u 1952. god., pa se tu visoku gustoću populacije u doba visokih temperatura, pokušalo protumačiti i horizontalnim migriranjem orga-

nizama u pravcu najveće dubine u Velikom jezeru, gdje su, i u to doba, bile relativno niske temperature mora.

U 1954. god. došlo je ponovno do jačeg povećanja gustoće populacije, ali ne i do porasta temperature, pa bi se povećanje gustoće populacije *Calanus helgolandicus* možda moglo protumačiti kao reakciju populacije na povoljne uvjete za rast, preko boljih uvjeta za ishranu, nastalih kao posljedica fertilizacije. Razlika u gustoći između 1951. i 1954. god. iznose cca 88%.



Sl. 11. Odnos između gustoće populacije *C. helgolandicus* i temperature mora (srednjak za slojeve 0, 10, 20 m)

Fig. 11. Relation between *C. helgolandicus* population density and temperature variations (mean temp. for the layers of 0, 10 and 20 m).

3. 2. RAZMNOŽAVANJE I BROJ GENERACIJA

Rast populacije, odnosno razmnožavanje, i broj generacija kopepoda *Calanus helgolandicus* u Velikom jezeru pratilo se pomoću dva postupka. *Prvo* praćenjem pojave juvenilnih stadija, kao i određivanjem njihove gustoće u moru i *drugo* određivanjem prisustva jaja ili stupnja zrelosti kod ženki.

Već je ranije spomenuto da je kod produkcije zooplanktona najteže odrediti sekundarnu produkciju »turnover« kod planktonskih organizama sa više generacija tokom godine (broj generacija, osim količine izbačenih jaja, označava visinu producirane organske materije za jedno godišnje razdoblje).

Poznato je da broj generacija kod kopepoda *Calanus finmarchicus* varira u odnosu na geografsku širinu. Tako je u području istočnog Grenlanda i Barentovog mora nađeno da razvojni ciklus traje godinu dana, a možda i više. U toplijim morima, kao što je južna obala Norveške, Irsko more, Sjeverno more i zaljev Maine, prvo mriješćenje javlja se od marta do aprila, drugo negdje od juna do jula, a treće u septembru (Marshall & Orr, 1955), pa se govori o tri generacije godišnje²⁾.

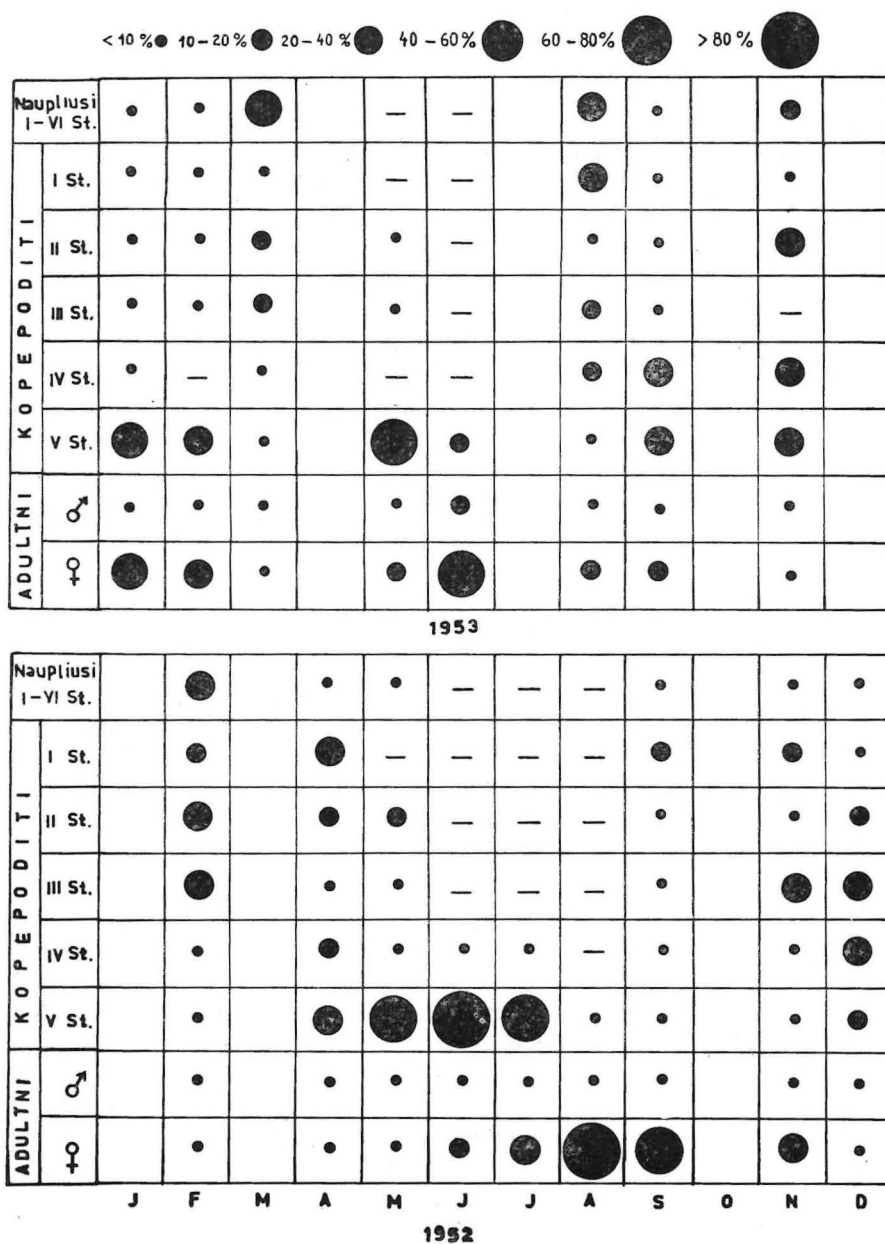
3. 21. Nastupanje juvenilnih stadija

Da bi se utvrdio broj generacija, pratilo se pojavljivanje juvenilnih stadija putem brojanja i određivanja pojedinih kopepoditnih stadija i broja nauplija u moru (tab. II). Kod određivanja pojedinačnih kopepoditnih stadija služilo se podacima Lebour (1916) i Marshall & Orr (1955). Zastupanost pojedinih kopepoditnih stadija u razdoblju od februara 1952. do novembra 1953. god. izrazila se u postocima na slici 12.

U 1951. god. prisustvo nauplija i juvenilnih kopepoditnih stadija utvrdilo se u martu, aprilu, maju, augustu, septembru, oktobru, novembru i decembru, a u 1952. god. u februaru, aprilu, maju, septembru, novembru i decembru. U 1953. god. opet su nađeni juvenilni stadiji u januaru, februaru, martu, augustu, septembru i novembru, a u 1954. god. u martu, maju, septembru i novembru.

Mladih kopepoditnih stadija nije bilo u junu i julu 1951. god., a u 1952. god. u junu i julu, dok su se samo rijetki naupliji našli i u augustu. U 1953. god. u junu, julu i augustu nije bilo kopepoditnih stadija u moru, a u 1954. god. u julu i augustu. Na temelju ovih podataka izgleda kao da nije bilo razmnožavanja samo u ljetnim mjesecima, za perioda najvećeg zagrijavanja površinskih slojeva. (Tab. IV).

²⁾ Generacija je cijeli razvoj od nauplija do spolno zrele ženke koja je sposobna da producira novo leglo. Ženke iz jedne generacije možda mogu producirati i više legla, pa se može desiti da u isto doba budu prisutni mladi druge generacije sa mladima iz drugog legla prve generacije.



Sl. 12. Zastupanost (%) različitih mladih stadija *C. helgolandicus* u pojedinim mjesecima 1952. i 1953. g.

Fig. 12. Percentage frequency of various young stages of *C. helgolandicus* for individual months of 1952 and 1953.

3. 22. Odnos spolova i trajanje individualnog života

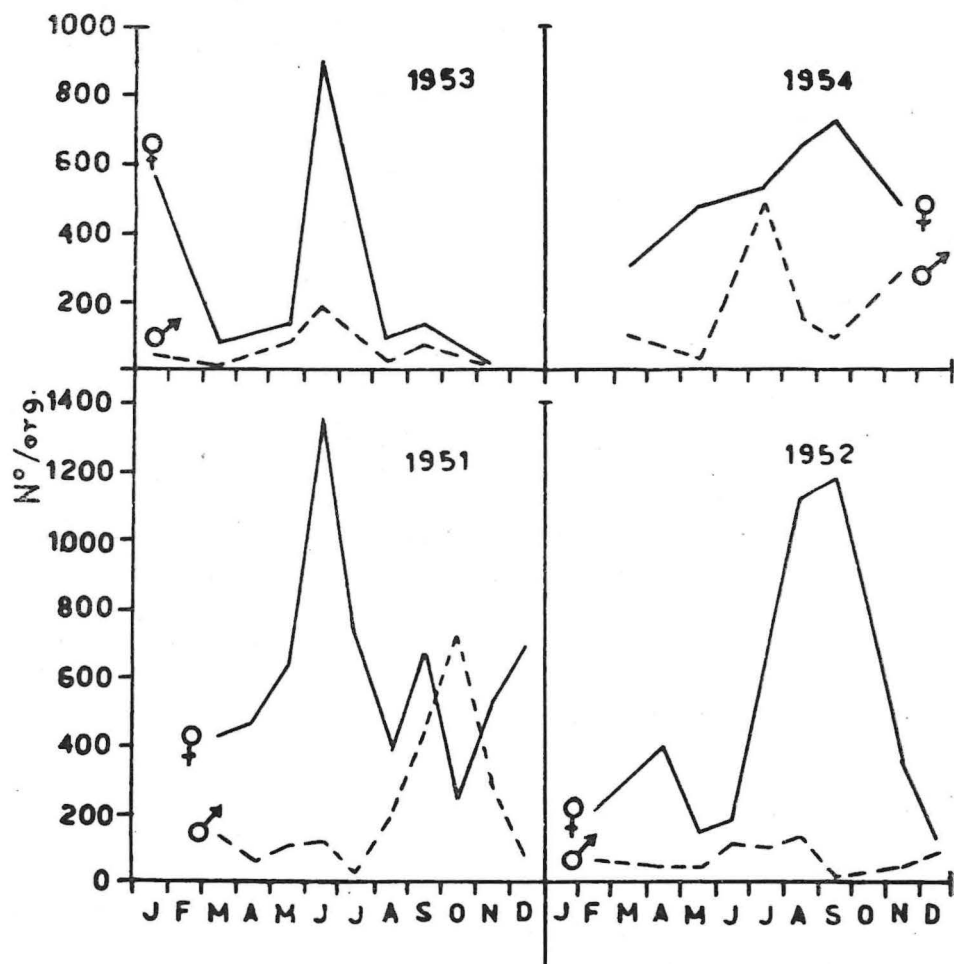
Analizirajući odnos spolova kod kopepoda *Calanus helgolandicus* za razdoblje od marta 1951. god. do novembra 1954. god. (sl. 13; tab. III), utvrdilo se da su mužjaci stalno brojčano slabije zastupani. Iznimku jedino čini oktobarska proba iz 1951. god. To se slaže sa dosadašnjim nalazima za druga područja. Po Wimpennyjevim komparacijama (rukopis) moguće je slijediti promjene odnosa spolova od Sjevernog pola prema jugu i utvrditi kako se povećava broj mužjaka što se ide prema ekvatoru.*

Tab. II Broj i raspodjela po stadijima kopepoda *C. helgolandicus* od II 1952 — XI 1953.

Tab. II Number and stage distribution of *C. helgolandicus* from Feb. 1952 to Nov. 1953.

Datum:	Naupliusi:		Kopepoditi:				Adultni:		Ukup- no:
Date:	Nauplii:		Copepodits:						Total:
	I—VI	I	II	III	IV	V	♂	♀	
22. II 1952	1802	876	1436	1356	106	140	58	208	5982
2. IV 1952	73	1440	600	18	720	973	41	398	4268
6. V 1952	73	—	300	198	36	1231	41	144	2028
9. VI 1952	—	—	—	—	60	2737	107	385	3289
16. VII 1952	—	—	—	—	30	1551	96	680	2357
20. VIII 1952	—	—	—	—	—	136	136	1125	1397
25. IX 1952	90	270	60	120	90	34	5	1179	1848
7. XI 1952	120	180	60	330	60	107	42	341	1240
12. XII 1952	336	1050	2000	2500	3138	1294	31	120	10519
23. I 1953	30	60	90	—	90	582	46	566	1464
5. III 1953	2910	360	990	630	180	86	9	76	5241
20. V 1953	—	—	30	90	—	826	80	127	1153
24. VI 1953	—	—	—	—	—	198	183	906	1287
14. VIII 1953	210	180	60	90	90	70	22	87	809
23. IX 1953	30	30	30	90	270	290	81	125	946
25. XI 1953	43	21	86	—	64	74	7	16	311

*) Radi popunjenja analiza ustupilo se R. S. Wimpennyu (Fisheries Laboratory, Lowestoft) i podatke kojima se raspolagalo na temelju ličnih istraživanja u Jadranu.



Sl. 13. Odnos spolova kod *C. helgolandicus* iz Velikog jezera
Fig. 13. *Calanus* sex ration in the Veliko Jezero.

Brojnije pojavljivanje mužjaka javlja se uvijek ranije od brojnijeg pojavljivanja ženka. Nađeno je da im je razvoj znatno kraći, ali zato im je i duljina života kraća. Trajanje individualnog života kod *Calanus* vrsta znatno se razlikuje u pojedinim geografskim širinama. Na sjeveru, u području Grenlanda, potrebno je najdulje vrijeme da se iz jaja razviju odrasle ženke i da se ove izmriju.

Kako izgleda, samo ženke mogu živjeti čak do 12 mjeseci, a mužjaci oko 7 mjeseci. U toplijim morima (Engleska) za razvoj od jaja do VI kopepoditnog stadija (adultnih) potrebno je 27 dana, a da genitalni produkti sazriju oko 30 dana. Smatra se da je za cijeli razvojni ciklus kod *Calanusa* potrebno oko 60–70 dana (Marshall & Orr, 1955).

Tab. III Brojčana zastupljenost *C. helgolandicus* (♀, ♂, V st.) u Velikom jezeru za razdoblje od marta 1951—1956 (Broj primjeraka u lovini od 0—40 m).

Tab. III Number of male, female and V st. of *C. helgolandicus* in the Veliko jezero for the period March 1951 to March 1956. (Number in a haul from 0—40 m).

Datum:		J.	F.	M.	A.	M.	J.	J.	A.	S.	O.	N.	D.
Date:													
Stadij:													
1951	♀			425	463	628	1355	731	382	665	229	528	700
	♂			135	66	102	123	21	187	408	717	284	71
	Vst			89	824	588	131	—	—	3193	323	539	670
1952	♀		208		398	144	185	680	1125	1175		341	120
	♂		58		41	41	107	96	136	5		42	81
	Vst		140		973	1231	2737	1551	136	34		107	1294
1953	♀	566		76		127	906		87	125		16	
	♂	45		9		80	183		22	81		7	
	Vst	582		86		820	198		70	290		74	
1954	♀			304		470		531	651	718		485	
	♂			95		30		479	161	87		277	
	Vst			1098		1364		590	399	47		301	
1956	♀			426									
	♂			109									
	Vst			650									

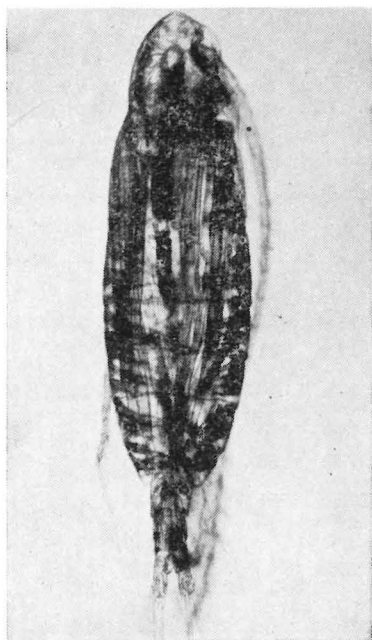
Analizirajući podatke iz Mljeta za 1951, 1952, 1953. i 1954. god., moglo se utvrditi da do maksimalnog nagomilavanja adultnih ženki dolazi uvijek na kraju proljetnog sazrijevanja u junu i julu i kasnije u novembru.

4. 23. Stupanj zrelosti ženki

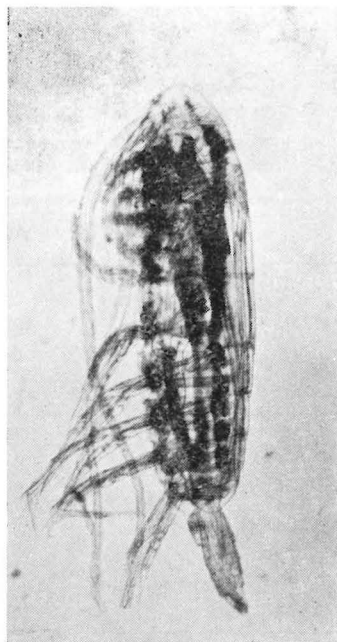
Za bolju kontrolu broja generacija kod kopepoda *Calanus helgolandicus* uzete su u analizu i adultne ženke, kod kojih se određivao stupanj zrelosti i pratila zastupanost pojedinih stupnjeva u doba naših istraživanja.

Za praćenje spolne zrelosti bilo je potrebno izvršiti bojadisanje, što se po savjetu dr S. Marshall i dr Orra izvršilo 1959. god., za vrijeme boravka u Marine Biologie Station u Millportu. Za bojenje gonada upotrijebilo se Grayevu metodu (Gray, 1958) i bojilo ih se celestin plavim B.

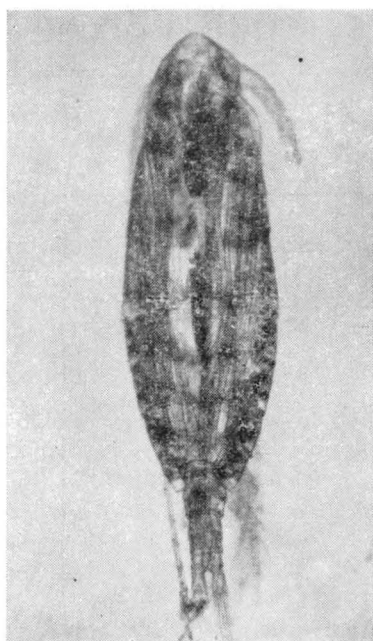
Gornji autori su iste godine prvi put upotrijebili ovu metodu po savjetu dr H. F. Steedmana iz Zoološkog odjela Univerziteta u Glasgowu. Kod ženki obojenih Grayevom metodom analizirao se i obrađivao stupanj spolne zrelosti po skali Marshall & Orr (1960). Ovi autori su razlikovali četiri stupnja zrelosti kod ženka: nezrele, srednje zrele, zrele i izmriješćene.



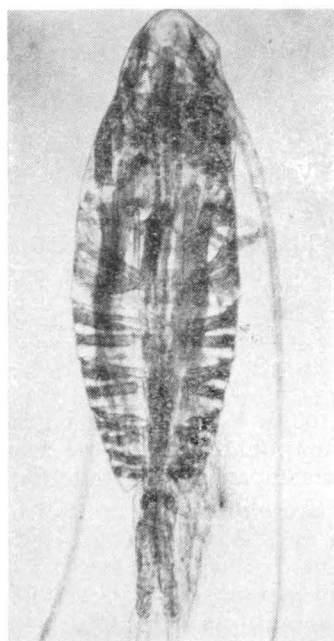
A



A



B



C

Sl. 14. *C. helgolandicus* stupanj zrelosti kod zenka: A-zrela, B-srednje zrela i C-nezrela
 Fig. 14. *C. helgolandicus* female stages of ripeness: A — ripe, B — medium, C — immature.

Prema karakteristikama pojedinih stadija kod nezrelih ženki (immature) jajnik je malen, divertikuli u glavi se tek počinju javljati i samo jedan niz malih jaja može se vidjeti u uskim oviduktima, koji prolaze kroz tijelo.

Kod srednje zrelih ženki (semi-mature) ovarij se proširi, a dorsalni dio divertikula završava u glavi i pun je jaja srednje veličine, a u oviduktu može biti više od jednog niza jaja. Ako su oba kanala divertikula puna jaja, u ventralnom kanalu su veća nego ostala, onda govorimo o već naprednijem stadiju, ali moguće da je i to stadij koji nastaje iza izbacivanja jaja, te ga je teško odrediti.

Zrele (ripe) ženke imaju u svakom centralnom kanalu niz jaja širih nego u prethodnom stadiju i tu široka jaja čine kese u nižim dijelovima ovidukta.

Izmriješćene (spent) ženke imaju degenerirane ovarije, a divertikule i ovidukte je teško vidjeti. Ovaj se stadij rjeđe sreća nego svi ostali.

Međutim, gornje se stupnjevanje u potpunosti ne slaže onim izvršenim u ovom radu, jer se nikad nisu imale tako zrele ženke kakve dolaze u Sjevernom moru i Atlantiku, pa se naši stupnjevi nešto razlikuju, kako se to može uočiti na slici 14. a, b, c i d.

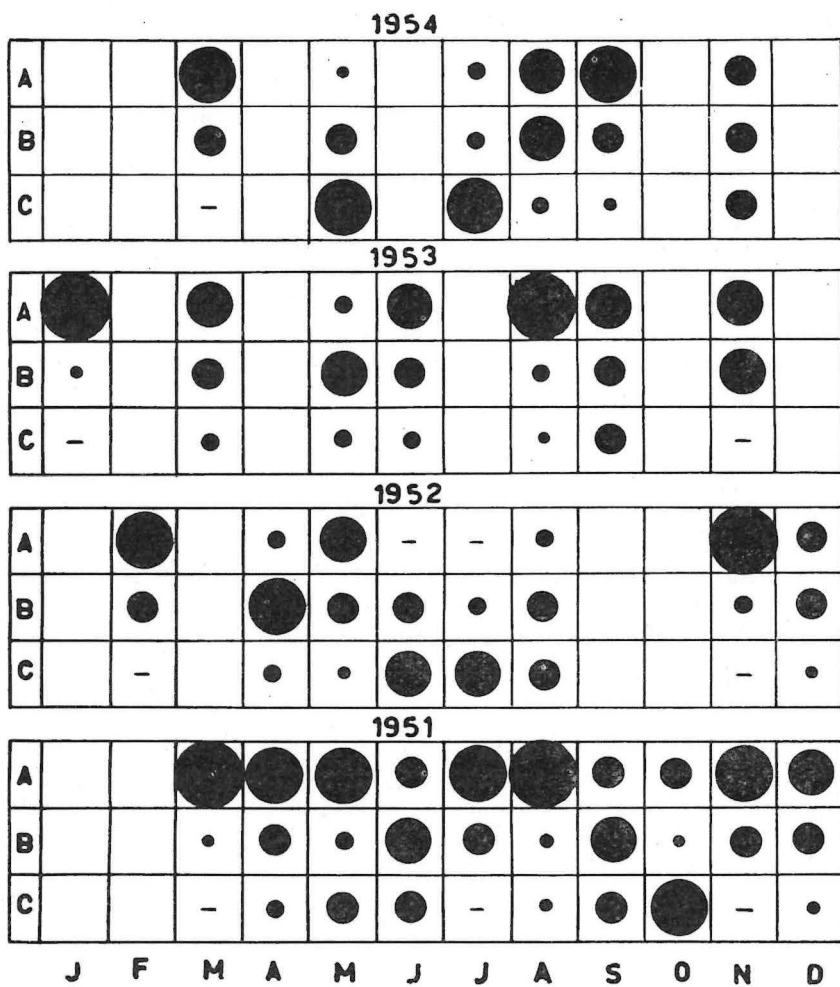
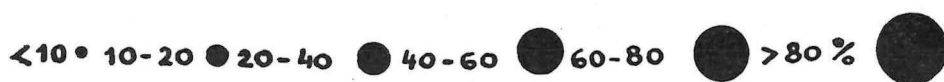
Analizirajući pojedinačno mjesečne nalaze (tab. IV, st. 66), mogla se pratiti zastupanost pojedinih razvojnih stadija od marta 1951. do februara 1956. god.

Radi preglednosti (sl. 15) izračunala se zastupanost pojedinih stadija spolne zrelosti ženki u postocima. Iz ovog pregleda je vidljivo da su zrele ženke skoro cijelu godinu zastupane. Naime, samo u aprilu, junu i julu 1952. god. nije se našlo potpuno zrelih ženki, ali je zato broj srednje zrelih ženki bio, djelomično, u to doba (aprilu, maju i junu), veoma visok. U istom periodu je broj nezrelih ženki jako porastao.

Prema nalazima zrelih ženki zaključujemo da u Velikom jezeru dozrijevaju kroz cijelu godinu što se razlikuje od dosadašnjih nalaza za kopepode *Calanus finmarchicus* i *Calanus helgolandicus* iz Sjevernog mora gdje ne dozrijevaju zimi već »hiberniraju« i ostaju u V stadiju do povoljnih prilika u proljeće.

U našem slučaju takva, ili tome slična stagnacija (»diapauza«) u razvoju javlja se ljeti pa je to jedna vrsta »estivacije«. Do nagomilavanja V stadija došlo je u maju, junu i julu, a do stagnacije u mriješćenju ili razvoju mladih stadija u junu, julu i augustu 1952. god. i maju, junu, a vjerojatno i julu 1953. god. (tab. III, IV i sl. 13, 15). Mora da ih neki vanjski faktor u tome sprečava. Većina V stadija iz maja polako sazrijeva do augusta. Ženke, koje sazriju ljeti izgleda ne izbacuju jaja, jer u to doba u moru nema juvenilnih stadija. Pitamo se ne postoji li mogućnost da, zbog pomanjkanja hrane, ove ženke resorbiraju vlastita jaja?

Kako se u ranijim istražanjima pokazalo, adultni primjerci kopepoda *Calanus helgolandicus* (♀, ♂, V st.) ne prelaze termoklinu (Vučetić, 1961), pa je moguće da s tim u vezi dolazi do zastoja u ispuštanju jaja. Naime ispuštanje jaja, kako je poznato (Marshall & Orr, 1955), može biti zaustavljeno smanjenjem količina fitoplanktona u moru. Osim toga hranjenje se uglavnom obavlja za vrijeme dok se kopepodi kreću, jer tada i filtriraju morsku vodu. Moguće to izostaje u doba termokline, jer se ženke manje kreću, pa slabije i



Sl. 15. Zastupanost (%) pojedinih stupanja zrelosti kod ženka *C. helgolandicus*
A-zrela, B-srednje zrela i C-nezrela.

Fig. 15. Percentage frequency of different stages of ripeness of *C. helgolandicus* (female)
A-ripe, B-medium and C-immature.

hrane, a posljedica toga je i slabije leženje jaja. Osim toga za već ispuštena jaja potrebna je debljina sloja od 40 m. Ženka kopepoda *Calanus helgolandicus* dolazi prema površini da se hrani i u isto vrijeme ispusti jaja. Ispuštena jaja polako tonu. Kroz to vrijeme embrio završava svoj razvoj i izlegu se naupliji. To se sve obično odvija u vertikalnom sloju od cca 40 cm. U našem slučaju maksimalna dubina jezera je 48 m, ali se uslijed termokline smanjuje sloj u kojemu se ženke tokom proljeća i ljeta kreću, pa je u doba »najdublje« termokline taj sloj ograničen na samih 20 m. Moguće da to nije dovoljno za razvoj jaja, prema Pickfordovim* nalazima, pa ova propadaju, jer prerano stignu na dno.

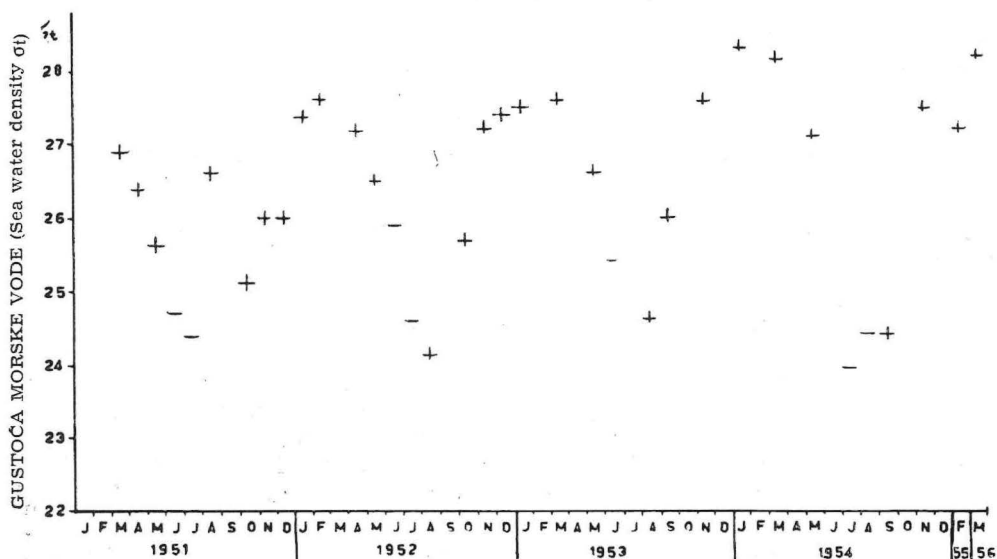
Poznato je, naime, da su jaja *Calanus finmarchicus* (Gross & Raymond 1942) gušća od morske vode, ona tonu aproksimativno brzinom od 2,5 cm/min, kod temperature od 13° C. Isti autori su utvrdili da će jaja gustoće 1,045—1,049 g/cc, u morskoj vodi gustoće 1,0235 do 1,025 g/cc i temperature od 13° C, kod brzine tonjenja od 2,5 cm/min, potonuti do dubine od 36 m prije negoli se izlegu, jer embrio treba 24 sata da dovrši razvoj. Kasnije Salzen (1956) preciznijim metodama potvrđuje njihove nalaze i donosi da je za populaciju jaja gustoće 1,074 g/cc, brzina tonjenja 2,4 cm/min kod saliniteta od 35‰ i temperature od 15° C.

Sa druge strane poznato je da zrele ženke migriraju prema površini više od nezrelih (Marshall & Orr, 1960).

Na temelju materijala iz Velikog jezera je utvrđeno da prestanak pojavljivanja i razvoja mladih stadija uvijek nastupa u doba najniže gustoće morske vode u površinskim slojevima (sl. 16, tab. IV).

Metoda određivanja stupnja spolne zrelosti kod ženka ne samo da je ukazala na broj generacija kod kopepoda *Calanus helgolandicus* iz Velikog jezera, već je omogućila i druge zaključke u vezi s općom plodnošću ove vrste. Kako se već prije spomenulo, nikad ženke kopepoda *Calanus helgolandicus* iz Mljetu nisu imale tako visoki stupanj plodnosti kao one u Sjevernom moru. Uvijek su nešto zaostajale u svim stadijima. Iz rezultata ispitivanja Marshall & Orr (1955), poznato je da plodnost ili broj izbačenih jaja ovisi o raspoloživoj hrani ili stupnju koncentracije fitoplanktona. Iz toga se zaključilo da u našem slučaju koncentracije fitoplanktona nisu dosegle onu visinu kakvu imaju u periodu cvatnje u Sjevernom moru, a što se dalo naslutiti i po drugim podacima o zooplanktonskoj biomasi. Ove razlike moglo se pratiti i na sezonskim promjenama stupnja plodnosti kod ženski, pa se primijetilo da su ipak bile plodnije u doba iza perioda većih koncentracija fitoplanktona. To je bilo 1951. god. u julu, augustu i oktobru, 1952. god. u martu i augustu, 1954. god. u jesen, ali naročito plodne ženke bile su u februaru 1955. i februaru 1956. god. Kod ženka čak u V stadiju (februar 1955. god.) mogla su se vidjeti velika, dobro obojena plava jaja (u pravilu nezrela jaja jače hvataju boju od zrelih).

* Pickford (1949) je prvi sugestirao da postoji specijalna osjetljivost na razlike specifične težine kod glavonošca *Vampyroteuthis infernalis*. Grupiranjem podataka je pokazao da se ovaj glavonožac nalazi u širokim granicama temperature i saliniteta, ali što se tiče gustoće »in situ« postoji usko ograničenje. Dalje je našao da su jaja tonula u niže slojeve u korelaciji sa većom gustoćom nego što je ona za adultne.



Sl. 16. Pojava juvenilnih stadija *C. helgolandicus* (kop. I—IV st., naupliusi) u odnosu na gustoću morske vode σ_t .

Fig. 16. *C. helgolandicus* young stages appearance in relation to sea-water density.

U kojoj mjeri povećanje primarne produkcije djeluje na plodnost kasnijih generacija kopepoda nije poznato, ali ovi nalazi govore da bi moglo nešto biti. Moguće je, da je to odraz ranijeg povećanja primarne produkcije umjetnim putem, odnosno fertilizacije iz 1953. i 1954. godine.

3. 24. Zaključak

Da bi se donekle odredila visina producirane organske materije od strane kopepoda *Calanus helgolandicus* za jedno godišnje razdoblje, bilo je potrebno odrediti količine izbačenih jaja i broj generacija godišnje.

Praćenjem nastupanja pojedinih kopepoditnih stadija i nauplija u moru došlo se do zaključka da se *Calanus* u Mljetskim jezerima skoro cijelu godinu razmnožava. Jedina pauza u razmnožavanju, tj. odsustvo mladih stadija u moru, djelomično nastupa u razdoblju od juna do augusta, pa se to nazvalo »estivacija«.

Sa druge strane, bojenjem ženki i određivanjem njihove spolne zrelosti, dobilo se da su zrele ženke prisutne kroz cijelu godinu. Iako stupanj zrelosti ili visoke plodnosti ne dosegne visinu kao kod ženki vrste *Calanus finmarchicus* iz Sjevernog mora, to je ipak intenzivno, jer ima dulji period razmnožavanja. Naime, ženke kopepoda *Calanus helgolandicus* u Sjevernom moru, odnosno njihov V stadij od jesenske generacije, ne dopijeva sazrijeti do zime. Tek u

proljeće, kad započne cvatnja fitoplanktona, sazrijevaju i iz V stadija razvijaju se zrele ženke. U našem slučaju u maju je masovno zastupan V stadij, a kasnije u junu, julu i augustu dolazi do akumulacije zrelih ženki.

Kod ispitivanja uzroka, koji dovode do prekida razmnažanja od juna do augusta, dobilo se upadnu korelaciju između ove pojave i variranja gustoće morske vode. U isto doba, kad se prestanu pojavljivati mladi kopepoditski stadiji kopepoda *Calanus helgolandicus*, gustoća morske vode u površinskim slojevima (od 0 do 20 mm) padne do godišnjih najminimalnijih vrijednosti.

Po ranijim podacima (Vučetić, 1961) je bilo poznato da se ženke u ovo doba i ne približavaju površinskim slojevima. Imajući to u vidu, a poznavajući činjenicu da za razvoj nauplija iz jaja, kod *Calanus* vrsta, treba pored određene gustoće morske vode i određena dubina vertikalnog sloja kroz koji jaje tone, zaključilo se da je došlo do prekida razmnažanja u Velikom jezeru zbog toga što jaja propadaju. Naime, u normalnim prilikama ženke dolaze noću u površinske slojeve gdje se jače hrane i istodobno ispuštaju jaja, a ova se razvijaju na putu dok tonu prema dnu kroz slojeve debljine oko 40 m. U doba termokline kakva dolazi u junu, julu i augustu ženke se penju noću u više slojeve samo do dubine 20 m udaljene od površine. Ukoliko se tu intenzivno hrane i ispuštaju jaja embrio nema mogućnosti da se razvije (izlegu naupliji), jer jaja prebrzo potonu do morskog dna, a time naglo prekinu razvoj i propadnu.

Ženke su uvijek u jačoj mjeri zastupljene u lovini nego mužjaci. Osim toga mužjaci brzo sazrijevaju, pa im se maksimalne količine uvijek javljaju nešto ranije nego kod ženki, te to možda ukazuje, da i *Calanus helgolandicus* ženke dulje žive od mužjaka kako su već ranije utvrdili za *Calanus finmarchicus* Marshall & Orr (1955).

Na temelju svih ovih podataka došlo se do zaključka da *Calanus helgolandicus* može razviti 5 generacija godišnje i to slijedećim redom: prva: od decembra do februara, druga: od februara do aprila, treća: od aprila do juna, četvrta od augusta do oktobra i peta od oktobra do decembra. Ovi rokovi mogu se pomicati prema djelovanju dominantnih faktora u pojedinim godinama.

3. 3. VELIČINA ORGANIZAMA I RAST

3. 31. Presvlačenje i linearni rast

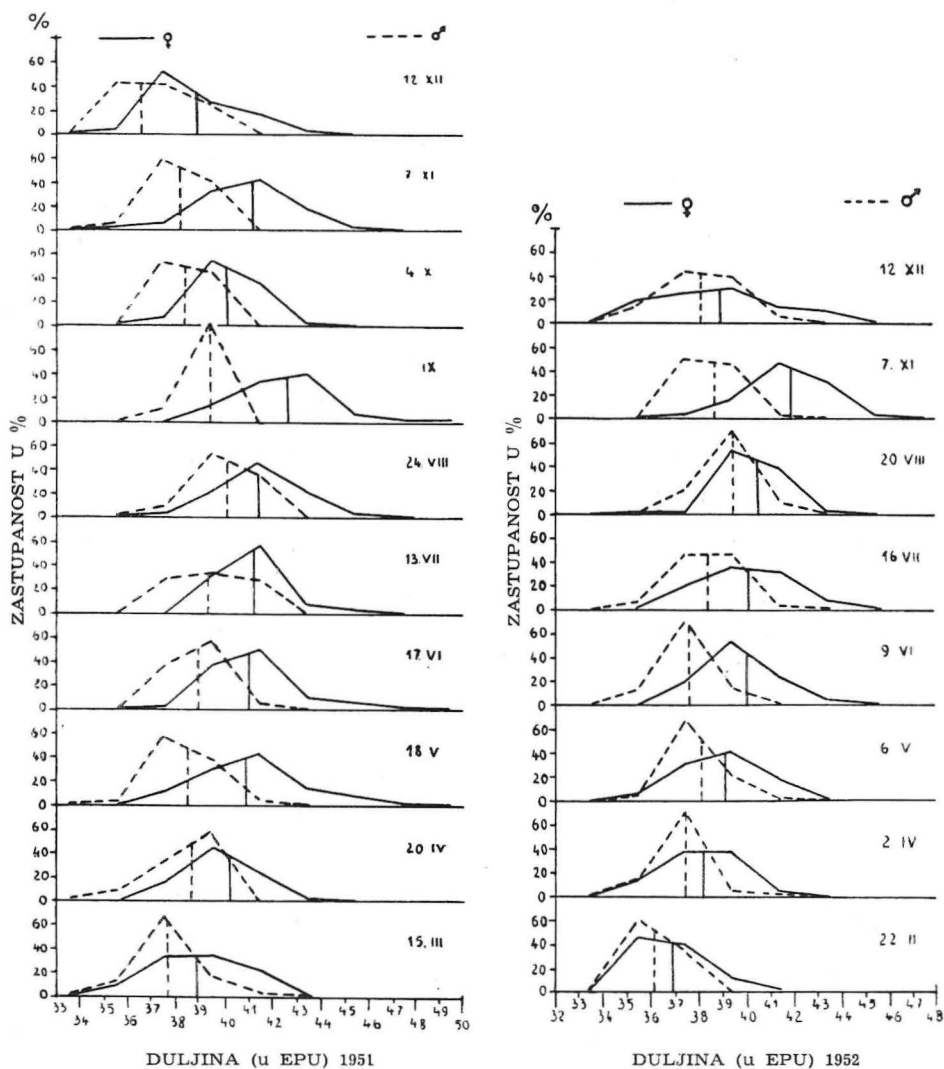
Već ranije je poznato da kod mnogih vrsta kopepoda postoje razlike u veličini i strukturi unutar jedinki iste vrste, bilo s obzirom na porijeklo ili razlike prema lokalitetu. Osim toga, kod organizama iz istog lokaliteta, postoje i sezonske razlike duljine s obzirom na promjene vanjskih faktora sredine (Gran, 1902, Adler & Jespersen, 1920; Marshall, 1933, Somme, 1934, Deevey, 1960).

Kod artropoda je poznato da se rast realizira preko periodičnih presvlačenja, a svako presvlačenje popraćeno je tipičnim ciklusom uključujući period koji prethodi presvlačenju, zatim period presvlačenja i period iza presvlačenja.

Malo je područja iz fiziologije rakova tako važno kao presvlačenje. Metabolizam, ponašanje, razmnožavanje, kao i osjetljivost direktno ili indirektno su ovisni o ovom periodičnom odbacivanju ili zamjenjivanju integumenta i

njegovih pratećih ciklusa metabolitne akumulacije kod životinja sa eksoskeletom (Waterman, 1963).

Sve do nedavno bio je malo poznat mehanizam koji kontrolira presvlačenje. Sad se već o hormonalnom mehanizmu, i to naročito kod dekapoda branchiura, zna dosta, ali za druge grupe to je još neistraženo područje.



Sl. 17.a, b. Poligoni frekvencije duljine, uz aritmetičke srednje vrijednosti za ženke (—), mužjake (---) *C. helgolandicus*

Fig. 17. a, b. Size frequency of *C. helgolandicus* (mean for female (—), male (---).
a) 1951. b) 1952.

Za vrijeme stadija pretpresvlačenja nastupa resorpcija eksoskeletona i to djeluje na sastav krvi. U stadiju nakon presvlačenja nastupa ponovno odlaganje hitina, proteina i anorganskih soli u novi eksoskeleton što opet djeluje ili mijenja sastav krvi.

Pretpresvlačenje okarakterizirano je jednim povećanjem koncentracije sastavnih komponenata krvi, kao što su šećer, mast, sveukupni kalcij, sveukupne bjelančevine, ali ne hemocyanin. Po završetku perioda iza presvlačenja stupanj koncentracije ovih elemenata opet se smanjuje i vraća na normalno.

Postoji relativno veoma efektno jonsko reguliranje u korelaciji sa presvlačenjem, koje realizira u širokom adaptiranju eurihalinih forma kod velikih promjena saliniteta. Većina morskih crustacea je isotonična sa vanjskom sredinom (morska voda), a ima čak i onih kojima je krv hypoosmotična prema mediumu sredine (*Artemia salina*). Sezonske ili eksperimentalne promjene temperature utječu na osmotsku regulaciju. Također kombiniran efekat temperature i saliniteta djeluje na distribuciju rakova. Optimalni osmotski pritisak pada kod homoiosmotskih vrsta za najveće temperature (Waterman, 1963).

Antene, škrge i crijeva glavni su organi kroz koje se vrši jonska i osmotska regulacija. O promjenama koncentracije krvi kod presvlačenja zna se veoma malo, a specijalno o ulozi crijeva, koja su mnogo permeabilnija od integumenta kako se to utvrdilo na temelju analize oralnog i analnog primanja vode kod nekih prozirnih rakova (Fox, 1952).

Dakle, opće pravilo je da je linearni rast kod crustacea vezan uz presvlačenje naročito kod juvenilnih razvoja. Međutim Beyer (1961) navodi da možda ima i presvlačenja kod adultnih rakova koja nužno ne dovode do povećanja linearne duljine. Drach (1936) za dekapodne rakove veli da povećanje tijela kod presvlačenja ovisi o stupnju apsorpcije vode. Po svemu sudeći, rast je produkt interakcije multipnih faktora.

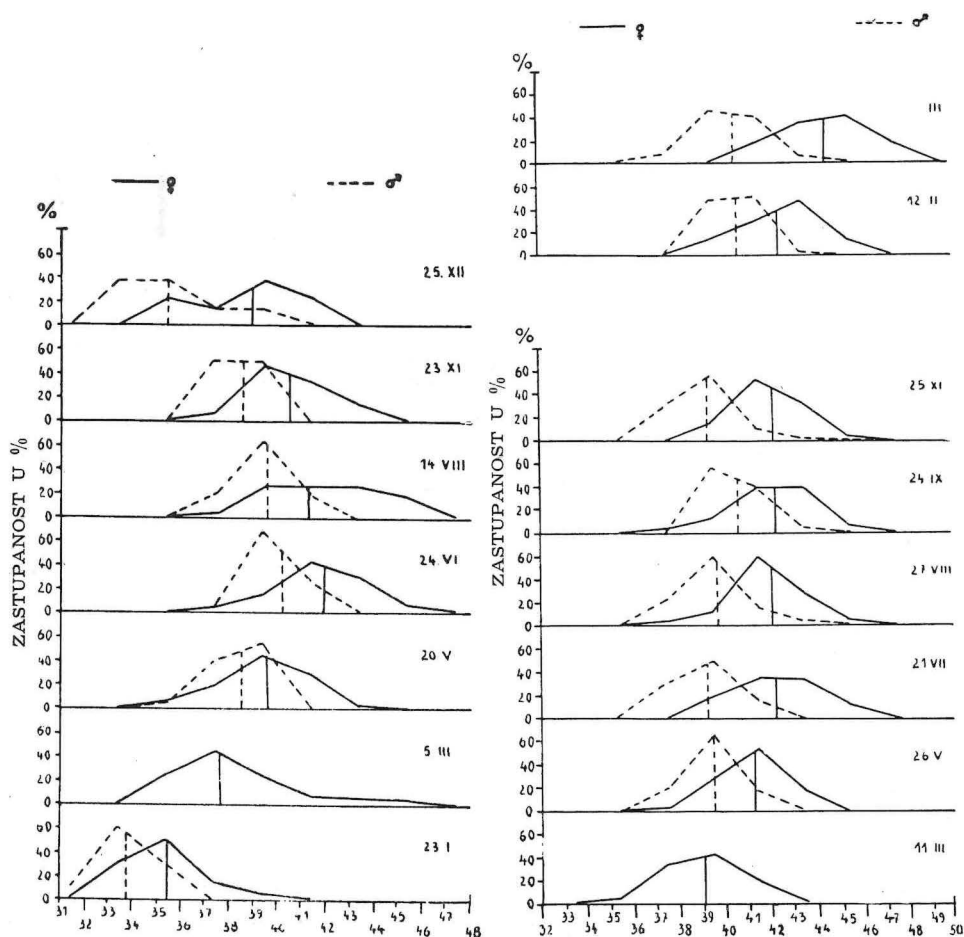
Na sam mehanizam presvlačenja kod kopepoda *Calanus helgolandicus* djeluje više faktora. Marshall & Orr (1955) su utvrdili da su se bolje presvlačili oni držani na svjetlu od onih u mraku. Zatim, bolje dobro ishranjeni od izgladnjelih i oni na sobnoj temperaturi od onih držanih na temperaturi blizu 0° C.

Kod studiranja odnosa fertilizacije na populaciju *Calanus helgolandicus* u Velikom jezeru pretpostavljalo se da se fertilizacija putem porasta fitoplanktona mogla odraziti i na linearni rast samih jedinki i radi toga su izvršena biometrijska mjerenja.

3. 32. Raspodjela dužinskih frekvencija

Da bi se registriralo eventualne promjene kod veličine tijela kopepoda *Calanus helgolandicus*, koje su nastupile iza fertilizacije, izvršilo se mjerenje duljine cefalotoraksa adultnih primjeraka (ženka i mužjaka), iz cjelokupnog materijala sakupljenog prije i poslije fertilizacije.

Na tabelama od V—X*) pored vrijednosti za duljine cefalotoraksa dobivene u pojedinim mjesecima, unesene su i izračunate mjesečne srednje vrijednosti i njihove standardne devijacije u mikrometarskim razmacima (EPU), kao i iste vrijednosti preračunate u milimetre. Prema ovim vrijednostima izrađeni su poligoni dužinske raspodjele za ženke i mužjake na slikama 17. a, b, c, d.



DULJINA (u EPU) 1953

DULJINA (u EPU) 1954

Sl. 17.c, d. Poligoni frekvencije duljine, uz aritmetičke srednje vrijednosti za ženke (—), mužjake (---) *C. helgolandicus*

Fig. 17. c, d. Size frequency of *C. helgolandicus* (mean for female (—), male (---).

c) 1953.

d) 1954, 1955, 1956.

*) Vidi aneks. st. 65.

Tab. XI Statistička značajnost razlike duljine između ženka i mužjaka kopepoda *C. helgolandicus*.

Tab. XI Statistical significance of size difference between female and male of *C. helgolandicus*.

Godina: Year:	Mjeseci: Months:	N°	t	P	
1951	Mart	51	50	3,65	<0,01
	April	50	50	5,37	<0,01
	Maj	50	50	8,11	<0,01
	Jun	50	62	8,33	<0,01
	Jul	50	18	4,46	<0,01
	August	50	55	4,48	<0,01
	Septembar	50	50	11,11	<0,01
	Oktobar	50	59	8,14	<0,01
	Novembar	50	52	10,68	<0,01
Decembar	50	50	6,89	<0,01	
1952	Februar	58	61	3,39	<0,01
	April	49	35	2,08	0,05
	Maj	61	34	3,03	<0,01
	Jun	63	45	9,72	<0,01
	Juli	60	51	5,92	<0,01
	August	66	61	5,3	<0,01
	Novembar	58	34	11,68	<0,01
	Decembar	61	53	2,08	0,05
1953	Januar	66	67	7,42	<0,01
	Maj	43	69	3,63	<0,01
	Jun	58	64	7,87	<0,01
	August	50	21	5,59	<0,01
	Septembar	57	60	7,25	<0,01
	Novembar	13	8	3,48	<0,01
1954	Maj	58	37	6,61	<0,01
	Jul	57	61	9,46	<0,01
	August	53	57	8,55	<0,01
	Septembar	64	57	6,61	<0,01
	Novembar	53	70	11,29	<0,01
1955	Februar	52	55	7,57	<0,01
1956	Mart	53	60	13,22	<0,01

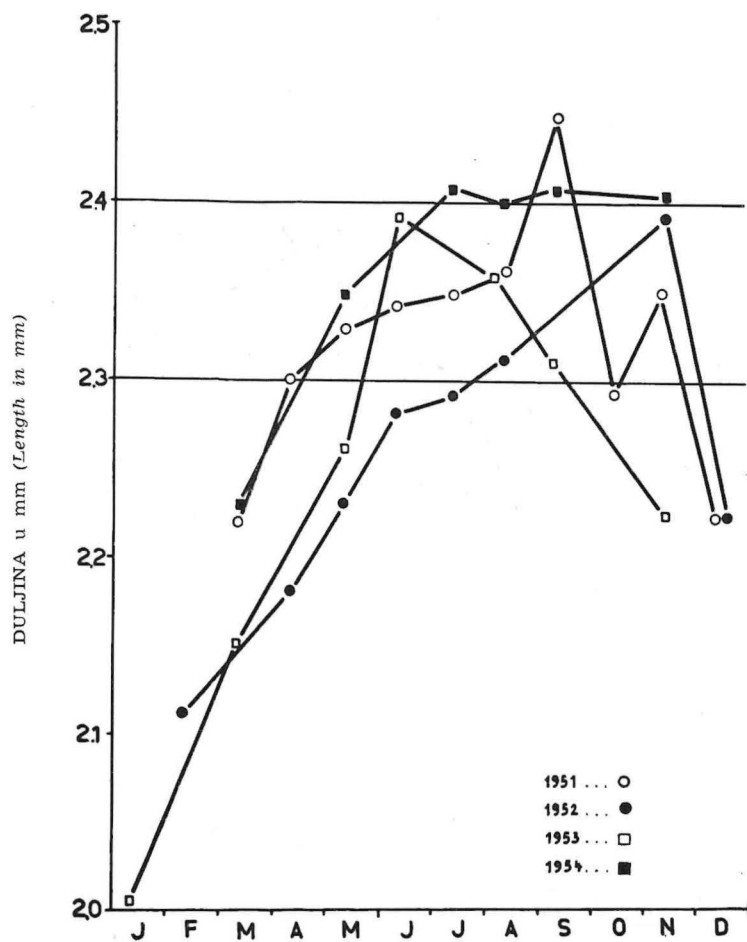
Tab. XII Sezonske promjene duljine ženka *C. helgolandicus* i statistička značajnost istih za intervale od 1—3 mjeseca.
 Tab. XII Seasonal changes in the size of female *C. helgolandicus* and the statistical significance for 1—3 months interval.

Mjeseci koji se uspoređuju: Months compared:		Broj primjeraka: Exam. numb.:		t	P
A	B	A	B		
1951.					
Mart	April	51	50	3,95	<0,01
April	Maj	50	50	1,77	0,08
Maj	Jun	50	50	0,595	0,6
Jun	Jul	50	50	0,68	0,5
Jul	August	50	50	0,64	0,5
August	Septembar	50	50	3,35	<0,01
Septembar	Oktobar	50	50	7,74	<0,01
Oktobar	Novembar	50	50	3,64	<0,01
Novembar	Decembar	50	50	6,39	<0,01
1952.					
Februar	April	58	49	4,98	<0,01
April	Jun	49	63	5,59	<0,01
Maj	Jul	61	60	3,12	<0,01
Jun	August	63	66	2,02	0,05
August	Novembar	66	58	5,46	<0,01
Novembar	Decembar	58	61	8,14	<0,01

Već grafičkim putem se otkrilo da između mužjaka i ženke postoje znatne razlike u duljini, a kasnije se izračunalo da su negdje čak i statistički značajne (tab. XII). Ženke pokazuju stalno veće vrijednosti duljine od mužjaka.

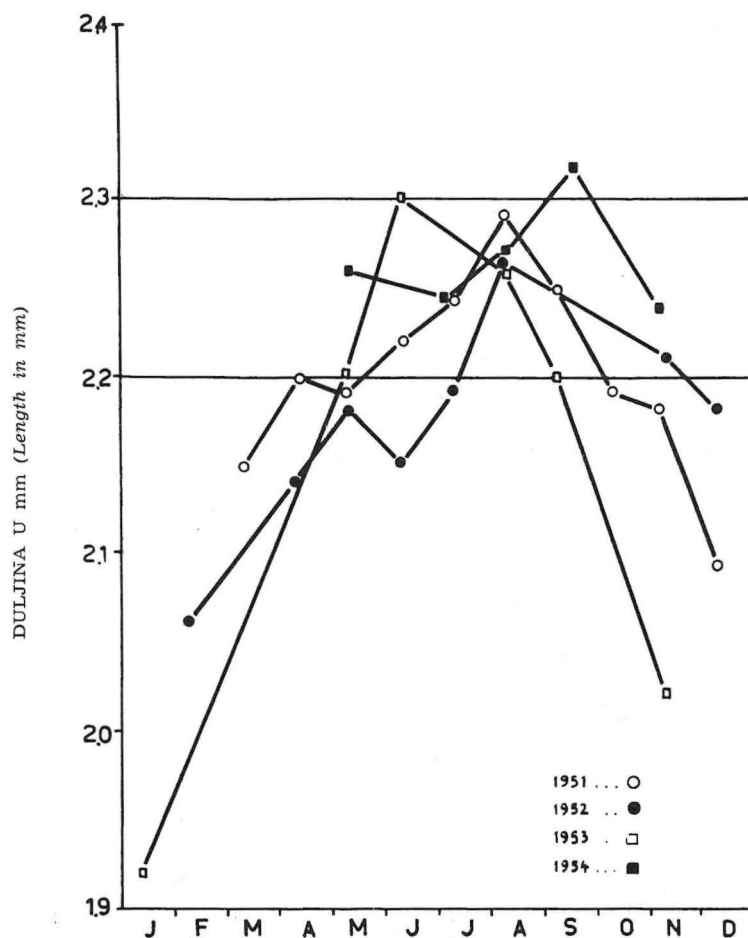
Osim razlika u duljini između mužjaka i ženka, utvrđene su i sezonske razlike u duljini organizma istog spola. Opća pojava je da je populacija u zimskim mjesecima bila sastavljena od jedinki manjih duljina, a kasnije, sve više su se javljali organizmi sa većom duljinom. Statistički značajne razlike dobilo se između aritmetički srednjih vrijednosti u nekim sezonama već kod jednomjesečnih intervala, a inače redovito kod tromjesečnih (tab. XII).

Na temelju usporedbe srednjih mjesečnih vrijednosti duljine organizama u pojedinim godinama došlo se do zaključka da i tu postoje neke razlike. Radi preglednosti uzeta je jedna tzv. granična vrijednost i prema njoj analizirano kretanje veličina za sve godine istraživanja (sl. 18 a). Tako se za ženke uzela granična vrijednost od 2,3 do 2,4 mm. Donju granicu ženke su u 1951. god. prešle već u maju, a kasnije su rasle, pa su u septembru prešle i gornju granicu od 2,4 mm. U oktobru srednja vrijednost je nešto malo niža od granične (2,29 mm), a u novembru opet se javlja znatan porast, preko 2,3 mm. U toku 1952. god. tek u augustu dolazi do porasta preko granične vrijednosti i zadržava se do novembra. Slijedeće, 1953. god. dolazi do povišenja vrijednosti iznad 2,3 mm u junu i to traje do septembra. U 1954. god. duljina vrijednosti iznad granične crte javile su se već u maju, a kasnije su još rasle, pa su tako u julu prešle i gornju granicu (2,4 mm) i zadržale se do novembra.



Sl. 18.a *C. helgolandicus* variranje duljine ženka u razdoblju od 1951—1954. g.
Fig. 18.a *C. helgolandicus* female, length variations for the period 1951—1954.

Kod mužjaka (sl. 18 b) situacija je bila nešto različita, a za njih se uzelo znatno nižu graničnu vrijednost (od 2,2 mm do 2,3 mm). Graničnu vrijednost od 2,2 mm mužjaci su u 1951. god. prešli već u junu i tako ostali do septembra iste godine. Maksimalne vrijednosti nađene su u augustu. U 1952. god. ovu granicu su prešli tek u augustu, a kod istih vrijednosti nađeni su i u novembru. U 1953. god. graničnu duljinu prešli su u maju i tako se održali do septembra. U 1954. god. sve izmjerene vrijednosti duljine kod mužjaka bile su dosta visoke, odnosno bile su više od granične vrijednosti počevši od juna pa do



Sl. 18.b *C. helgolandicus* variranje duljine mužjaka u razdoblju od 1951—1954. g.
18.b. *C. helgolandicus* male, length variations for the period 1951—1954.

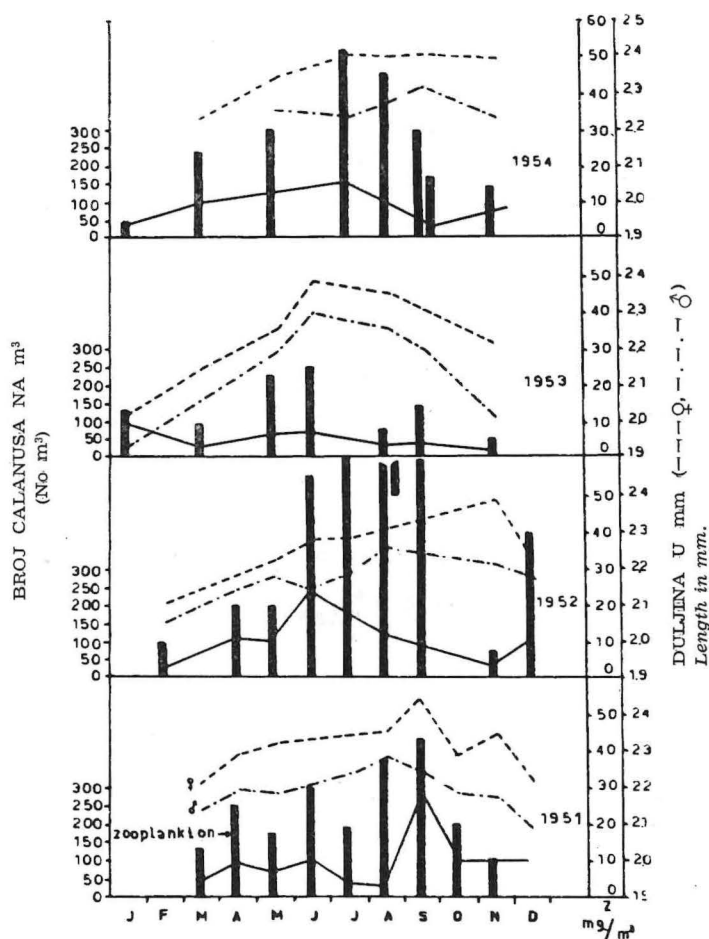
novembra. U septembru mužjaci su duljinom prešli i gornju granicu od 2,3 mm. Ova razlika u variranju duljina tokom 1954. god. prema onom iz prethodnih godina možda je i očitija kod mužjaka nego kod ženki.

3. 33. Variranje duljine u odnosu na ekološke faktore

Promjene duljine jedinki i variranje biotskih faktora sredine

Kod nekih organizama nakon naglog porasta brojnosti ili gustoće populacije veličina tijela pojedinih jedinki zna se promijeniti, što nije slučaj kod

normalne gustoće populacije (Stanković, 1955). S ovom pretpostavkom pristupilo se ispitivanju odnosa između duljine jedinki i gustoće populacije kod *Calanus helgolandicus*, kao i u odnosu na promjene gustoće cjelokupne zooplanktonske zajednice. Rezultat ovih kompariranja (sl. 19) pokazuje da su u 1951. god. maksimalne duljine bile u isto vrijeme kad i najveća gustoća sveukupnog zooplanktona, kao i u doba najveće gustoće kopepodske populacije kojoj izmjerene jedinke pripadaju. U 1952. god. porast duljine prati porast gustoće sveukupnog zooplanktona, kao i samih jedinki do maja mjeseca, a onda u novembru imamo najmanju gustoću sveukupnog zooplanktona i *Calanus helgolandicus* populacije, a duljine su najveće. Opet isto kao u 1951.

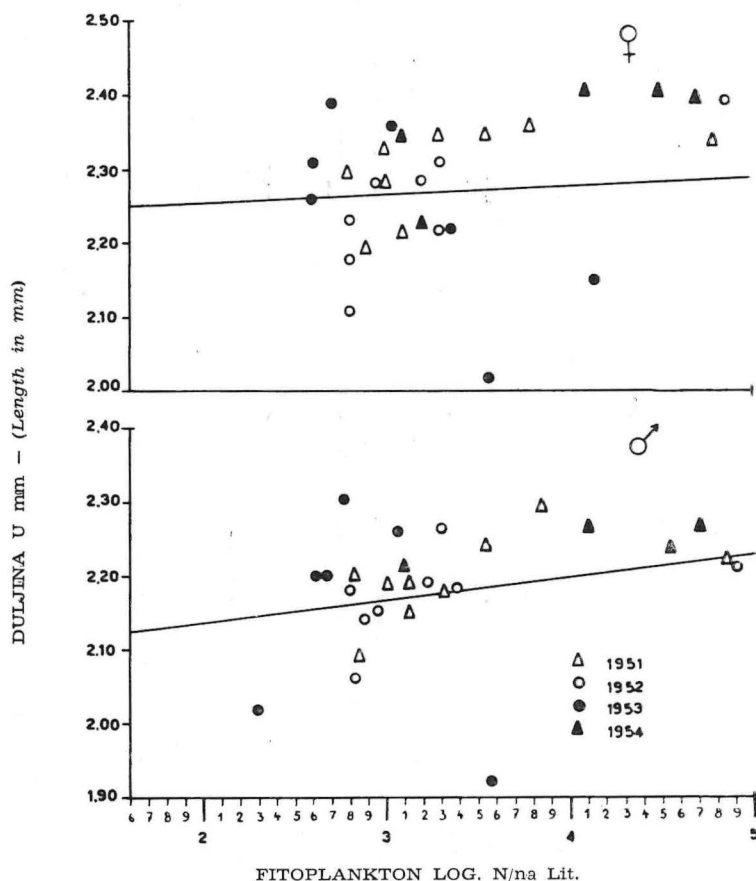


Sl. 19. Duljina *C. helgolandicus* u odnosu na variranje gustoće populacije (broj ♀, ♂, V st.) i suhe težine sveukupnog zooplanktona (mg/m^3)

Fig. 19. Length of *C. helgolandicus* (♀, ♂) in relation to population density (number of ♀, ♂, V st.) and dry weight of total zooplankton (in mg/m^3).

god. javlja se i u 1954. god., tj. veličina organizama raste s povećanjem gustoće organizama. Međutim, u 1954. god., na početku godine, kako raste broj kopepoda *Calanus helgolandicus* i suha težina sveukupnog zooplanktona, paralelno rastu i duljine jedinki. Kasnije, međutim, vrijednosti za gustoću sveukupnog zooplanktona i samih *Calanus helgolandicus* padaju, a duljine jedinki i dalje ostaju visoke.

Skoro bi se moglo reći da na povećanje gustoće sveukupnog zooplanktona (suha težina) i povećanja broja kopepoda *Calanus helgolandicus* (♀, ♂, V st.) i adultne ženke i mužjaci reagiraju porastom duljine. Možda je to znak da dolazi do smanjenja hrane uslijed veće gustoće populacije što usporava sazrijevanje ženki pa uslijed toga dolazi do produženog rastenja. To izgleda



Sl. 20. Odnos duljine *C. helgolandicus* i raspoložive hrane. (Srednjak fitoplanktona za slojeve od 0—40 m)

Fig. 20. Regression of *C. helgolandicus* mean length and phytoplankton (mean phytoplankton for the layer of 0—40 m)

Tab. XIII Regresija duljine kopepoda *C. helgolandicus* u odnosu na (1). fitoplankton, (2) temperaturu i (3) gustoću morske vode za razdoblje od 1951 do 1954. g.

Tab. XIII Length regressions of *C. helgolandicus* in relation to: 1. phytoplankton, 2. temperature and 3. sea-water density for the period 1951–1954.

1. x = srednja vrijednost fitoplanktona za slojeve od 0 do 40 m (mean value of phytoplankton for the layer of 0 to 40 m).

$$y = a + bx$$

$$\text{♀ } y = 2,26 + 0,0049x$$

$$\text{♂ } y = 2,08 + 0,0310x$$

2. x = srednja vrijednost temperature za slojeve od 0 do 20 m (mean temperature for the layer of 0 to 20 m).

$$\text{♀ } y = 2,11 + 0,0110x$$

$$\text{♂ } y = 1,964 + 0,0147x$$

3. x = srednja vrijednost za gustoću morske vode za slojeve od 0 do 20 m (mean value of sea water density for the layer of 0 to 20 m).

$$\text{♀ } y = 3,97 - 0,0650x$$

$$\text{♂ } y = 4,38 - 0,0850x$$

sasvim obratno od do sada poznatih podataka za druge vrste organizama gdje je smanjenje duljine organizama indikator povećanja gustoće populacije.

Promjene duljine jedinki pratilo se i u odnosu na promjene gustoće fitoplanktona. Kod grafičkog analiziranja podataka, a preko nagiba regresione krivulje, izračunate na temelju cjelokupnog materijala od marta 1951. do novembra 1954. god., moguće je utvrditi da postoji veoma slabi stupanj korelacije u pozitivnom smjeru između duljine kopepoda *Calanus helgolandicus* i količine hrane (sl. 20 tab. XIII). Međutim, kod analize podataka (regresione kri-

Tab. XIV Regresije duljine kopepoda *C. helgolandicus* u odnosu na hranu (x = Log N fitoplanktona).

Tab. XIV Length regressions of *C. helgolandicus* in relation to food (x = Log No. phytoplankton).

		$y = a + bx$	t	P	n
1951. god.	♀	$y = 2,158 + 0,043816 x$	1,616	0,15	9
Year:	♂	$y = 2,034 + 0,047320 x$	1,728	0,13	9
1952. god.	♀	$y = 1,948 + 0,092160 x$	2,856	0,03	8
Year:	♂	$y = 2,047 + 0,037714 x$	1,262	0,3	8
1953. god.	♀	$y = 2,755 - 0,161247 x$	2,168	0,09	7
Year:	♂	$y = 3,009 - 0,316026 x$	2,991	0,05	6
1954. god.	♀	$y = 2,054 + 0,077727 x$	1,968	0,15	5
Year:	♂	$y = 2,232 - 0,002248 x$	0,671	0,55	4

vulje) za pojedine godine dobilo se da je statistički značajan odnos u pozitivnom smjeru, odnosno, da su duljine rasle s porastom hrane, samo kod ženki u 1952. god. (tab. XIV). U negativnom smjeru, odnosno da su organizmi manji što su količine hrane veće, dobilo se za ženke u 1953. god., a za mužjake u 1953. i u 1954. god. Samo za mužjake u 1953. god. odnos je statistički značajan.

Kako je već prije spomenuto, kad se govorilo o gustoći populacije i duljini jedinki, ovaj odnos između količina hrane i veličine adultnih primjeraka vrlo je kompliciran. Vjerojatno povećanje hrane pospješuje sazrijevanje spolnih produkata kod adultnih, što znači da im skraćuje linearni rast. Naime, što prije dozriju, prije se izmriju i uginu. Što se tiče juvenilnih to su već i raniji nalazi (Cushing & Vučetić, 1963) pokazali da kod veće količine hrane i mlađi stadiji su većih dimenzija, odnosno između duljine tijela kopepoditnih stadija od I—V i količina hrane postoji korelacija u pozitivnom smjeru, dok kod odraslih (♀) u negativnom.

*Variranje duljine jedinki u odnosu na abiotske faktore sredine
(temperatura, salinitet, gustoća)*

Već ranije je opaženo da postoji odnos između variranja temperature mora i promjena duljine organizama. Adler i Jespersen (1924) vršili su prva sistematska opažanja promjena duljine kod vrste *Calanus finmarchicus* i to odraslih i II, III, IV i V kopepoditskog stadija, pa su našli da su organizmi veći u proljeću, a manji u jesen i zimi. U diskusiji o uzrocima ovih promjena došli su do zaključka da temperatura igra izvjesnu ulogu, ali za salinitet ne nalaze neke pravilnosti. Utvrdili su da postoji korelacija, veće duljine dobili su kod nižih temperatura.

Tab. XV Regresije duljine kopepoda *C. helgolandicus* u odnosu na temperaturu mora (x—srednja temperatura za slojeve od 0—20 m.).

Tab. XV Length regressions of *C. helgolandicus* in relation to sea temperature (x — mean temperature for the layers 0—20 m).

		$y = a + bx$	t	P	n
1951. god.	♀	$y = 2,091 + 0,015158 x$	1,978	0,1	10
Year:	♂	$y = 2,056 + 0,009548 x$	1,302	0,2	10
1952. god.	♀	$y = 1,868 + 0,030283 x$	3,367	0,02	8
Year:	♂	$y = 1,942 + 0,018083 x$	2,482	0,05	8
1953. god.	♀	$y = 1,898 + 0,028342 x$	1,616	0,2	7
Year:	♂	$y = 1,900 + 0,019678 x$	0,718	0,5	6
1954. god.	♀	$y = 2,223 + 0,004082 x$	0,196	0,85	6
Year:	♂	$y = 2,191 + 0,006637 x$	0,386	0,7	5

Clarke & Zinn (1937) u Woods Hole-u našli su kod adultnih najveće duljine u aprilu, a najmanje u maju i junu. Ussing (1938) radeći na materijalu s Grenlanda našao je ljeti za vrijeme najveće temperature i organizme s najvećom duljinom. U ovom području jedini godišnji maksimum fitoplanktona počinja u junu, dakle, u isto doba kad su i temperature najveće.

Coker (1933) je utvrdio eksperimentalnim putem na slatkovodnoj vrsti *Cyclops* da temperatura ima direktno djelovanje na veličinu, jer su organizmi odgajani u hladnoj vodi veći od onih u toploj vodi. Smatra da pomanjkanje hrane produljuje razvojni period, ali da nema direktnog efekta na duljinu.

Deevey (1960) pomoću jednostavnih kao i multipnih korelacionih koeficijenata studirala je odnos između duljine, temperature i fitoplanktona kod nekih kopepoda s lokaliteta u području Long Island Sound, zapadnog Mediterana i Loch Strivena. Značajne negativne korelacije između duljine i temperature dobila je za lokalitete s godišnjom srednjom temperaturom od 14°C ili manjom, a značajnu pozitivnu korelaciju između duljine i količine fitoplanktona koja je bila pristupačna za vrijeme razvoja.

Cushing & Vučetić (1963) su za *Calanus finmarhicus* zabilježili da porastom temperature mlađi stadiji postaju kraći, a kod adultnih duljina raste.

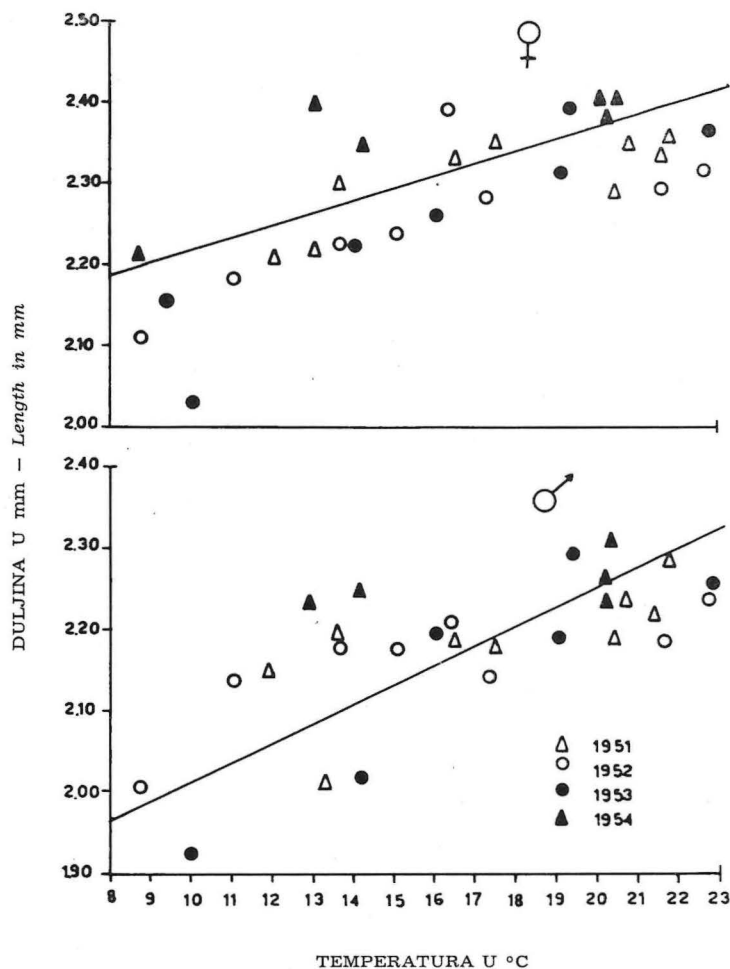
Na materijalu iz Velikog jezera na Mljetu pokušalo se ispitati promjene duljine adultnih primjeraka u odnosu na variranje temperature mora. Kod ispitivanja odnosa temperature (srednje vrijednosti za slojeve od 0—20 m dubine) i duljine organizama na temelju numeričkih podataka iz cjelokupnog materijala za sve godine istraživanja dobilo se regresiona krivulja koja pokazuje da su kod porasta temperature mora i duljine organizama rasle (sl. 21, tab. XIII).

Rezultati statističke obrade podataka iz pojedinih godina ukazuju također na pozitivnu korelaciju između temperature i duljine adultnih za sve godine ispitivanja. Međutim, statistički značajna korelacija dobivena je za ženke kao i za mužjake samo u 1952. god. (tab. XV). Ovo je upravo različito od ranijih podataka koje donosi Deevey (1962).

Među abiotskim faktorima, koji bi također mogli utjecati na linearni rast, smatralo se da su i promjene saliniteta i gustoća morske vode. U namjeri da se ovaj odnos ispita na postojećem materijalu uporedile su se aritmetičke srednje vrijednosti duljina ženki sa srednjim vrijednostima saliniteta izmjerene u slojevima na dubinama od 0, 10 i 20 m. Na temelju rezultata ispitivanja ovih odnosa, moglo bi se govoriti da porastom saliniteta raste i duljina organizama.

Međutim, ako se izračuna stvarna gustoća morske vode (σ_t) za dubine od 0—20 m, onda se dobije, već kod grafičkog prikazivanja, regresione krivulje, vrlo naglašena korelacija između duljine organizma i gustoće mora (sl. 22). Naime, veći organizmi, odnosno s većom duljinom glavopršnjaka dobiju se u doba manje gustoće morske vode.

Gustoća morske vode ovisi o temperaturi, salinitetu i pritisku. U našem slučaju glavna funkcija o kojoj je ovisila gustoća bila je temperatura, a u znatno manjoj mjeri ili sporednoj, salinitet. Gustoća fizikalnim putem može djelovati na apsorpciju vode kod artropoda.

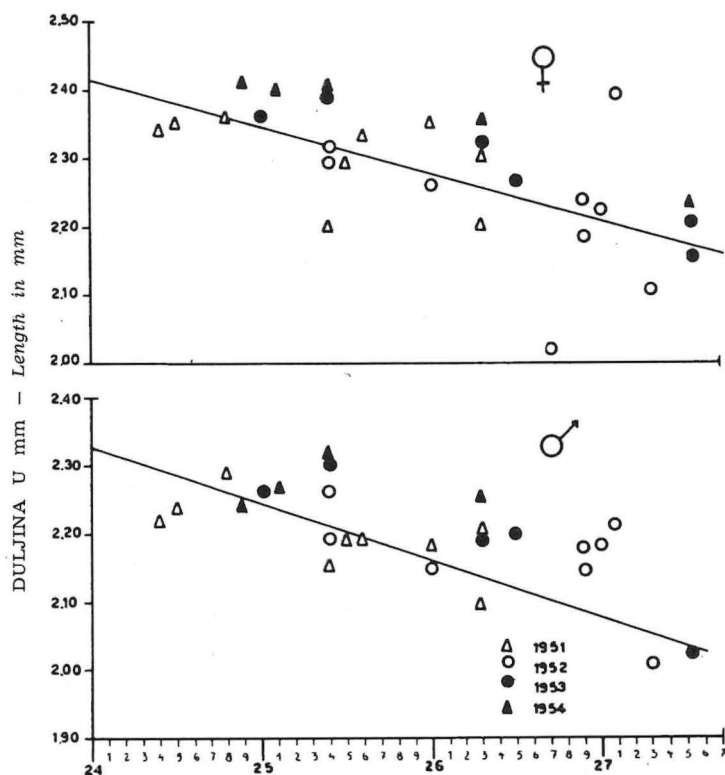


Sl. 21. Odnos između duljine *C. helgolandicus* i temperature mora (srednjak za slojeve od 0—20 m)

Fig. 21. Regression of *C. helgolandicus* mean length and temperature (mean temperature for 0—20 m)

Kao zaključak ipak ćemo reći da je, po svemu sudeći, rast rezultat interakcije multipnih faktora. Ishrana ili mogućnost hranjenja je vezana za brzinu metabolizma i disanja, a to je u uskoj vezi sa temperaturom. To opet sve rezultira u brzini presvlačenja i rastu organizama, pri čemu opet vidnu ulogu igraju i abiotski faktori sredine među kojima i momentalna gustoća morske vode.

Većina do sada u literaturi utvrđenih korelacija, između temperature i porasta duljina kopepoda, možda je samo zbog povećanja gustoće morske vode, koja djeluje na osmotsku regulaciju kod organizama pa izaziva i povećanje ili smanjenje volumena tijela.



GUSTOĆA MORSKE VODE (srednjak za slojeve 0–20 m.)
Sea water density (mean for the layer from 0–20 m)

Sl. 22. Odnos duljine *C. helgolandicus* i gustoće morske vode (σ_t)
Fig. 22. Regression of *C. helgolandicus* mean length and sea-water density (σ_t)

3. 34. Utjecaj fertilizacije na veličinu organizama

Da bi se utvrdilo koliko je porast primarne produkcije nakon fertilizacije utjecao na duljinu kod kopepoda *Calanus helgolandicus*, izdvojeni su i komparirani parovi aritmetičkih srednjih vrijednosti duljine organizma iz 1951. i 1954. god., i to za ženke mjesec mart, maj, jul, august, septembar i decembar, a za mužjake, maj, jul, august, septembar i novembar (tab. XVI). Ovako poredane vrijednosti pokazuju statistički značajno povišenje duljine jedinki u 1954. god. Osim po promjenama duljine organizama, razlikuju se ove godine i po nastupanju i trajanju povišenja. U 1954. god., za vrijeme fertilizacije, već rano u proljeću su nastupili veći organizmi, i u jesen su dulje trajali.

Tražeci uzrok ovom porastu ispitalo se variranje duljine u odnosu na temperaturu i gustoću morske vode. Faktor gustoće morske vode može se potpuno

Tab. XVI Statistička značajnost razlike između aritmetičkih srednjih vrijednosti: duljine kopepoda *Calanus helgolandicus* prije i poslije fertilizacije
 Tab. XVI Statistical significance of length differences in *C. helgolandicus* before (1951) and after fertilization (1954)

Mjeseci: Month:	N ♀	t	P	
	God.: Year: 1951.	1954.		
Maj	50	58	1,95	0,10
Jul	50	57	3,26	<0,01
August	50	53	1,95	0,05
Septembar	50	64	1,22	0,10
Novembar	50	53	3,33	<0,01

Mjeseci: Month:	N ♂	t	P	
	God.: Year: 1951.	1954.		
Maj	50	37	7,85	<0,01
Jul	18	61	3,23	<0,01
August	55	57	1,60	0,10
Septembar	50	57	6,66	<0,01
Novembar	52	70	4,93	<0,01

isključiti, jer se ista znatno povećala u ovoj godini pa uslijed toga nije (preko apsorpcije vode) došlo do povećanja duljine (tab. IV d, st. 69). Ni temperatura, također, nije mogla biti uzrok ovom povišenju kao što se to pretpostavilo da je to bilo 1952. god., kada je, uslijed povećanja temperature, došlo do horizontalnog pomicanja planktona i do povećanja gustoće populacije, a s tim do smanjenja raspoložive hrane i uslijed toga do usporenog razmnažanja i produljenog rasta. Temperatura u 1954. god. nije rasla, pa se je kao faktor povišenja duljina eliminiralo. Eliminirajući gornje faktore dolazi se do zaključka da je fertilizacija mogla biti uzrok povišenju vrijednosti duljina putem povećanja fitoplanktonske biomase i to vjerojatno na jedan od dva načina. Prvo, moglo bi biti da je fertilizacija prouzrokovala povećanje gustoće populacije kopepoda *Calanus helgolandicus*, a što je onda izazvalo usporeno sazrijevanje i produljeni rast, uslijed čega su organizmi nađeni dulji. Drugo, moglo bi biti da se povećanje hrane odrazilo na rast kopepoditnih stadija, kako su za *Calanus finmarchicus* konstatirali Cushing & Vučetić (1963), a ono se zatim manifestiralo i u povišenju duljine adultnih jedinki.

3. 35. Zaključak

Iz raspodjela dužinskih frekvencija utvrdilo se, kod adultnih primjeraka kopepoda *Calanus helgolandicus*, da se ženke duljinom znatno razlikuju od mužjaka. Mužjaci su znatno kraći i duljine im se kreću od 1,92 mm do 2,32 mm. Duljina cefolotoraksa ženki varira od 2,02 mm do 2,54 mm.

Nadalje se našlo i sezonskih razlika u duljini adultnih ženki i mužjaka. U hladnom periodu uvijek dolaze organizmi manjih dimenzija, a u toploj sezoni su znatno veći. Postoje izvjesne razlike i između pojedinih godina, pa je zabilježen znatan porast duljina u 1954. godini.

Ispitivanjem mehanizama rasta preko presvlačenja došlo se do zaključka da je potrebno ispitati odnos rasta prema nekim biotskim i abiotskim faktorima.

Utvrdilo se da su promjene gustoće sveukupnog zooplanktona djelovale na promjene duljine kod jedinki kopepoda *Calanus helgolandicus*. Također i promjene gustoće same populacije kopepoda *Calanus helgolandicus* odrazile su se na promjene duljine jedinki. U doba veće gustoće sveukupnog zooplanktona, kao i same *Calanus* populacije javilo se i povećanje duljine jedinki ovog kopepoda. Zaključilo se da bi to mogao biti odraz usporenog sazrijevanja (što uzrokuje produljeni rast) do čega je došlo kod adultnih primjeraka uslijed smanjenja hrane, koja se sada dijeli među veći broj jedinki.

Kod grafičkog analiziranja cjelokupnih duljinskih podataka za sve godine istraživanja, u odnosu na promjene hrane (gustoća fitoplanktona), dobilo se sasvim neznatan porast veličine organizama u pravcu povećanja hrane. Međutim, iz parcijalnih regresionih krivulja za pojedine godine utvrđen je statistički značajan odnos u pozitivnom smjeru samo za ženke u 1952. god. Za mužjake je također, skoro svih godina bio u pozitivnom smjeru, jedino za 1953. god. nađen je u negativnom smjeru i to statistički značajan.

Kod ispitivanja odnosa rasta i temperature već se grafičkim putem dobila korelacija između povećanja duljine kopepoda *Calanus helgolandicus* i rasta temperature mora. Statistički značajan odnos utvrđen je u 1952. god.

Promjene saliniteta nisu bile znatne pa ipak pokazuju korelaciju sa promjenom duljine adultnih primjeraka, odnosno porastom saliniteta rastu i organizmi. Odnos između gustoće morske vode i promjena duljine ženki i mužjaka vrlo je očit i to u negativnom smjeru. Naime, veće organizme dobilo se u doba najmanje gustoće morske vode.

Ipak, po svemu sudeći, rast je produkt interakcije svih ovih faktora. Temperatura utječe indirektno time što djeluje na proizvodnju hrane, a direktno mijenjajući brzinu metabolizma i jačinu vertikalnih migracija. Osim toga, temperatura igra odlučujuću ulogu kod određivanja gustoće morske vode, pored saliniteta koji je u našem slučaju manje važan.

Porast duljine adultnih primjeraka kopepoda *Calanus helgolandicus* u 1954. god. ne može se pripisati porastu temperature, jer su iste bile u ovoj godini znatno niže nego u 1952. godini. Isključeno je, međutim, i djelovanje gustoće morske vode jer je gustoća ove godine bila znatno viša nego drugih

godina. Stoga bi se moglo zaključiti da je povećanje duljina organizama ipak na neki način nastalo utjecajem fertilizacije, odnosno da se fertilizacija putem povećanja fitoplanktona odrazila i na duljine jedinki ove populacije i to na slijedeći način: prvo, moglo je doći do povećanja nataliteta putem povećanja broja izloženih jaja, a uslijed toga do povećanja gustoće populacije kopepoda *Calanus helgolandicus*. Ovo je dovelo do razrjeđenja fitoplanktona, što se kasnije odrazilo na usporeno sazrijevanje spolnih produkata kod ženki iz kasnijih legla i prouzrokovalo kod istih produljeno rastenje. Drugo, povišenje fitoplanktona iza fertilizacije moglo je povoljno djelovati na rast kopepoditnih stadija, kako su to kod kopepoda *Calanus finmarchicus* konstatirali već ranije Cushing & Vučetić (1963), pa se to kasnije moglo odraziti i na povećanje duljine kod adultnih.

Ipak ostaje otvoreno pitanje rasta jedinki preko mehanizma presvlačenja i stupnja djelovanja pojedinih ekoloških faktora. Kad se usavrši akvarijska tehnika za održavanje planktonskih, neritskih, a još više oceanskih vrsta, ovo će, svakako, biti potrebno i eksperimentalnim putem ispitati.

4. PONAŠANJE (BEHAVIOUR)

4. 1. VERTIKALNE MIGRACIJE

Kod planktonskih organizama postoji dnevno vertikalno migriranje i to različito za različita geografska područja i pojedine godišnje sezone. Poznato je da se *Calanus helgolandicus* zimi u otvorenom Jadranu u većim količinama javlja u površinskim slojevima (0—50 m), a kasnije od aprila do juna lovi se u slojevima ispod 50 m, ali u manjim količinama (Gamulin, 1939, Hure, 1955).

Analizirajući materijal ekspedicije »Hvar« utvrdilo se također da je najbrojniji u površinskim slojevima od 0—50 m u zimskom periodu (sl. 4). Osim što gustoća populacije kopepoda *Calanus helgolandicus* općenito opada u otvorenom moru u ljetnoj sezoni, sigurno je da su manje količine u površinskim slojevima ispod 50 m, ali u manjim količinama (Gamulin, 1939, Hure, 1955).

Dnevne migracije i sezonsku vertikalnu raspodjelu ovog kopepoda uspjelo se pratiti u Mljetskim jezerima iz razloga što se je lovio dovoljan broj odraslih primjeraka kao i kopepoditnih stadija kroz cijelu godinu. Ranijim autorima ova ispitivanja nije uspjelo izvršiti jer se *Calanus helgolandicus* ljeti u otvorenom Jadranu nije dobivao u dovoljnom broju (Hure, 1955).

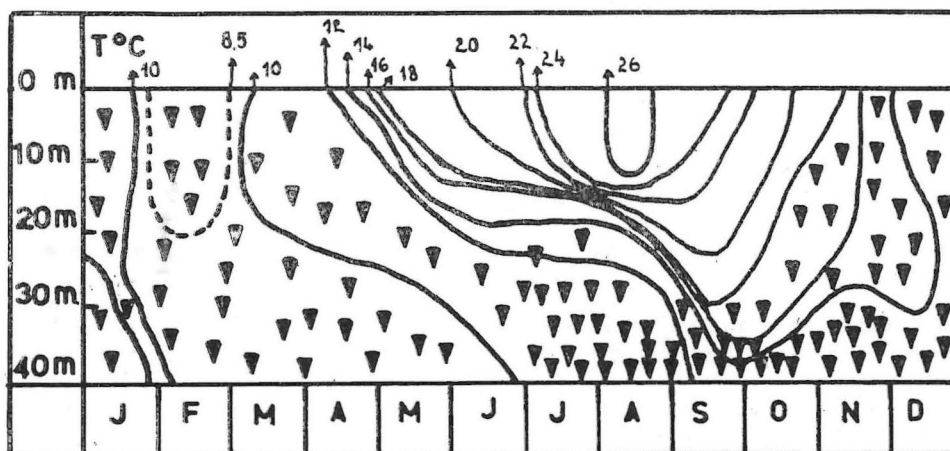
Prema nađenim podacima *Calanus helgolandicus* zimi i u jesen, u doba homotermije, dolazi u svim slojevima. Adultni stadiji pokazuju izvjesno noćno pomicanje i koncentraciju prema površini više od juvenilnih stadija (sl. 23). Kasnije, kako nastupa zagrijanje mora, tj. površinskih slojeva, i pojačavanje insolacije, adultni kopepodi se za dnevne svjetlosti sve više zadržavaju u dubljim slojevima i pomalo dolazi do reduciranja noćnog pomicanja prema površini.

Tako se našlo u augustu, za doba najjačeg zagrijavanja površine mora, da su adultni primjeri *Calanus helgolandicus* (♀, ♂) bili koncentrirani u pridenim slojevima s temperaturom od 10° C, a pomicali su se do dubine oko 20 m, gdje su temperature mora bile od 15—18° C (sl. 24). Termoklinu nisu prelazili.

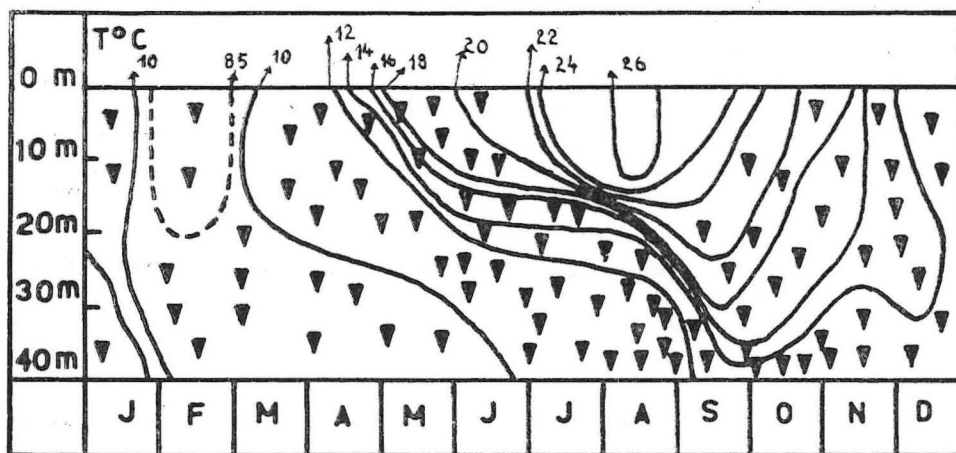
Mlađi kopepoditni stadiji, kojih je uvijek bilo više u hladnijim mjesecima, i danju i noću, bili su jače zastupljeni bliže površine.

Ritam dnevnog migriranja može biti uvjetovan raznim faktorima, ali pomicanje radi hranjenja je, izgleda, najvažnije. Govori se da bi i gustoća morske vode ili gravitet, kao i promjene graviteta radi metabolizma, mogli uvjetovati pomicanje. Svjetlo može također djelovati, jer ih prejak svjetlo ubija određenim zrakama, i radi mogućnosti da, kod jačeg osvjetljenja, postaju vidljivi predatorima. Manteifel (1960) navodi da se kopepodi spuštaju danju u

DAN - DAY



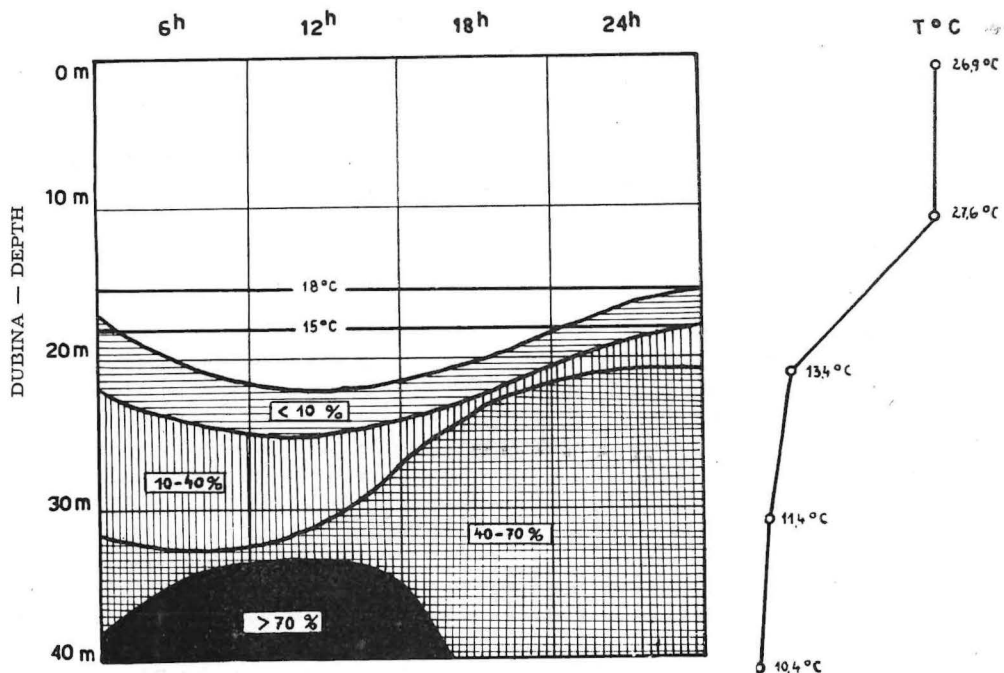
NOĆ - NIGHT



Sl. 23. Vertikalno dnevno-noćno rasprostranjenje *C. helgolandicus* u odnosu na razvoj temperature u Velikom jezeru tokom 1952. god.

Fig. 23. Day-night vertical distribution of *C. helgolandicus* during 1952 in Veliko jezero, related to the sea-water temperature.

SAT UZIMANJA UZORAKA — TIME OF SAMPLING



Sl. 24. Vertikalna distribucija *C. helgolandicus* (♀, ♂, V. st.) i temperature mora u Velikom jezeru (postaja Vrbovačka) u augustu 1952.

Fig. 24. Vertical distribution of *C. helgolandicus* (♀, ♂, V. st.) and sea-water temperature in Veliko jezero (station Vrbovačka) in August 1952.

dublje slojeve da se zaštite od predatora. Osim toga u doba razmnažanja dolazi do vertikalnog migriranja prema površini radi izbacivanja jaja. Ako se organizmi (kopepodi) hrane filtriranjem, onda je moguće da u doba povišenog osvjetljenja nemaju na raspolaganju fitoplanktona u dubljim slojevima, gdje se nalaze danju, pa se noću radi hranjenja pomiču prema površini. Temperatura u svakom slučaju ograničava kretanje ukoliko je prešla letalne vrijednosti. Sa druge strane metabolizam je različit kod različitih temperatura. Kod ovih ispitivanja došlo je do horizontalnog pomicanja kopepoda *Calanus helgolandicus*, u doba jakog zagrijavanja mora, kad su se organizmi, bježeći prema najhladnijim slojevima, koncentrirali u depresiji u Velikom jezeru u području Vrbovačke.

4. 2. ISHRANA

Wickstead (1962) dijeli kopepoda na čiste herbivore, čiste karnivore i one koji uzimaju miješanu hranu (omnivore). Za herbivore i karnivore navodi da se mogu hraniti na dva načina: prvo, da se selektivno hrane ili biraju hranu, i drugo, da uzimaju sve po redu. Među omnivorima ima onih koji uzimaju pod-

jednako biljnu i životinjsku hranu, kao i onih koji fakultativno miješaju tj. ukoliko nema jedne uzimaju drugu hranu.

Marshall (1924) donosi da je tokom godine sadržaj crijeva kopepoda *Calanus finmarchicus* odgovarao skoro sasvim sastavu mikroplanktona okolne vode. Budući da je stupanj filtriranja neovisan o koncentracijama hrane okolnog medijuma (Gauld, 1951, Harvey i dr., 1935), jedno i drugo indicira da postoji automatsko filtriranje.

Utvrđeno je, također, da se cijelo vrijeme ne hrani filtrirajući, već je sposoban da se i selektivno hrani. U nekoj kulturi može danima plivati vrlo aktivno, a opet da ne producira fekalne »kuglice«* (Harvey, 1937). Izgleda da može primati hranu i izbaciti je kad mu ne odgovara. Po crustacejskim ostacima nađenim u sadržaju crijeva izgleda da može uhvatiti i aktivne organizme.

Mnogi autori (Esterly, 1916, Lebour, 1922, Marshall, 1924) analizirajući sadržaj hrane kod kopepoda *Calanus helgolandicus* su utvrdili diatomejske frustule (ljuske) radiolarijske iglice, peridinejske kutije, rjeđe tintinide i dijelove crustacejskog eksoskeleta. Samo kod svježe ulovljenih kopepoda, prije fiksacije, našlo se i determiniralo neke gole flagelate, koji se kod konzerviranja izgube. Mnogo puta su opažani ostaci neke zelenkastosmede mase. *Ceratium* vrste rijetko se nađu u želucima (Marshall, 1955), pa se uslijed toga smatra da im *Calanus* isishe samo sadržaj stanice, a ne guta ih sa oklopom (Cushing, 1959).

Digby (1954) sugerira da za vrijeme zime *Calanus* postaje kanibal, a Petipa (1960) je našla da se *Calanus helgolandicus* u Crnom moru hranio sa *Noctiluca miliaris*.

Beklemišev (1961) pretpostavlja da se u moru mora javljati »prekomjerno hranjenje« (superfluous feeding), što je kasnije i na više načina potvrđeno eksperimentalnim putem ili opažanjima u prirodi (Cushing & Vučetić, 1963). Do toga dolazi kad kopepodi ne moraju plivati aktivnije da bi našli hranu.

Kod bogate hrane *Calanus* svakih 15—20 minuta producira jednu fekalnu kuglicu (Harvey, 1942, 1950, Marshall & Orr, 1955). Ukoliko se koncentracija fitoplanktona još poveća (biomasa fitoplanktona pređe 3 g/m³), onda dolazi do pojave »prekomjernog hranjenja«. Tada je moguće utvrditi kako kopepodi, mnogo brže i u većoj mjeri, izbacuju fekalne kuglice u kojima je prisutan neprobavljeni fitoplankton. Oni u stvari, tada gutaju više hrane nego što im je za proces metabolizma potrebno. To na prvi pogled izgleda rasipavanje, ali time oni, zapravo, regeneriraju hranjive soli i sprečavaju prekid produkcije koji bi mogao nastati radi pomanjkanja hranjivih soli. Osim toga kopepodi na ovaj način oslobađaju veće količine organskih čestica i rastopljene organske materije koje, možda, predstavljaju hranu za dubokomorske i bentoske organizme (Beklemišev, 1961).

U Mljetskim jezerima, u novembru 1952. god., prvi put se primijetilo »prekomjerno hranjenje«, a kasnije kod istraživanja otvorenog Jadrana imali se prilike utvrditi istu pojavu na postaji kod Gargana u decembru 1961. god. Kod drugih istraživanja planktona u Jadranu nije bilo opažena ova pojava.

*) To je prevod za »faecal pellets«, koje su inače forme valjka ili kobasice kod kojih je 2 do 3 puta veća duljina od širine.

Analizirajući neke lovine iz Velikog jezera i to sadržaj crijeva kopepoda *Calanus helgolandicus*, kao i fekalije nađene u lovinu, primijetilo se da se u hrani nalaze ostaci dijatomeja *Centricae* i *Penatae*, a naročito neke tihopelagijske forme. U nekim uzorcima bilo je moguće utvrditi i stanice roda *Chaetoceros* sa sporama.*)

Primjetilo se da se *Calanus helgolandicus* iz uzoraka na kojima se studiralo vertikalno migriranje planktona u Velikom jezeru, aktivnije hranio u večernjim satima u sezoni jačih dnevnih vertikalnih migracija. Gauld (1953) smatra da nema stalnog dnevnog ritma u uzimanju hrane. Kod dnevnog svjetla u toku tople sezone *Calanus* nije stalno na površini, već dolazi samo noću. Pošto se hrana nalazi u površinskim slojevima, onda se zato samo noću i hrani. To je možda uzrok da su i drugi istraživači noću primijetili veće količine hrane u crijevu ovih kopepoda (Marshall & Orr, 1955).

U materijalu iz Mljetskijh jezera vidljive kapljice masti u tijelu kopepoda *Calanus helgolandicus* i brojne fekalije primjećivalo se naročito u proljeću (aprilu, maju i junu) 1951. god., i kasnije u jesen. Naročito velike količine fekalija, što ukazuje na »prekomjerno hranjenje«, našlo se u novembru 1952. god. U ovim fekalijama moglo se prepoznati dijatomejske forme, koje pripadaju grupi *Centricae* (*Synedra*), a bilo je i stanica *Chaetoceros* od kojih su neke imale i spore. Ovi nalazi poklapaju se sa nalazima fitoplanktonskih maksimuma (Pucher - Petković, 1957), koji su 1951. god registrirani u junu, a 1952. god. u novembru i kad se radi veličine zastupnosti grupe *Chaetoceros* govorilo o »*Chaetoceros*« planktonu. Među vrstama najjače zastupanim bili su *Ch. anastomosus*, *Ch. rostratus*, *Ch. compressus*, *Ch. brevis* i *Ch. Lorencianus*.

Interesantno je spomenuti da su ženke kopepoda *Calanus helgolandicus* (preparirane Gray-celestin plavom bojom) u toku ljetnih mjeseci bile tako prozirne, da su bez resekcije mogle vidjeti konture i strukture stijenke potpuno praznog crijeva. Kod neprepariranih primjeraka bilo je nešto masti u tkivu, a fekalije su nađene samo u noćnim lovinama. Osim vrlo rijetkih ostataka dijatomeja ostali sadržaj crijeva u formi zelene mase, nije se dao determinirati.

U toku godine primjećeno je u Velikom jezeru dubinsko slojanje fitoplanktona i to u zimskim mjesecima. Naročito u januaru nađene su veće količine fitoplanktona na dubini od 20 i 40 m, dok u ljetnim mjesecima zabilježeno obratno, pa su veće količine utvrđene na dubini od 0 i 10 m. Poznavajući godišnje vertikalno rasprostranjene kopepoda *Calanus helgolandicus*, upada u oči da se u doba odsustva ovog kopepoda iz površinskih slojeva baš u tim slojevima javljaju veće količine fitoplanktona, dok su u donjim slojevima, gdje se nalazi gro-populacije ovog kopepoda nađene znatne manje količine fitoplanktona. Moguće su ove vrijednosti rezultat »grazing«-a. Naime, prema podacima o vertikalnim migracijama (Vučetić, 1961) zna se da se *Calanus* ljeti ni tokom noći ne penje u slojeve od 10 m do površine, radi jake termokline. Kako ove slojeve ne koristi za hranu, možda su radi toga tu nađene dosta visoke vrijednosti za fitoplanktonsku biomasu. Osim toga u kojoj mjeri u ovim slojevima producirana hrana pada ili tone prema dnu, nije poznato i ne zna se

*) Za pomoć kod ovih analiza zahvaljuje se autor kolegici dr T. Pucher-Petković.

koliko razlika gustoće mora u području termičkog skoka zadržava fitoplankton i detritus u ovim slojevima.

Sudeći po količinama fekalija, zatim po nađenoj hrani u crijevu i općenito po sadržaju masti u organizmima, kao i prema vanjskom izgledu kopepoda, moglo bi se sa sigurnošću tvrditi da se *Calanus helgolandicus* mnogo bolje hrani u proljetnom i jesenskom periodu ili u hladnijoj polovini godine. Ali mnogo bolje bi se moglo suditi o tome da je bilo moguće saznati stupanj metabolizma ili brzinu procesa unutar organizama za pojedine sezone. Npr. poznato nam je da se je *Calanus* ljeti kretao prema površini samo noću, ali da se nije pomicao do površine. U isto doba kad je nađeno da se kretao intenzivnije samo noću, utvrdilo se da se je i jače hranio. To se slaže sa nalazima Petipa (1959) koja je utvrdila za kopepoda *Acartia clausi* da ima intenzivnije hranjenje ukoliko se jače pokreće ili migrira. Moguće je to i, uzrok da se u eksperimentalnim uvjetima našlo da su, što se *Calanus* držao u većoj posudi, i količine koje je filtrirao (swept clear) bile znatno veće (Cushing, 1959).

Ukoliko je kretanje kopepoda *Calanus helgolandicus* ljeti bilo ograničeno moguće je to dovelo do slabijeg hranjenja, a uslijed toga i do smanjenja leženja jaja. Isto tako moglo bi biti da su ljeti bile prisutne fitoplanktonske forme malih dimenzija (neke bentonske dijatomeje) za koje se zna da su manje korištene od *Calanus* vrsta (prema nepublikiranim podacima iz 1959. god. Cushing & Vučetić, Petipa, 1959).

Marshall & Orr (1958) pišu »*Calanus* je nesposoban da jede organizme ispod 5—10 mikrona dijametara. To se nije očekivalo, jer se mislilo da u nedostatku fitoplanktona u moru jede i mikroorganizme. *Calanus* skuplja hranu filtrirajući morsku vodu kroz fino sito od dlaka i čekinja (setae, setule) maksila. Udaljenost između setula je 2—22 mikrona, a najčešće od 5—15 mikrona. Mali flagelati lako prodru između setula«.

Sigurno bi bili više saznali o hrani i načinu hranjenja kopepoda *Calanus helgolandicus* u Mljetskim jezerima, da se izvršilo istraživanje na svježem sakupljenom materijalu. To nije bilo moguće jer bi se bio uništio materijal, pa se ne bi mogla provesti sva ova druga izvršena ispitivanja.

4. 3. ZAKLJUČAK

Preko istraživanja u Mljetskim jezerima bilo je moguće znatno više saznati o vertikalnom pomicanju vrste *Calanus helgolandicus* nego što se to ranije znalo po podacima iz otvorenog Jadrana (Hure, 1955).

Značajno je da u doba homotermije i slabije insolacije zimi dolaze adultni primjerci kopepoda *Calanus helgolandicus* i po danu uz površinu. Kad nastupa jaka insolacija i zagrijavanje površinskih slojeva, iščezava sa površine čak i noću. Ljeti, u doba kad dolazi do pojave jake termokline penje se noću prema površini, ali ne prelazi termoklinu već se zaustavlja kod slojeva sa temperaturom od 15—18° C (Vučetić, 1961).

Nađeno je da, vertikalno pomicanje, svjetlo uvjetuje, a temperatura ograničava. Međutim, hranjenje je intenzivnije u površinskim slojevima gdje dolazi do produkcije fitoplanktona. Intenzivnije hranjenje noću izraženo je naročito u doba kad se samo noću i nalazi *Calanus helgolandicus* u površinskim sloje-

vima. Moguće je da uzimanje hrane ovisi i o aktivnom pomicanju pored toga što ovisi i o stupnju gustoće fitoplanktona. Do »prekomjernog hranjenja« došlo je samo onda kad je gustoća fitoplanktona bila veoma visoka (novembar 1952).

U hrani kopepoda *Calanus helgolandicus* iz Velikog jezera našlo se ostataka dijatomeja i to *Centricae* i *Penatae*, a naročito nekih tihopelagijskih forma. Primijetilo se više puta da se fekalije kuglice sastoje od neke zelenkaste amorfne mase, ali se nije moglo odrediti porijeklo iste. Brojne fekalije kuglice primjećene su u aprilu, maju i junu 1951. god., a naročito u novembru 1952. god., kad je sigurno došlo do »prekomjernog hranjenja«.

Ljeti je nađen veći broj fitoplanktona u površinskim slojevima baš u vrijeme kad *Calanus* nije dolazio u te slojeve, a zimi obratno, veći broj fitoplanktona bio je u pridnenim slojevima, dok se *Calanus* (općenito s manjom gustoćom) zadržavao zimi u svim slojevima.

Do smanjenja ležnja jaja kod kopepoda *Calanus helgolandicus* moglo je doći ljeti i radi hranjenja, koje je tada bilo znatno slabije. Ljeti su bile prisutne tihoplanktonske vrste, malih dimenzija, za koje se zna da ih *Calanus* manje koristi za hranu ili ih uopće ne može koristiti.

Da bi se saznalo više o ponašanju kopepoda *Calanus helgolandicus* pri hranjenju, potrebno je raditi na svježem materijalu, što nije bilo moguće provesti kod ovih istraživanja na Mljetu jer je sakupljeni materijal bilo potrebno konzervirati za ostala istraživanja.

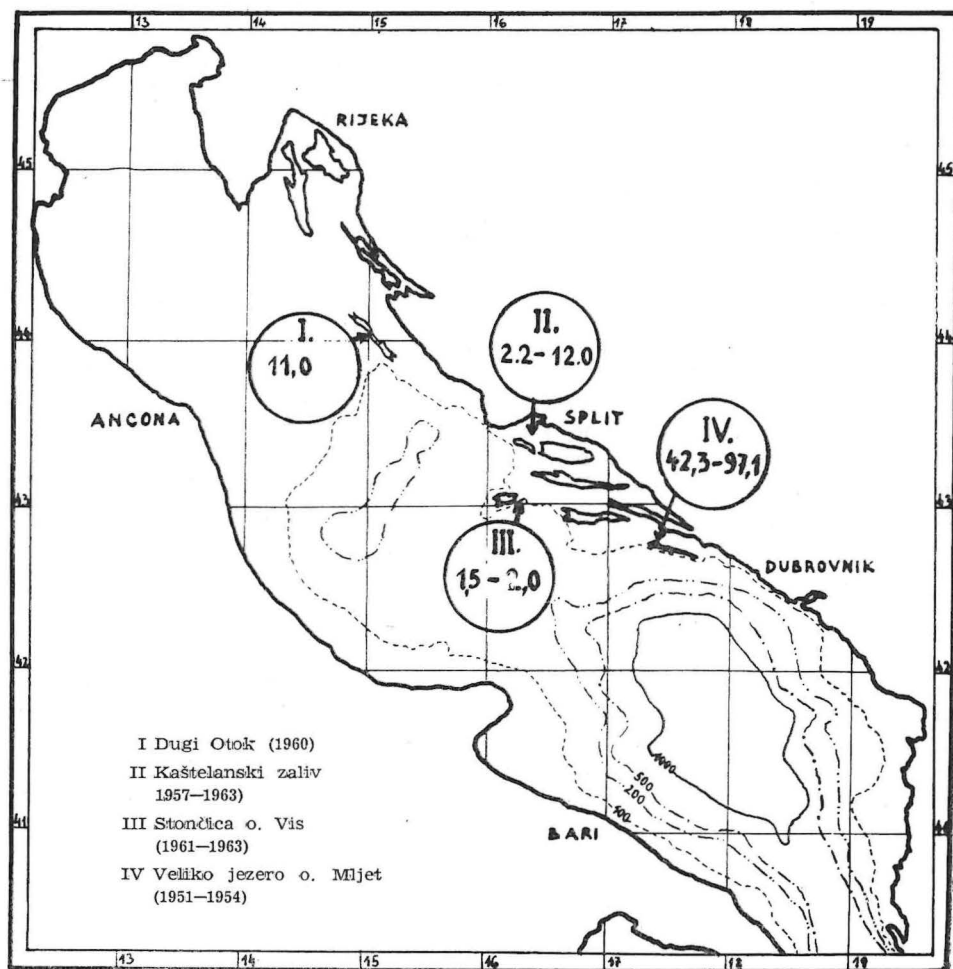
5. OPĆA DISKUSIJA

Analiza morfoloških karakteristika pokazala je da u Mljetskim jezerima, kao i u čitavom Jadranu, dolazi *Calanus helgolandicus*, koji predstavlja vrstu ili možda samo formu, po ekološkoj supstituciji, vrste *Calanus finmarchicus*. Dolazi u cijelom Mediteranu, a odatle se u sastavu »Lusitania« faune širi prema Sjevernom moru i otvorenom Atlantiku. U Jadranu je široko rasprostranjen i u odnosu na druge vrste ima značajnu ulogu u sastavu sveukupne zooplanktonske biomase.

U površinskim slojevima otvorenog Jadrana javlja se u najvećim količinama pri koncu zime i početkom proljeća (sl. 4). Gustoća populacije znatno varira, prostorno i vremenski, a može se reći da se dosadašnja maksimalna gustoća utvrdila u Velikom jezeru gdje se broj adultnih primjeraka na m^3 kretao od 42,3 do 97,1. U otvorenom Jadranu, veću gustoću pokazuje u sjevernom dijelu, pa je u području Dugog otoka na m^3 nađeno 11 primjeraka. U isto vrijeme u otvorenom, srednjem Jadranu (Stončica, o. Vis) vrijednosti su se kretale od 1,5 do 2,0, a uz samu obalu u Kaštelanskom zaljevu od 2,2 do 12,0 organizama na m^3 (sl. 25).

Analizirajući sezonske promjene gustoće u Velikom jezeru *Calanus* populacije, u odnosu na porast biomase sveukupnog zooplanktona utvrđena je korelacija, koju se i očekivalo, jer se već ranije opazila da je visoko zastupan u cjelokupnom zooplanktonu. (sl. 8).

Porast gustoće *Calanus* populacije nije pratio porast gustoće bakterijske populacije u 1951. god., dok su se u 1952. god. vrijednosti kretale paralelno (sl. 9).



Sl. 25. *C. helgolandicus*, broj adultnih na m^3 (god. srednjak)

Fig. 25. *C. helgolandicus*, number of adults in m^3 (annual mean).

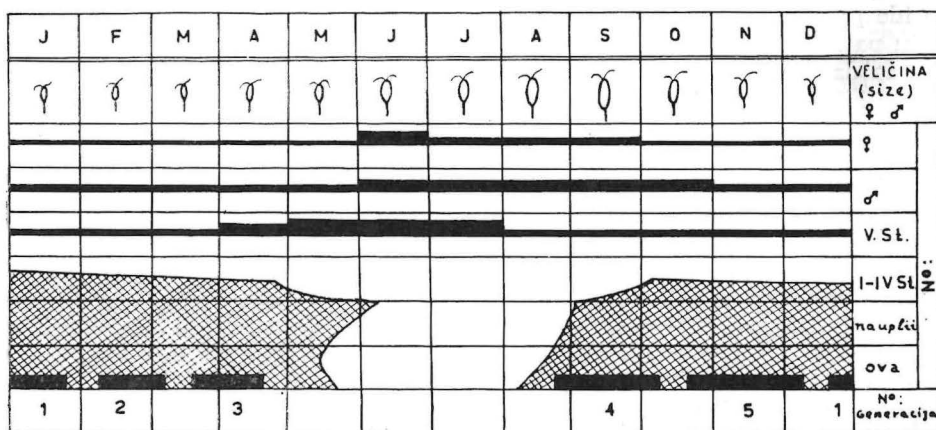
U odnosu između gustoće *Calanus* populacije i fitoplanktonske populacije (broj), opaženo je alterniranje (sl. 10). Broj adultnih kopepoda bio je uvijek najveći u doba ljetnih mjeseci, dok su maksimalne količine fitoplanktona obično nastupile u proljeće i ljeto. Kod ispitivanja vertikalnog rasprostranjenja ovog kopepoda opazilo se da su slojevi u kojima se zadržavao, uvijek bili siromašniji tj. u njima je nađen manji broj fitoplanktona, što je sigurno zbog njegovog intenzivnijeg hranjenja u tim slojevima.

Pri ispitivanju djelovanja temperature na promjene gustoće *Calanus* populacije nije se dobilo za sve godine ispitivanja jedna određena slika. Izvjesna pozitivna korelacija utvrđena je samo za 1952. god. (sl. 11), kada se porast broja adultnih kopepoda kretao paralelno sa povećanjem temperature mora. To je donekle opravdalo tačnost ranije (Vučetić, 1966) pretpostavke da dolazi do horizontalnog pomicanja planktona u doba jačeg zagrijavanja mora. U 1954. god. došlo je ponovno do jačeg povećanja gustoće *Calanus* populacije, a da nije nastupilo neko izvanredno povećanje temperature mora. Kako je to nastupilo nakon pokusa fertilizacija predstavljamo da je povećanje gustoće *Calanus* populacije, reakcija populacije na povoljne uvjete za rast, naime bolja ishrana adultnih i povećanje nataliteta i smanjenja mortaliteta.

* * *

Visinu reproducirane organske materije u formi kopepoda *C. helgolandicus*, za jedno određeno vremensko razdoblje, određuje natalitet ili količina izbačenih jaja, odnosno broj generacija godišnje. Prema pojavljivanju nauplija i kopepoditnih stadija u Mljetskim jezerima moguće je zaključiti da se *Calanus* skoro cijelu godinu razmnožava. Jedina pauza u razmnožavanju nastaje u ljetnoj sezoni pa se je nazvalo »estivacija«. Obično traje cca dva mjeseca, a javlja se u razdoblju od juna do augusta. Za vrijeme ovih mjeseci, nisu nađeni mlađi stadiji u moru, iako je i tada bilo zrelih ženki kao i u drugim sezonama (tab. II, III, IV). Prema svemu izgleda da se može razviti 5 generacija tokom godine, ali to ne znači, da svake godine dođe do kompletnog broja. Pretpostavlja se da prva generacija traje od decembra do februara, druga od februara do aprila, treća od aprila do juna, četvrta od augusta do oktobra i peta od oktobra do decembra (sl. 26).

Prema trajanju spolne aktivnosti ili prema periodu kad su prisutne zrele ženke, postoje znatne razlike između ovih podataka i onih za Sjeverno more



Sl. 26. Životni ciklus (šematski) kopepoda *C. helgolandicus* iz Velikog jezera na o. Mljetu

Fig. 26. Life cycle of *C. helgolandicus* from Veliko jezero p. Mljet.

(Marshall & Orr, 1955). U Velikom jezeru zrele ženke stalno su prisutne, jer se ne događa, kao u Sjevernom moru da u V kopepoditskom stadiju čekaju od jeseni do proljetne cvatnje fitoplanktona da se razviju u zrele ženke. U Velikom jezeru samo u maju masovno nastupi V stadij, a u junu, julu i augustu, dolazi do akumulacije zrelih ženki. To bi značilo da je u Velikom jezeru, prema produljenom periodu mriješćenja i nataliteta veći. Međutim potencijal leženja jaja kod ženki *C. helgolandicus* iz Jadrana, sigurno je manji jer se nikada nije utvrdilo onakvu plodnost (po broju jaja), kakvu pokazuju ženke iz Sjevernog mora.

Što pak uzrokuje ovaj prekid razmnožavanja ljeti donekle se moglo objasniti tek poznavanjem vertikalnih migracija adultnih primjeraka. Ženke se za doba termokline ne penju noću do površinskih slojeva, kako to obično rade u doba homotermije ili slabo razvijene termokline. Osim toga utvrdilo se postojanje izvjesne korelacije između nestanka nauplija i mlađih kopepoditskih stadija u moru i smanjenja gustoće morske vode. (sl. 16). Ranije je bilo poznato da je kod *C. finmarchicus* za razvoj embria potrebno da je visina sloja kroz koji jaja tonu oko 40 m (Marshall & Orr, 1955). U normalnim prilikama smatra se da ženke dolaze noću u površinske slojeve, gdje se jače hrane i istodobno ispuštaju jaja, koja se zatim razvijaju na putu dok tonu prema dnu, kroz slojeve debljine oko 40 m. U doba jake termokline, kakva dolazi u Velikom jezeru u junu, julu, augustu, ženke se penju noću u više slojeve na dubini cca 20 m od površine. Ukoliko se tu intenzivno hrane, ispuštaju i jaja, a nije isključeno, ako se ne hrane dobro, da onda jaja resorbiraju u tkivo radi održavanja vlastitog tijela kako je nađeno kod nekih riba. Međutim kako su tada (na postaji Vrbovačka) u Velikom jezeru ženke udaljene od dna za svega oko 20 m, to se jaja, toneći kroz ovaj sloj, ne dospiju razviti, odnosno da se izlegu naupliji prije nego jaja padnu na dno gdje možda i propadnu.

Opazilo se da su ženke bile uvijek jače zastupane u lovinama (sl. 13), a to odgovara podacima iz literature koji govore da broj mužjaka opada, kako se ide prema manjim geografskim širinama. Mužjaci, osim toga, brže sazrijevaju pa im se i maksimalne količine nađu uvijek ranije od onih kod ženki, te to možda ukazuje da ženke *Calanus helgolandicus* žive dulje od mužjaka. To je bilo poznato za *Calanus finmarchicus*, a sad se utvrdilo i za *Calanus helgolandicus*.

Radi samog poznavanja rasta organizama i povećanja biomase, vršili su mnogi autori mjerenje proporcija tijela (najčešće duljine organizma) i studirali godišnje promjene u jednom lokalitetu kao i promjene koje se javljaju između organizama, s različitih područja. Ti rezultati su nekako vrlo različiti, pa su nekad isti ekološki faktori u jednom području pokazivali odnos u pozitivnom, a nekad u negativnom smislu. Tako je Deevey (1962) našla da su kopepodi manje duljine kod većih temperatura, u koliko se radi o lokalitetu sa srednjom godišnjom temperaturom od 14°C, a veće duljine kad su bile na raspolaganju veće količine fitoplanktona. Cushing & Vučetić (1936), utvrdili su negativnu korelaciju između temperature i duljine mlađih stadija, a pozitivnu kod odraslih.

I u ovim istraživanjima našlo se da su ženke kao i kod ranijih autora za *Calanus finmarchicus* uvijek veće od mužjaka što je možda posljedica sporijeg sazrijevanja (slika 17 a, b, c i d). Mužjaci su znatno kraći i vrijednosti se

kreću 1,92—2,32 mm, a ženke od 2,02—2,54 mm. Za razliku od nalaza Deevey (1960) u ovom istraživanju adultni kopepodi bili su veći u toplom periodu godine nego u hladnom (sl. 18 a, b). Osim ovih sezonskih razlika našlo se i razlika između pojedinih godina. Naročito se izdvaja 1954. godina prema duljini nastupanja (trajanju) ovih većih organizama.

Slabo je poznat mehanizam rasta kod crustacea, pa se tek nešto zna o presvlačenju, što ni izdaleka ne zadovoljava. Poznato je da se kod razvoja kopepoditnog I stadija pa dalje, presvlačenjem povećava organizam, ali kod prelaska iz kopepoditnog V stadija u VI adultni zna se dogoditi, da se duljina organizama ne povećava.

Beyer (1961) spominje da možda dolazi i do presvlačenja, a da se pri tome ne povećava duljina tijela. Drach (1961) izvjesnu ulogu pripisuje apsorpciji vode u ovim momentima, ali nema egzaktnih eksperimenata ni mjerenja na ovim objektima. Svakako, okolni ekološki faktori tu igraju veliku ulogu. Na rast mladih stadija pozitivno djeluje povećanje koncentracije hrane, naime, nađeni su veći organizmi kod većih količina fitoplanktona, dok je za odrasle nađeno obratno (Deevey, 1960, Cushing & Vučetić, 1963). Nije isključeno da je kod bolje ishrane i trajanje života adultnih primjeraka kraće, pa su takvi organizmi i mlađi. Trajanje intervala između momenta, kada se V stadij presvuče i postane ženka ili mužjak VI stadija, i momenta kada kod istih završi sazrijevanje spolnih produkata nije poznato. Trebalo bi saznati koliko svaka ženka živi od momenta kad sazre pa dok izbaci zadnje jaje. Ovaj period, možda, vrlo različito traje u Pojedinih slučajevima, a možda se može za to vrijeme i izvršiti različiti broj presvlačenja. O duljini trajanja ove faze, kao i o broju presvlačenja možda ovisi duljina odrasle jedinke, a to je onda uzrok da se javljaju sezonske razlike u duljini odraslih organizama. S obzirom na to i broj generacija u različitim geografskim širinama je različit. Poznato je da se u hladnom moru oko Grenlanda jedva jedna generacija uspije razviti tokom godine jer ženka treba dulje da sazrije. Znači tu dolazi do produljenog rasta pa su zato u hladnim morima i kopepodi veći.

Sigurno je da i kod kopepoda, kao i kod drugih organizama, gustoća planktonske zajednice, djeluje na rast jedinki pojedinih populacija. Stoga se ispitivao odnos gustoće sveukupne zooplanktonske zajednice, kao i odnos gustoće same populacije *Calanus helgolandicus* na promjene duljine tijela jedinki. Tu bi se moglo primijeniti poznato pravilo prema kojem, kad gustoća populacije prođe normalne granice, dolazi do pomanjkanja hrane, što djeluje na rast organizama. Odnosno u našem slučaju smanjenje djeluje na spolno sazrijevanje, usporava ga, a uslijed toga dolazi do produljenog rasta i organizmi su veći (sl. 19).

Ako se analizira količina fitoplanktona u istom razdoblju kada su izmjerene i duljine organizama, onda izlazi (za sveukupni materijal od 1951. do 1955. god.) da se javlja izvjesni slabi porast duljine, paralelno sa porastom količine hrane (sl. 20). Pošto je rast jedna vrst reakcije organizma na čitav kompleks faktora, teško je sada reći koliko su pojedini faktori u ovom slučaju odgovorni. Povećanje saliniteta pokazuje izvjesnu korelaciju sa porastom duljine adultnih primjeraka kopepoda *Calanus helgolandicus* iz Velikog jezera, a odnos između vrijednosti stvarne gustoće morske vode vrlo je očit i to u negativnom smjeru.

Naime, organizme veće duljine dobilo se u doba najmanje gustoće morske vode, a najveće temperature mora (Sl. 21. 22. Tab. XIII, XIV).

Sigurno je da je temperatura odlučujući faktor, bilo direktno ili indirektno. Ona djeluje na proizvodnju hrane pa tim putem indirektno na rast organizama, zatim ravna brzinom metabolizma, dirigira vertikalne migracije, a kod prevlačenja djeluje preko promjene gustoće morske vode. Naime, kod proučavanja gustoće za Veliko jezero, izgleda, promjene temperature su bile bitnije od promjena saliniteta, jer su bile jače oscilacije temperature nego saliniteta. Smatramo da upoređivanje rezultata dosadašnjih istraživanja ovog odnosa nisu ukazale na neke zakonitosti, možda zato, jer se nije pokušalo temperaturu tretirati kao funkciju gustoće morske vode, odnosno promjene duljine kopepoda kod promjene temperature dovoditi u vezu sa reakcijom organizama na promjenu gustoće vodenog medija.

U vezi s djelovanjem fertilizacije na individualni rast jedinki, Marshall & Orr (1934) tvrde da *Calanus finmarchicus*, u određenim situacijama, reagira na nagli porast »standing crop«-a fitoplanktona, odnosno dijatomeja, tako da su organizmi veći i teži, a imaju i veći sadržaj masti.

U 1954. god. utvrđen je porast duljine adultnih jedinki kopepoda *Calanus helgolandicus* u Velikom jezeru (tab. XVI), ali kojem od ekoloških faktora sada da se prepiše ovaj porast i u kojoj mjeri? Temperaturi ne jer nije došlo do povišenja temperature koja bi uzrokovala koncentraciju planktona na postaji Vrbovačka. Čak se nebi moglo reći ni da su organizmi reagirali na promjene (smanjenje) gustoće morske vode, jer je 1954. god. gustoća bila znatno viša nego drugih godina. Sve ovo navodi da ipak izvjesnu ulogu kod porasta duljine organizama u 1954. god. treba pripisati fertilizaciju, odnosno bogatijem fitoplanktonu. Moglo bi biti da su adultni organizmi znatno veći u 1954. god. iz razloga što je uslijed povećanja fitoplanktona nakon fertilizacije, u početku došlo do većeg nataliteta, zbog dobre hrane, a zatim uslijed toga, do povećanja gustoće populacije kopepoda *Calanus helgolandicus*. Kasnije povećani broj herbivora (adultnih kopepoda C. h.) smanjio je »standing crop« fitoplanktona, a što je prouzrokovalo usporeno spolno sazrijevanje i produljeni rast, pa su uslijed toga i nađeni znatno dulji organizmi.

Također je moguće da je povećajne produkcije fitoplanktona u 1954. god. djelovalo na porast duljine kod kopepoditnih stadija, pa se ovo povećanje kasnije odrazilo i na duljinu odraslih jedinki.

Ako ikad budemo u stanju da u laboratoriju eksperimentalno pratimo reagiranje morskih planktonskih kopepoda na promjenu pojedinih ekoloških faktora, onda će vjerojatno ovi procesi biti jasnije utvrđeni.

6. ZAKLJUČCI

1. Utvrđeno je široko horizontalno rasprostranjenje kopepoda *C. helgolandicus* u Jadranu, ali sa vrlo velikim razlikama u gustoći populacije prema lokalitetu.
2. Najveća gustoća populacije do sada zabilježena, nađena je u Velikom jezeru (o. Mljet) i to znatno viša od onih utvrđenih u području Dugog otoka, Visa i Kaštelanskog zaljeva.
3. Nakon pokusa fertilizacije u Velikom jezeru utvrđeno je povišenje gustoće populacije *C. helgolandicus* pa se smatra da je natalitet ili produkcija jaja bila povećana uslijed boljih uslova za ishranu.
4. Ispitivanjem rasta populacije utvrdilo se da do prekida u razmnožavanju dolazi samo u ljetnoj sezoni, kad se ujedno javlja najniža gustoća morske vode u površinskim slojevima. Prekid u razmnožavanju nazvalo se »estivacija« analogno do sada spominjanom zimskom prekidu »hibernaciji« u razmnožavanju nekih *-Calanidae* u drugim geografskim područjima.
5. Također se utvrdilo da je stupanj zrelosti, odnosno broj momentalno prisutnih jaja u ženkama, niži kod kopepoda *C. helgolandicus* iz Velikog jezera nego kod *C. finmarchicus* iz Atlantika, ali je zato reproduktivni period dulji, jer je prekid (»diapauza«) »estivacija« znatno kraća od »hibernacije« u Sjevernom moru.
6. Ekološki gledajući rezultate ispitivanja zaključilo se da postoji mogućnost da se godišnje razvije 5 generacija.
7. Biometrijskim ispitivanjima utvrdilo se da u Velikom jezeru ne dolazi do imigracije populacije kopepoda *C. helgolandicus* iz drugih lokaliteta, odnosno iz otvorenog mora.
8. Utvrđene su statistički značajne razlike između ženki i mužjaka, prve su duljinom cefalotoraksa znatno veće od mužjaka.
9. Statistički značajne sezonske razlike duljine nađene su kod organizama oba spola.
10. Pozitivna korelacija utvrđena je između temperature mora i duljine organizama, kao i između saliniteta i duljine jedinki. Negativne korelacije javlja se između gustoće morske vode i duljine organizama.
11. Utvrdilo se da promjene duljine tijela kod adultnih primjeraka ne pokazuju korelacije sa momentalnom koncentracijom fitoplanktona.
12. Utvrđene su statistički značajne razlike između duljina organizama prije i poslije fertilizacije i za ovu pojavu postavilo se dva tumačenja.
13. Utvrdilo se različito dnevno vertikalno migriranje, kod adultnih *C. helgolandicus*, u pojedinim sezonama. U doba termokline, ljeti, graničnu temperaturu od 15—18° C nisu prelazili.
14. U hrani adultnih primjeraka primjećeni su ostaci dijatomeja, a naročito nekih tihopelagijskih forma. Utvrđena je i pojava »prekomjernog hranjenja (superfluous feeding) kod *C. helgolandicus* iz Velikog jezera.

7. BROJČANI PODACI

A P P E N D I X

Tab. IVa. Zastupnost (u %) pojedinih stadija zrelosti kod ženka *C. helgolandicus* uz podatke o prisustvu mladih (I—IV) kopepoditskih stadija i podataka o gustoći morske vode u 1951. g.

Tab. IVa. Percentage composition of different stages of ripeness of *C. helgolandicus* — female. Data for young copepodit stages and sea-water density data for 1951.

Stupanj zrelosti:	1 9 5 1. g o d i n a											
	J.	F.	M.	A.	M.	J.	J.	A.	S.	O.	N.	D.
Zrele: Ripe:			92,3	60,7	61,4	21,3	79,4	89,7	24,3	24,6	73,7	55,4
Srednje zrele: Medium:			7,7	20,3	18,6	42,5	20,6	6,9	52,8	8,7	26,3	38,8
Nezrele: Immature:			—	19,0	20,0	36,2	—	3,4	22,9	66,7	—	4,8
Neodređeno: Indeterminable:			—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gustoća morske vode ot: Sea water density ot:												
0 m			22,70	26,15	25,04	23,83	23,04	24,30		25,14	26,21	25,84
10 m			26,87	26,39	25,58	24,76	24,48	24,30		25,25	26,08	26,86
20 m			27,17	26,81	26,59	25,14	26,55	26,18		26,52	26,25	26,78
30 m			27,55	27,06	27,50	25,08	27,44	27,32		27,50	27,43	26,51
40 m			27,46	27,64	27,59	24,61	27,60	27,58		27,59	27,61	27,31
Prisutni: nauplii; I—IV kopep. st. Present:			+	+	+	—	—	+	+	+	+	+

Tab. IVb. Zastupnost (u %) pojedinih stadija zrelosti kod ženka *C. helgolandicus* uz podatke o prisustvu mladih kopepoditskih stadija i podatke o gustoći morske vode u 1952 g.

Tab. IVb. Percentage composition of different stages of ripeness of *C. helgolandicus* - female. Data for young copepodit stages and sea-water density data for 1952.

Stupanj zrelosti:	J.	F.	M.	A.	M.	J.	J.	A.	S.	O.	N.	D.
	1952. g o d i n a											
Zrele:												
Ripe:		76,0		12,0	57,6	—	—	16,0	—	—	88,0	38,4
Srednje zrele:												
Medium:		24,0		76,0	27,2	29,4	17,6	20,0			12,0	30,8
Nezrele:												
Immature:		—		12,0	7,6	59,5	44,1	28,0			—	7,7
Neodređeno:												
Indeterminable:		—		—	7,6	11,1	38,3	36,0			—	23,1
Gustoća morske vode σ_t :												
Sea water density σ_t												
0 m	26,94	27,22		26,88	25,40	25,32	24,36	24,41	25,66		27,20	26,74
10 m	27,44	27,55		27,15	26,56	25,90	24,68	24,17	25,70		27,27	27,49
20 m	27,42	27,63		27,38	27,31	27,18	26,85	27,14	26,35		27,19	27,31
30 m	27,31	27,66		27,44	27,50	27,49	26,99	27,38	26,22		27,96	27,49
40 m	27,35	27,70		27,55	27,55	27,71	27,47	27,42	27,11		27,98	27,66
Prisutni: nauplii; I—IV kopep. st.												
Present:		+	+	+		—	—	—	+		+	+

Tab. IVc. Zastupnost (u %) pojedinih stadija zrelosti kod ženka *C.helgolandicus* uz podatke o prisustvu mladih kopepoditskih stadija i podataka o gustoći morske vode u 1953. g.

Tab. IVc. Percentage composition of different stages of ripeness of *Calanus helgolandicus* female. Data for young copepodit stages and sea-water density data for 1953.

Stupanj zrelosti:	J.	F.	M.	A.	M.	J.	J.	A.	S.	O.	N.	D.
	1 9 5 3. g o d i n a											
Zrele:												
Ripe:	92,0		53,8		14,7	52,9		80,9	51,3		57,1	
Srednje zrele:												
Medium:	8,0		28,2		55,9	23,5		17,0	25,7		42,5	
Nezrele:												
Immature:	—		17,9		14,7	14,7		2,1	23,0		—	
Neodređeno:												
Indeterminable:	—		—		14,7	8,8		—	—		—	
Gustoća morske vode ot:												
Sea water density ot:												
0 m	27,50		27,55		25,65	23,74		24,59	25,94		27,72	
10 m	27,54		27,65		26,60	25,46		24,68	26,02		27,68	
20 m	27,56		27,69		27,68	27,33		26,21	27,30		27,65	
30 m	27,52		27,69		27,77	27,57		27,52	27,81		27,54	
40 m	27,57		27,70		27,78	27,57		27,59	27,71		27,73	
Prisutni: nauplii; I—IV Kopep. st.												
Present:	+		+		—			+	+		+	

Tab. IVd. Zastupnost (u %) pojedinih stadija zrelosti kod ženka *C. helgolandicus* uz podatke o prisustvu mladih kopepoditskih stadija i podataka o gustoći morske vode u 1954, te februaru 1955. i martu 1956. g.

Tab. IVd. Percentage composition of different stages of ripeness of *Calanus helgolandicus* female. Data for young copepodit stages and sea-water density data for 1954, February 1955 and March 1956.

Stupanj zrelosti:	1954. godina												1955.	1956.
	J.	F.	M.	A.	M.	J.	J.	A.	S.	O.	N.	D.	F.	M.
Zrele:														
Ripe:			75,0		1,3		11,7	43,2	70,5		35,7		94,7	89,6
Srednje zrele:														
Medium:			25,0		28,2		10,0	43,2	28,4		25,0		5,3	10,4
Nezrele:														
Immature:			—		70,5		78,3	12,5	1,1		38,1		—	—
Neodređene:														
Indeterminable:			—		—		—	1,1	—		1,2		—	—
Gustoća morske vode ot:														
Sea water density ot:														
0 m	28,35		26,32		24,01		23,43	23,74	24,35		27,50		26,83	27,04
10 m	28,34		28,17		27,11		23,95	24,42	24,40		27,50		27,26	28,21
20 m	28,32		28,33		28,23		27,87	27,69	27,86		27,55		27,72	28,35
30 m	28,31		28,40		28,50		28,34	28,15	28,40		28,16		27,76	28,32
40 m	28,27		28,40		28,55		28,50	28,29	28,56		28,26		27,97	28,34
Prisutni: nauplii; I—IV Kopep. st.														
Present:			+		+		—	—	+		+		+	+

Tab. Va. Duljinska raspodjela *C. helgolandicus* ♀ u 1951. g.
 Tab. Va. Size of *C. helgolandicus* ♀ in 1951

Datum: Date:	EPU:	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	n	Srednjak Mean			
																	EPU	mm		
																	M	σ	M	σ
J. 1951.																				
F. „																				
M. „		2	3	12	5	9	8	9	2	1						51	38,8	1.939	2.22	0.111
A. „				2	6	5	17	9	9	1		1				50	40.2	1.584	2.30	0.090
M. „					6	4	11	15	6	5	2			1		50	40.8	1.801	2.33	0.103
J. „					1	5	13	15	10	3	2			1		50	41.0	1.552	2.34	0.089
J. „						4	12	13	15	3	1	2				50	41.2	1.372	2.35	0.079
A. „				1	1	5	8	10	13	7	4		1			50	41.4	1.738	2.36	0.099
S. „						1	6	6	11	13	7	3	1	1	1	50	42.6	1.841	2.45	0.105
O. „				1	2	17	10	11	7	2						50	40.1	1.356	2.29	0.077
N. „			1		2	1	15	5	16	8	1	1				50	41.7	1.647	2.35	0.094
D. „		2		9	17	5	8	1	7		1					50	38,9	1.938	2.22	0.111

EPU — okular mikrometar jedinica (*eyepiece units*)

M — Arit. sred. vrijed. — *Mean*

σ — Standardna devijacija — *standard deviation*

Tab. Vb. Duljinska raspodjela *C. helgolandicus* ♂ u 1951. g.
 Tab. Vb. Size of *C. helgolandicus* ♂ in 1951

Datum: Date:	EPU:	34	35	36	37	38	39	40	41	42	n	Srednjak M e a n			
												EPU M	σ	mm M	σ
J. 1951.															
F. „															
M. „			3	4	18	15	5	4	1		50	37,6	1.309	2.15	0.075
A. „			3	1	3	13	15	14	1		50	38.6	1.385	2.20	0.079
M. „				1	7	21	13	6	2		50	38.4	1.069	2.19	0.061
J. „					3	20	23	12	4		62	38.9	0.984	2.22	0.056
J. „					2	5	3	3	3	2	18	39.3	1.609	2.24	0.092
A. „						5	13	17	14	6	55	40.1	1.147	2.29	0.065
S. „					2	4	19	24		1	50	39.4	0.881	2.25	0.050
O. „					11	21	24	3			59	38.3	0.841	2.19	0.048
N. „				3	11	18	12	8			52	38.7	1.129	2.18	0.064
D. „		2	9	12	15	6	6				50	36.6	1.356	2.09	0.077

Tab. VIa. Duljinska raspodjela *C. helgolandicus* ♀ u 1952. g.
 Tab. VIa. Size of *C. helgolandicus* ♀ in 1952

Datum: Date:	EPU:	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	n	Srednjak Mean			
															EPU		mm	
															M	σ	M	σ
J. 1952.																		
F. „		1	9	17	15	8	2	5	1					58	36.9	1.556	2.11	0.089
M. „																		
A. „		1	2	5	11	8	6	13	2	1				49	38.2	1.791	2.18	0.102
M. „			2	2	8	12	5	20	5	7				61	39.1	1.808	2.23	0.103
J. „					4	8	6	27	6	9	2	1		63	40.0	1.555	2.28	0.089
J. „				1	5	7	4	18	14	6	5			60	40.1	1.727	2.29	0.099
A. „				1		1	8	28	13	13	2			66	40.5	1.215	2.31	0.069
S. „																		
O. „																		
N. „						2		9	9	18	15	3	2	58	41.9	1.457	2.39	0.083
D. „			3	9	10	6	5	13	6	2	5	2		61	38.9	2.449	2.22	0.140

Tab. VIb. Duljinska raspodjela *C. helgolandicus* ♂ u 1952. g.Tab. VIb. Size of *C. helgolandicus* ♂ in 1952

Datum: Date:	EPU:	34	35	36	37	38	39	40	41	42	n	Srednjak M e a n			
												EPU	mm		
												M	σ	M	σ
J. 1952.															
F. „		2	14	23	19	3					61	36.1	0.931	2.06	0.053
M. „															
A. „		1		6	8	17	2			1	35	37.5	1.294	2.14	0.074
M. „			1	1	8	15	2	6		1	34	38.1	1.370	2.18	0.078
J. „			1	5	15	17	6	1			45	37.6	1.011	2.15	0.058
J. „				4	7	16	13	10		1	51	38.4	1.288	2.19	0.074
A. „					1	11	10	32	7		61	39.5	0.975	2.26	0.056
S. „															
O. „															
N. „					5	12	6	10	1		34	38.7	1.141	2.21	0.061
D. „			5	3	12	10	13	7	3		53	38.1	1.624	2.18	0.093

Tab. VIIa. Duljinska raspodjela *C. helgolandicus* ♀ u 1953. g.Tab. VIIa. Size of *C. helgolandicus* ♀ in 1953

Datum: Date:	EPU:	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	n	Srednjak Mean			
																		EPU		mm	
																		M	σ	M	σ
J. 1953.		1	2	18	18	15	5	4	2	1							66	35.4	1.539	2.02	0.088
F. „																					
M. „					4	5	15	1	4	2	1	1				1	34	37.6	2.243	2.15	0.128
A. „																					
M. „					1	2	1	7	5	14	8	4	1				43	39.6	1.732	2.26	0.099
J. „							1	1		7	6	25	15	3			58	41.9	1.331	2.39	0.076
J. „																					
A. „								1	2	11	13	13	9	1			50	41.3	1.286	2.36	0.073
S. „						1	1	3	10	16	11	7	6	2			57	40.5	1.679	2.31	0.096
O. „																					
N. „					1	2	1	1		5	2	1					13	38.9	2.255	2.22	0.129
D. „																					

Tab. VIIb. Duljinska raspodjela *C. helgolandicus* ♂ u 1953. g.Tab. VIIb. Size of *C. helgolandicus* ♂ in 1953

Datum: Date:	EPU:	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	n	Srednjak Mean			
															EPU		mm	
															M	σ	M	σ
J. 1953.		7	24	17	17	2								67	33.7	1.052	1.92	0.060
F. „																		
M. „																		
A. „																		
M. „					2	1	10	18	22	15	1			69	38.5	1.231	2.20	0.070
J. „								3	10	33	11	6	1	64	40.2	1.008	2.30	0.058
J. „																		
A. „							1	3	3	10	4			21	39.6	1.118	2.26	0.064
S. „							11	19	15	15				60	30.6	1.066	2.20	0.061
O. „																		
N. „			1	2	3		1			1				8	35.4	2.204	2.02	0.126
D. „																		

Tab. VIIa. Duljinska raspodjela *C. helgolandicus* ♀ u 1954. g.Tab. VIIa. Size of *C. helgolandicus* ♀ in 1954

Datum: Date:	EPU:	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	n	Srednjak Mean			
																EPU	mm		
																M	σ	M	σ
J. 1954.																			
F. „																			
M. „		1	2	7	13	12	13	8	3						59	39.0	1.592	2.23	0.091
A. „																			
M. „					2	4	12	14	17	8	1				58	41.2	1.337	2.35	0.076
J. „																			
J. „						3	8	8	12	13	6	6	1		57	42.2	11.747	2.41	0.100
A. „					1		6	10	20	10	4	2			53	42.0	1.345	2.40	0.077
S. „				1	1		8	7	18	19	6	4			64	42.4	1.579	2.41	0.090
O. „																			
N. „							8	8	18	13	3	2		1	53	42.1	1.435	2.40	0.082
D. „																			

Tab. VIIIb. Duljinska raspodjela *C. helgolandicus* ♂ u 1954. g.Tab. VIIIb. Size of *C. helgolandicus* ♂ in 1954

Datum: Date:	EPU:	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	n	Srednjak M e a n			
													EPU	mm		
													M	σ	M	σ
J. 1954.																
F. „																
M. „																
A. „																
M. „				1	6	12	12	4	2			37	39.5	1.143	2.26	0.065
J. „																
J. „		1	2	7	11	12	18	3	6	1		61	39.2	1.688	2.24	0.096
A. „				2	10	12	21	7	2	1	2	57	39.7	1.476	2.27	0.084
S. „						7	25	12	11	2		57	40.6	1.052	2.32	0.060
O. „																
N. „				3	19	17	22	5	3	1		70	39.3	1.263	2.24	0.072
L. „																

Tab. IX. Duljinska raspodjela *C. helgolandicus* ♀, ♂, u 1955. g.
 Tab. IX. Size of *C. helgolandicus* ♀, ♂, in 1955

Datum Date:	EPU	39	40	41	42	43	44	45	n	Srednjak (mean)			
										EPU	mm		
										M	σ	M	σ
II. 1955. ♀		1	6	5	10	11	12	7	52	42.7	1.627	2.44	0.093
Datum Date:	EPU	39	40	41	42	43	44	45	n	Srednjak (mean)			
										EPU	mm		
										M	σ	M	σ
II. 1955. ♂			6	20	15	12	2		55	40.7	1.045	2.32	0.060

Tab. X. Duljinska raspodjela *C. helgolandicus* ♀, ♂, u 1956. g.
 Tab. X. Size of *C. helgolandicus* ♀, ♂ in 1956

Datum Date:	EPU	41	42	43	44	45	46	47	48	n	Srednjak (mean)			
											EPU	mm		
											M	σ	M	σ
III. 1956. ♀		3	5	7	10	14	6	5	3	53	40.5	1.813	2.54	0.104
Datum Date:	EPU	38	39	40	41	42	43	44	45	n	Srednjak (mean)			
											EPU	mm		
											M	σ	M	σ
III. 1956. ♂		4	3	24	18	7	3	1		60	40.6	1.228	2.32	0.070

8. LITERATURA

- Adler, G. & P. Jespersen, 1920. Variations saisonnières chez quelques copépodes planctoniques marins. Medd. Komm. Havundersg, Kbh., Ser. Plankton, 2 (1): 1—46, Copenhagen.
- Bailey, N. T. J., 1961. Statistical Methods in Biology. The English Universities Press LTD., London.
- Bataglia, B., Mozzi, C. & Varagnolo, A. M., 1960. Prime osservazioni sul materiale planctonico raccolto durante la crociera talassografica adriatica del 1955. Rapp. et Proc. Verb., 15 (2): 309—317, Paris.
- Beklemishev, K. V., 1954. The feeding of some common plankton copepods in far eastern Seas. Zool. Journ. Inst. Ocean. Acad. Sc. USSR, 33 (6): 1210—1229, Moscow.
- Beklemishev, K. V. 1961. Superfluous feeding of marine herbivorous zooplankton. Symposium on Plankton Production, Paper No.6 I. C. E. S. Copenhagen.
- Bernard, F., 1950. Notes sur la distribution du plankton au large d'Alger. Arch. Zool. Exper. Gen., 86, Notes et Revue, (3): 103—113, Paris.
- Beyer, F., 1962. Absorption of Water in Crustaceans, and Standing Crop of Zooplankton. C. P. I. E. M. Rapp, et Proc. Verb., 153: 79—85, Copenhagen.
- Brodsky, K. A., 1959. On the Phylogenetic relation of some *Calanus* species of northern and southern hemispheres. Zool. Journ. Acad. Sc. USSR, 38 (10): 1537—1563, Moscow.
- Buljan, M., 1956. Prvi nalazi sumporovodika (H_2S) u Jadranu. Mornarički glasnik, (2): 207—214, Split.
- Buljan, M., 1957. Izvještaj o rezultatima eksperimenta gnojenja Mljetskih jezera novim postupkom. Report on the results obtained by a new method of fertilization experimented in the marine bay »Mljetska jezera«. Acta Adriatica, 6 (6): 1—44, Split.
- Buljan, M., & J. Špan, (u pripremi) Hydrochemical researches of the lakes on the Island of Mljet. Acta Adriatica, 6 (), Split.
- Cannicci, G., 1959. Considerazioni sulla possibilità di stabilire »indicatori ecologici« nel plancton del Mediterraneo. Boll. Pesca Piscicult. e Idrob., 14 (2): 164—188, Roma.
- Car, L., 1890. Ein Beitrag zur Kenntnis der Copepoden von Triest. Glasnik. Hrv. nar. društva, 5: 1—105, Zagreb.
- Car, L., 1895.—96. Copepodni plankton iz Jadranskog mora. Glasnik Hrv. nar. društva, 8:1—145, Zagreb.
- Car, L., 1901. Prilog za faunu Crustacea. Glasnik Hrv. nar. društva, 12: 1—135, Zagreb.
- Car, L. & J. Hadži, 1914. a), Izvještaj o 1. i 2. naučnom istraživanju Jadranskog mora god. 1913. Prir. istraž. Hrv. Slov., sv. 2, Zagreb.
- Car, L. & J. Hadži, 1914. b), Izvještaj o 3. i 4. naučnom istraživanju Jadranskog mora god. 1914. Prir. istraž. Hrv. Slov., sv. 5, Zagreb.

- Cassie, R. M., 1954. Some uses of probability paper in the analysis of size frequency distributions. Austral. Journ. Mar. Fresh. Res. 5 (3): 513—522, Melbourne.
- Conover, R., 1961. Metabolism and Growth in *Calanus hyperboreus* in relation to its Life Cycle. Int. Symposium on »Zooplankton production«, (31): 190—197, Copenhagen.
- Clarke, G. L. & Zinn, D. J., 1937. Seasonal production of zooplankton off Wood's Hole with special reference to *Calanus finmarchicus*. Biol. Bul. Wood's Hole. 73: 464—497.
- Claus, C., 1863. Die freilebenden Copepoden mit besonderer Berücksichtigung der Fauna Deutschlands der Nordsee und des Mittelmeeres. 230 pp. Leipzig.
- Claus, C., 1866. Die Copepoden Fauna von Nizza. Ein Beitrag zur Charakteristik der Formen und deren Abänderungen »in Sinne Darwin's« Schrift. Ges. Nat. Marburg 1. (Vidi Giesbrecht, W., 1892.).
- Coker, R. E., 1933. Influence of temperature on the size of freshwater copepods (*Cyclops*). Int. Rev. Hydrobiol., (29): 406—436.
- Cushing, D. H., 1959. a), On the Nature of Production in the Sea. Fish. Invest., ser. 2, 22 (6): 1—40, London.
- Cushing, D. H. 1959. b), The seasonal variation in oceanic production dynamics. Journ. Cons. Int. Expl. Mer., 24: 455—464, Copenhagen.
- Cushing, D. H., & T. Vučetić, 1963. Studies on a *Calanus* patch. III. The quantity of food eaten by *Calanus finmarchicus*. Journ. Mar. Biol. Ass. U. K. 43: 349—371. Cambridge.
- Cviić, V., 1953. On the ecological relations of marine bacteria and plankton. Proceeding of VI Intern. Congress of Microbiology, 7 (2) p. 367, Roma.
- Deevey, G. B., 1960. The Effect of temperature and Food on Seasonal Variations in Length of Marine Copepods in some Eastern American and Western European Waters. Bull. Bingham Ocean. Coll., 17 (2): 54—85, New Haven.
- Dygbby, P. S. B., 1954. The biology of the Marine Plankton Copepod of Scoresby Sound East Greenland. Journ. Animal Ecol., 23: 298—338, Oxford.
- Drach, P., 1936. L'eau absorbée au cours de l'exuvation, donnée fondamentale pour l'étude physiologique de la mue. Definitions et déterminations quantitatives. Compt. rend. 202: 1088—1819, Paris.
- Esterly, C. O., 1916. The feeding habits and food of pelagic copepods and question of nutrition by organic substances in solution in the water. Univ. Calif. Publ. Zool. 16: 171—184.
- Fisher, R. A., 1950. Statistical Methods for Research Workers. Oliver & Boyd, Edinburgh.
- Fox, H. M., 1952. Anal and Oral intake of water by Crustacea. Journ. Exper. Biol. 29: 835—599, Cambridge.
- Früchtl, F., 1920. Plankton copepoden aus der nordischen Adria. Sitzungsber. Acad. d. Wiss. 129: 1—463, Wien.
- Früchtl, F., 1924. a), Beitrag zur Kenntnis der quantitativen Verbreitung nordadriatischer Planktoncopepoden und ihren Epibioten. Sitzungsber. Acad. D. Wiss. 132: 1—195, Wien.
- Früchtl, F., 1924. b), Notizen über die Variabilität nordadriatischer Planktoncopepoden. Verhandlungen d. Zool. Bot. Gesell. Bd. 73.

- Fürnestin, M. L., 1960. Zooplankton du golfe de Lion et de la côte orientale de Corse. Rev. Trav. Inst. Pêches marit. 2 (2): 153—252, Paris.
- Gauld, D. T., 1951. The grazing rate of planktonic copepods. Journ. Mar. Biol. Ass. 29: 695—706. Cambridge.
- Gamulin, T., 1938. Prilog poznavanju planktonskih kopepoda Boke Kotorske. Beitrag zur Kenntnis der planktonischen copepoden von Boka Kotorska. Godišnjak Oceanografskog instituta. Sv. 1: 110—121, Split.
- Gamulin, T., 1939. Kvalitativna i kvantitativna istraživanja planktonskih kopepoda u istočnim obalnim vodama srednjeg Jadrana 1936/37. Qualitative und Quantitative Untersuchungen über die Plankton-Copepoden in östlichen Küstengewässern der mittleren Adria. Prir. istr. Jug. akad. znan. i umjet. sv. 22: 97—180, Zagreb.
- Gamulin, T., 1940. Prilog poznavanju zooplanktona srednjedalmatinskog otočnog područja. Contribution à la connaissance du zooplancton de la zone insulaire de la Dalmatie moyenne. Acta Adriatica. 3 (7): 1—38, Split.
- Gamulin, T., 1954. Mriješćenje i mrijestilišta srdele (*Sardina pilchardus* Walb) u Jadranu u 1947—50. La ponte et les aires de ponte de la sardine (*Sardina pilchardus* Walb.) dans l' Adriatique de 1947 à 1950. Izvješća eksp. »Hvar« 4 (4) C, Split.
- Giesbrecht, W., 1892. Systematic und Faunistik der pelagischen Copepoden der Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres Abschnitte. Fauna und Flora 19: 1—831 (Neapel), Berlin.
- Graeffe, E., 1900. Übersicht der Fauna des Golfes von triest. Arb. Zool. inst. Wien, Tom XIII Wien.
- Grandori, R., 1910. Sul materiale planctonico raccolto nella 2a crociera oceanografica. Boll. Com. Talass. (6), Roma.
- Grandori, R., 1913. I copepodi pelagici raccolti nell' Adriatico nelle crociere III-VII del R. C. Talass. Ital. Memorie, Com. Talass. Ital. 28: 1—46 R. C. T. Ital., Venezia.
- Grandori, R., 1914. Studi biologici sul plancton della laguna Veneta e dell Alto Adriatico. Atti Accad. Sc. Veneto-Trent. Istriana. Anno 6, Padova.
- Gran, H. H., 1902. Das Plankton des norwegischen Nordmeeres von biologischen und hydrographischen Gesichtspunkten behandelt. Rep. Norweg. Fish. Invest. 2 (5): 222, Bergen.
- Gray, P., 1958. Handbook of Basic Microtechnique. USA, New York.
- Grobbe, C., 1881. Die Entwicklungsgeschichte von *Cetochilus septentrionalis*. Goodsir. Arb. Zool. Inst. Univ., Wien 3: 243—282, Wien.
- Gross, F. & J. E. G. Raymond, 1942. The specific gravity of *Calanus finmarchicus*. Proc. Roy. Soc. Edinb. 61 (21): 288—296, Edinburgh.
- Harding, J. P., 1949. The use of probability paper for the graphical analysis of polymodal frequency distributions. Journ. Mar. Biol. Ass. U. K. 28: 141—153, Cambridge.
- Harvey, H. W., Cooper, L. H. N., Lebour, M. V., Russell, F. S., 1935. Plankton production and its control. Journ. Mar. Biol. Ass. U. K. 20: 407—442, Cambridge.
- Harvey, H. W., 1937. Note on the selective feeding by *Calanus*. Journ. Mar. Biol. Ass. U. K. 22: 97—100, Cambridge.

- Heinrich, A. K., 1962. The Life Histories of Plankton Animals and Seasonal Cycles of Plankton Communities in the Ocean. Journ. Cons. Int. Expl. Mer. 27 (1): 15—24, Copenhagen.
- Hoenigman, J., 1958. Importance d'un Copepode *Euchaeta hebes* Giesbr. dans la Composition du zooplancton adriatique. Rapp. et Proc. Verb. 14: 265—267, Paris.
- Hure, J., 1955. Distribution annuelle verticale du zooplancton sur une station de l'Adriatique méridionale. Acta Adriatica 7 (7): 1—72, Split.
- Hure, J., 1961. Dnevna migracija i sezonska vertikalna raspodjela zooplanktona dubljeg mora. Migration journalière et distribution saisonnière verticale du zooplancton dans la région profonde de l'Adriatique. Acta Adriatica. 9 (6): 1—60, Split.
- Jašnov, V. A., 1955. Morfologija, rasprostranjenje i sistematika *Calanus finmarchicus*. Zool. Žurn. 34 (6): 1210—1223, Moskva.
- Jašnov, V. A., 1961. Vodnie masi i plankton 1. Vidi *Calanus finmarchicus* 1. kak indikator opredelenih vodnih mas. Zool. Žurn. 40 (9): 1314—1334, Moskva.
- Jašnov, V. A., 1963. Vodnie masi i plankton. 2. *Calanus glacialis* i *Calanus pacificus* kak indikatori opredelenih vodenih mas morei Tihovo okeana. Zool. Žurn. 42 (7): 1005—1021, Moskva.
- Jespersen, P., 1923. On the quantity of macroplankton in the Mediterranean and Atlantic. Rep. Dan Exp. to Med. 3 (7): 1—17, Copenhagen.
- Karlovac, O., 1956. Station list of the M. V. »Hvar«. Fishery biological Cruises 1948—1949. Izvješća — Rapports 1 (3): 1—170, Split.
- Leavastu, T., 1958. Review of the methods used in plankton research and conversion tables for recording the data and recommendations for standardisation. FAO, Fish. Biol. Br FB (58) T2, mim 50 pp., Rome.
- Lebour, M. V., 1916. Stages in the life history of *Calanus finmarchicus* (Gunnerus) experimentally reared by Mr. L. R. Crawhay in the Plymouth laboratory. Journ. Mar. Biol. Ass. U. K. 11: 1—17, Cambridge.
- Lebour, M. V., 1923. The food of plankton organisms. Journ. Mar. Biol. Ass. U. K. 12: 644—677, Cambridge.
- Leder, H., 1917. Einige Beobachtung über das Winterplankton in Triester Golf (1914.). Int. Rev. Hydrobiol. 8: 1—21, Leipzig.
- Manteifel, B. P., 1960. Vertical migrations of sea zooplankton and Feeding plankton - eating fish. Rapp. Comm. Int. Explor. for Mer Plankton Committee (173), Copenhagen.
- Marshall, S. M., 1924. The food of *Calanus finmarchicus* during 1923. Journ. Mar. Biol. Ass. U. K. 13: 473—479, Cambridge.
- Marshall, S. M., 1933. On the biology of *Calanus finmarchicus*. II Seasonal variations in the size of *C. finmarchicus* in the Clyde sea area. Journ. Mar. Biol. Ass. U. K. 28: 45—122, Cambridge.
- Marshall, S. M. & A. P. Orr, 1948. Further experiments on the fertilization of a sea loch (Loch Craiglin). The effect of different plant nutrients on the phytoplankton. Journ. Mar. Biol. Ass. U. K. 27: 360—379, Cambridge.
- Marshall, S. M. & A. P. Orr, 1955. a). On the biology of *Calanus finmarchicus* VIII Food uptake, assimilation and excretion in adult and stage V *Calanus*. Journ. Mar. Biol. Ass. U. K. 34: 495—529, Cambridge.

- Marshall, S. M. & A. P. Orr, 1955. b). The biology of a marine copepod *Calanus finmarchicus* (Günnerus). Oliver & Boyd, Edinburgh.
- Marshall, S. M. & A. P. Orr, 1958. Feeding and digestion in marine copepods. »Radioisotops in Scientific Research« Vol. IV (Proc. 1 st. UNESCO Int. Conf. Paris 1957.) Pergamon Press: London, New York & Paris, 1958.
- Marshall, S. M. & A. P. Orr, 1960. On the biology of *Calanus finmarchicus* XI. Observation on vertical migration especially in female *Calanus*. Journ. Mar. Biol. Ass. U. K. 39: 135—147, Cambridge.
- Morović, D., 1958. Rast kamenica (*Ostrea edulis*, L.) u Mljetskim jezerima 1952—1955. god. — La croissance des huitres (*Ostrea edulis*, L.) dans les lacs de Mljet 1952—1955. Acta Adriatica 6 (7): 1—28, Split.
- Nicholls, A. G., 1933. On the biology of *Calanus finmarchicus* I: Reproduction and seasonal distribution in the Clyde sea area during 1932. Journ. Mar. Biol. Ass. U. K. 19: 139—164, Cambridge.
- Pesta, O., 1920. Die planktoncopepoden der Adria. Zool. Jahrb. Bd. 43: 470—660, Wien.
- Petipa, T. S., 1959. Pitanje veslonogogo račka *Acartia Clausi* Giesbr. Trudi Sebast. Biol. Stan. 11: 72—100, Sebastopol.
- Petipa, T. S., 1960. Rol nočesvetki *Noctiluca miliaris* SUR v pitanii *Calanus helgolandicus* (Claus) Dokladi Akademii nauk SSSR. 132 (4): 961—963, Moskva.
- Pickford, G. E., 1949. The distribution of the eggs of *Vampyroteuthis infernalis* CHUN. Journ. Mar. Res. Sears. Found. 8 (1): 73—83.
- Pucher — Petković, T., 1957. Etude du phytoplancton dans la région de l'île de Mljet dans la période 1951—1953. Acta Adriatica 6 (5): 1—56, Split.
- Pucher — Petković, T., 1960. Effet de la fertilisation artificielle sur la phyto- de Mljet dans la période 1951—1953. Acta Adriatica. 6 (5): 1—56, Split.
- Rees, C. B., 1949. The distribution of *Calanus finmarchicus* (Günneurs) and its two forms in the North Sea 1938—1939. Hull. Bull. of Mar. Ecol. 2 (14): 215—275, Edinburgh.
- Rose, M., 1933. Copepodes pélagiques. FAUNA de FRANCE No 26, Paris.
- Russell, F. S., 1935. A review of some aspects of zooplankton research. Rapp. et Proc. Verb. 95 (1): 3—30, Copenhagen.
- Salzen, E. A., 1956. The density of the eggs of *Calanus finmarchicus*. Journ. Mar. Biol. Ass. U. K. 35: 549—554, Cambridge.
- Sars, G. O., 1903. An account of the Crustacea of Norway. IV Copepoda Calanoida, Bergen.
- Somme, J., 1934. Animal plankton of the Norwegian coast waters and the open sea. Fiskeridir. Skr. Havundersok. 4 (9): 1—163, Bergen.
- Stanković, S., 1962. Ekologija životinja. Beograd.
- Steuer, A., 1910. Adriatische Planktoncopepoden. Sitzungsber. K. Akad. d. Wiss., Bd. 119 pp. 591, Wien.
- Steuer, A., 1912. Phaoplanktonische Copepoden aus der Südlichen Adria. Verh. Zool. Bot. Ges. 62. 1—64, Wien.
- Steuer, A., 1931. Grossen und formvariation der Planktoncopepoden. Sitzungsber. Akad. Wiss. M. nat. Abt. 1: 1—140, Wien.

- Ussing, D. H., 1938. The biology of some important plankton animals in the fjord of East Greenland. Medd. Gronland, 100: 1—108.
- Vučetić, T., 1957. a). Quelques observations sur l'écologie de la ponte de l'anchois (*Engraulis encrasicolus* L.) dans les lacs de l'île de Mljet. Deb. et doc. techn. 4 (30): 227—233, FAO, Rome.
- Vučetić, T., 1957. b). Zooplankton investigation in the sea water lakes Malo jezero and Veliko jezero on the Island of Mljet 1952—1953. Acta Adriatica. 6 (4): 1—52, Split.
- Vučetić, T., 1958. Quelques données concernant la méthode et les résultats des recherches quantitatives sur le zooplancton effectuées dans région des lacs des Mljet (Adriatique moyenne 1952—1953). Rapp. et Proc. Verb. 14 (N. s.): 255—260, Paris.
- Vučetić, T., 1961. a). Quelques données préliminaires sur la répartition verticale du zooplancton dans la baie Veliko jezero de l'île de Mljet pendant l'été. Rapp. et Proc. Verb. 16 (N. s.): 149—151, Paris.
- Vučetić, T., 1961. b). Vertikalna raspodjela zooplanktona u Velikom jezeru — otok Mljet. Vertical distribution of zooplankton in the bay Veliko jezero on the island of Mljet. Acta Adriatica. 6 (9): 1—20, Split.
- Vučetić, T., 1961. c). Some new Data on the Zooplankton Standing crop Measurement in the Adriatic. Bilješke-Notes (16): 1—8, Split.
- Vučetić, T., 1963. Sur la fluctuation de la quantité de macrozooplancton du large de l'Adriatique (expédition «Hvar» 1948—1949.) Rapp. et Proc. Verb. 17 (2): 513—521, Paris.
- Vučetić, T., 1964. Biologija kopepoda *Calanus helgolandicus* (CLAUS) iz Velikog jezera na otoku Mljetu. Dizertacija Prir. Mat. Fak. Zagreb.
- Vučetić, T., 1965. Biologie du copépode *Calanus helgolandicus* Claus de Veliko jezero dans l'île de Mljet. Extrait Bull. Scientifique, JAZU. Tom 10 (4), Zagreb.
- Vučetić, T., 1965. Contribution à la connaissance de la biologie du copepode *Calanus helgolandicus* (CLAUS) dans l'Adriatique (Distribution et densité de la population). Comm. int. Explor. sc. Mer. Médit., Rapp. et Proc. Verb. 18 (2). Paris.
- Vučetić, T., 1965. Sur la reproduction du copepode *Calanus helgolandicus* (CLAUS) à Veliko jezero. Comm. int. Explor. Mer Médit. Rapp. et Proc. Verb. 18 (2), Paris.
- Vučetić, T., 1965. Donnée sur la longueur du *Calanus helgolandicus* (CLAUS) provenant de Veliko jezero (île de Mljet) Comm. int. Explor. sc. Mer Médit. Rapp. et Proc. Verb. 18 (2), Paris.
- Vučetić, T., 1966. Quantitative ecology investigations of the zooplankton during the fertilisation experiments in the bay Veliko Jezero, Acta Adriatica, Vol. VI. N° 10, Split.
- Waterman, T., 1960. The Physiology of Crustacea. Academic Press. New York — London.
- Wickstead, J. H., 1962. Food and feeding in pelagic copepods. Proc. Zool. Soc. 139 (4): 545—555, London.
- Woodhead, P. M. J. & J. D. Riley, 1957. The separation of potential males and females in stage V copepodites of *Calanus helgolandicus*. Journ. Cons. Int. Expl. Mer 23: 47—50, Copenhagen.
- Woodhead, P. M. J. & J. D. Riley, 1959. Separation of the sexes of *Calanus finmarchicus* (Gunnerus) in the fifth copepodite stage, with comments on the sex ratio and the duration in this stage. Journ. Cons. Int. Expl. Mer. 24: 465—471, Copenhagen.

ON THE BIOLOGY OF *CALANUS HELGOLANDICUS* (Claus)
FROM THE VELIKO JEZERO (I MLJET)

Tamara Vučetić
Institute of Oceanography and Fisheries, Split

8. SUMMARY

This paper deals with the results of the investigations on the biology of the copepod *Calanus helgolandicus* Claus obtained from the material collected during the complex oceanographic studies and fertilisation experiment in the region of i. Mljet (Veliko jezero) from 1951 to 1955. This material has been completed with the data collected in the open Adriatic during the expedition »Hvar« (1948—1949) and with other investigations in the north and middle Adriatic (Dugi otok, Kaštelanski zaljev and Stončica) from 1957 to 1963.

Systematic and distribution. Revision of the morphological characteristics of the *Calanus* has shown that it is *C. helgolandicus* which is found in the Bay of Mljet and in the Adriatic in general. This species comes out from the Mediterranean and is spread as far as the English Channel and is the integral part of the 'Lusitanian' fauna. In the Black Sea it appears as *C. helgolandicus* var. *ponticus* (Yashnov, 1955, 1961, 1963).

According to the earlier data as well as to those obtained during these investigations, *C. helgolandicus* is widely spread in the Adriatic. Great seasonal and annual variations of the population density in different regions have also been found. In the surface layers (from surface to the depth of 53 m) of the open Adriatic maximal quantities appear at the end of winter and the beginning of spring, when it makes up to 50% (Fig. 4,7) of the total zooplankton (number) (Vučetić, in preparation).

Population dynamic — density. On the basis of the total material it has been established that there is no immigration of the copepod *C. helgolandicus* population into the Veliko jezero from other localities (Fig. 5,6.) This has enabled us to make with greater accuracy many conclusions in connection with the population dynamics of this copepod. In the period from March 1951 to November 1954 the population density was between 42.3 and 97.1 individuals

(♀, ♂, Vst) per m^3 . These values outstand considerably from all the others obtained in the up to the present investigated Adriatic areas. In the littoral area, in the Bay of Kaštela, the values were from 2.2 to 12.0 (♀, ♂, Vst) per m^3 in the period from 1957 to 1962. In the area of the open sea at the station Stončica, i. Vis, (1961—1962), the number of *C. helgolandicus* was between 1.5 and 2.0 per m^3 . In the north Adriatic, in the area of Dugi otok, in 1960 there was an average of 11 specimens per m^3 (Fig. 25).

In the Veliko jezero the increase of the total zooplankton (dry weight) shows some parallelism with the density increase of the copepod *C. helgolandicus* population (Fig. 8).

The increase of the *Calanus* population was accompanied by the increase of the bacterial population in 1952, while in 1951 there was an alternation (Fig. 9).

No relation could be determined between the changes in the density of the population *C. helgolandicus* and the phytoplankton (number) density variation (Fig. 10).

The increase of *Calanus* population density in relation to the temperature increase shows weak correlation in the negative direction. A certain relation in the positive direction was found in 1952. It was tried to explain this high density of the population during the high temperatures by the horizontal shifting of the organisms in the direction of the greatest depth of the Veliko jezero, where, at that time, relatively low sea temperatures were registered.

In 1954 again a more pronounced population density increase appeared, but not so the temperature increase. The density increase of the *C. helgolandicus* in 1954 might possibly be explained as the reaction of the population to the favourable conditions of growth because of better feeding conditions as a result of fertilization. The difference in *C. helgolandicus* population density between 1951 and 1954 was cca 88% (page 15).

Reproduction: In order to determine to a certain degree the amount of the produced organic matter by the copepod *C. helgolandicus* in the period of one year, it was necessary to establish the annual quantities of eggs production and the number of generations. Following the appearance of individual copepodite stages and nauplii in the sea it has been concluded that the *C. helgolandicus* in the Veliko jezero on the i Mljet is reproducing all the year round. The only break, i. e. lack of younger stages, in the sea partly appears in the period from June to August; this »diapause« has been named »estivation« (Fig. 12).

On the other hand, by staining the females and determining their rate of ripeness it has been found that ripe females are present all the year round. Although the rate of ripeness or high fertility does not reach the height of that of the females of *C. finmarchicus* from the North Sea it is nevertheless intensive because of its longer period of reproduction. Namely, the females of the copepod *C. finmarchicus* in the North Sea, i. e. their V stage of the autumn generation, has not time to ripen until winter. Only in spring, when the phytoplankton starts blooming, they mature and from the V stage ripe females develop. In our case in May the V stage is represented in large quantities, and later, in June, July and August, there is an accumulation of ripe females (Fig. 13, 14).

Looking for the causes which might have brought about an interruption of reproduction from June to August, a striking correlation was noticed between this phenomenon and the variation of the sea water density. At the time when the young copepodit stages of *C. helgolandicus* can no more be detected, the sea-water density in the surface layers (from 0 to 20 m) drops to the annual minimal values (Fig. 16). The earlier data (Vučetić, 1961) show that the females at this time of the year do not approach the surface layers. Knowing both this and the fact that for the development of the nauplii from eggs (with *Calanus* sp), besides a certain sea water density, also a certain thickness of the vertical layer through which the eggs sink is necessary (Marshall & Orr, 1955), it has been concluded that the interruption of reproduction in the Veliko jezero was brought about because the eggs had been destroyed. Namely, in normal conditions the females rise at night to the surface levels where they feed more intensely while laying eggs. The eggs are developed while sinking to the bottom through the layers about 40 m thick. At the time of the thermocline, which appears in June, July and August, the females rise at night to the higher levels only to the depth of 20 m from the surface. If there they feed intensely and lay eggs, the nauplii has no chance to develop (nauplii hatch), because the eggs sink too quickly to the sea bottom. This results in an abrupt interruption of their development and they perish.

Studying the ratio of sexes it has been recorded that the females are always more numerous. Besides, the males mature much quicker so that their maximal quantities always appear somewhat earlier than those of the females, which probably explains why the females of the *C. helgolandicus* also live longer than the males, as Marshall and Orr (1955) had already established for *C. finmarchicus* (Fig. 13).

The obtained data allow to suppose that, from the ecologic point of view, *C. helgolandicus* in the Veliko jezero can develop 5 generations annually in the following order: I from December to February; II from February to April; III from April to June; IV from August to October and V from October to December. These periods are supposed to change as a result of the influence of the predominant ecological factors in each year (Fig. 26).

Size distribution — From the size (cephalothorax length) frequency distribution of the adults it has been stated that in length the females differ considerably from the males. The males are considerably shorter, their length being from 1.92 mm to 2.32 mm. The length of the females varies from 2.02 to 2.54 mm (Fig. 18).

Seasonal differences of the female and male have also been found. In cold periods the organisms are always of smaller dimensions, while in the warm season they are much larger. There are certain differences between individual years, so that a considerable increase in length was noticed in 1954 (Table VI).

Studying the growth mechanism by means of moulting it became necessary to examine their growth in relation to some biotic and abiotic factors. (Fig. 19-22). It was established that the changes in the density of the total zooplankton had influenced the changes in the length of individual members of *C. helgolandicus* population. Also the changes in the *Calanus* population density resulted in the changes in the length of individual members. At the

time of a higher density of the total zooplankton, as well as of the *Calanus* population itself, there was also registered an increase in the length of the individuals of this copepod. The conclusion has been come to that the above results might have been the reflection of a slower maturation of adults (which causes the prolonged growth) as a consequence of shortage of food which was distributed among a greater number of individuals.

While analyzing graphically the total size data (for all the investigated years) in relation to the food changes (phytoplankton density), an inconsiderable increase in the growth of organisms in relation to food increase was obtained. But from regression curves for individual years statistically significant relation in the positive direction only for females was established in 1952. For males also, nearly in all the years, it was in the positive direction, only in 1953 it was in the negative direction and statistically significant. (Table XIII, XIV).

Examining the relation between growth and temperature, already graphically the positive correlation between the length increase of *C. helgolandicus* and the sea-water temperature increase was obtained. A statistically significant relation was established in 1952. (Table XII, XV).

Salinity changes were not important but they also showed the correlation in the changes in length of the adults, i. e. with the salinity increase the organisms show some length increase. The relation between the sea-water density and the changes in length of males and females is very striking in the negative direction. Namely, larger organisms were obtained at the time of the lowest sea-water density (Fig. 22). But, considering all together, growth is the result of interaction of all these factors.

In these examinations temperature played a decisive role at determining the sea-water density, beside the salinity which was of lesser importance. Most of the correlations between temperature and the length increase of the copepods, stated up to now, might be the result of the influence of temperature on the sea water density, which influence the osmotic regulation of the organism. This brings about either the increase or decrease of the body volume, because of the different capacity of water absorption, while moulting.

The growth increase in the adults of the copepod *C. helgolandicus* in 1954 (Fig. 17, 18; Table XVI) could not be ascribed to the temperature increase as it was considerably lower that year than in 1952. The influence of the sea-water density was also excluded because that year it was considerably higher than in other years. Therefore, it has been suggested that the increase in the length of organisms was in some way the result of fertilization, i. e. fertilization through the phytoplankton increase had effected the length of the individual members of this population in the following way: first — natality could have been increased through the greater number of eggs, and its result was a density increase of *Calanus* population. This brought about the decrease of phytoplankton density which resulted later on in the slower maturation of the females from the later spawns, causing their prolonged growth. Second — the phytoplankton growth after fertilization could have had a positive effect on the growth of the copepodite stages, which Cushing & Vučetić (1963) had already established with *C. finmarchicus*. This could have effected later on the increase in the length of adults.

Vertical migrations and feeding — High population density of *Calanus* in the Bay of Mljet enabled us to obtain more data on the vertical migration than this could have been done according to the data from the open Adriatic (Hure, 1955, 1961).

It is important that in the time of homothermia and less intense insolation in winter the adults of *C. helgolandicus* appear near the surface by day (Vučetić, 1961). During intense insolation and warming up of the surface layers they disappear from the surface even at night. In summer, at the time when a strong thermocline appears they rise towards the surface at night, but they do not cross the thermocline but stop at the levels with the temperature of 15 - 18°C (Fig. 23, 24).

It was found that light conditions and temperature limits the vertical migration. But feeding is more intensive in the surface layers where phytoplankton production takes place. More intensive feeding at night is emphasized especially at the time when only at night *Calanus* is found in the surface layers. It has been supposed that feeding depends on the degree of the active migration besides its dependency on the rate of phytoplankton density. Superfluous feeding was found only when the phytoplankton density was very high (November 1952).

In the food of *C. helgolandicus* from the Veliko jezero the remains of diatoms *Centricae* and *Penatae* were found, especially some tihopelagic forms. Several times it was noticed that the faecal pellets consisted of some green amorphous mass of undeterminable origin. Numerous faecal pellets were noticed in April, May and June 1951, and especially so in November 1952, when surely superfluous feeding took place.

In summer a great number of phytoplankton was found in the surface layers just at the time when the *Calanus* did not appear in these layers. In winter it was vice versa, a greater number of phytoplankton was found in the bottom layer, while the *Calanus* (generally with a smaller density) was detained in all the layers.

It is supposed that the decrease in laying eggs by *C. helgolandicus* in the Veliko jezero could have come about in summer because of less intensive feeding. In summer some phytoplankton tihopelagic species of smaller dimensions were present. They are known to be of lesser use as food to the *Calanus*, or that it cannot consume them at all.

S A D R Ź A J:
C O N T E N T S:

1. UVOD	3
INTRODUCTION	
1.1. MATERIJAL I METODE	5
MATERIAL AND METHODS	
2. SISTEMATIKA I GEOGRAFSKO RASPROSTRANJENJE	7
SYSTEMATIC AND DISTRIBUTION	
2.1. HISTORIJAT VRSTE	7
HISTORY OF THE SPECIES	
2.2. RASPROSTRANJENJE	7
DISTRIBUTION	
2.3. DIJAGNOZA VRSTE	9
DIAGNOSIS OF THE SPECIES	
2.4. DOSADAŠNJA ISPITIVANJA U JADRANU	12
INVESTIGATIONS IN THE ADRIATIC	
3. EKOLOŠKA ISPITIVANJA	15
ECOLOGICAL STUDY	
3.1. GUSTOĆA POPULACIJE	15
POPULATION DENSITY	
3.11. Variranje gustoće u odnosu na biotske faktore	20
Density variation in relation to biotic factors	
3.12. Variranje gustoće u odnosu na promjene temperature	23
Density variations in relation to temperature changes	
3.13. Zaključak	23
Conclusion	
3.2. RAZMNOŽAVANJE I BROJ GENERACIJA	25
REPRODUCTION AND NUMBER OF GENERATIONS	

3.21.	Nastupanje juvenilnih stadija	25
	<i>Appearance of juvenile stages</i>	
3.22.	Odnos spolova i trajanje individualnog života	27
	<i>Sex ratio and life cycle</i>	
3.23.	Stupanj zrelosti ženki	29
	<i>Stage of ripeness in females</i>	
3.24.	Zaključak	34
	<i>Conclusion</i>	
3.3.	VELIČINA ORGANIZMA I RAST	35
	<i>SIZE AND GROWTH</i>	
3.31.	Presvlačenje i linearni rast	35
	<i>Moulting and linear growth</i>	
3.32.	Raspodjela dužinskih frekvencija	37
	<i>Size frequency distribution</i>	
3.33.	Variranje duljine u odnosu na ekološke faktore	42
	<i>Length variations in relation to ecological factors</i>	
3.34.	Utjecaj fertilizacije na veličinu organizama	49
	<i>Fertilization influence on the body size</i>	
3.35.	Zaključak	51
	<i>Conclusion</i>	
4.	PONAŠANJE	53
	<i>BEHAVIOUR</i>	
4.1.	VERTIKALNE MIGRACIJE	53
	<i>VERTICAL MIGRATION</i>	
4.2.	ISHRANA	55
	<i>FEEDING</i>	
4.3.	ZAKLJUČAK	85
	<i>CONCLUSION</i>	
5.	OPĆA DISKUSIJA	59
	<i>GENERAL DISCUSSION</i>	
6.	ZAKLJUČCI	65
	<i>CONCLUSIONS</i>	
7.	BROJČANI PODACI	67
	<i>APPENDIX</i>	
8.	LITERATURA	81
	<i>REFERENCES</i>	
9.	SUMMARY	87