

## ЭКОЛОГИЯ. БИОЦЕНОЛОГИЯ. БИОГЕОГРАФИЯ

УДК (574.583+591.524.12) (268.45)

DOI: 10.30758/0555-2648-2018-64-3-294-310

### ШИРОТНЫЕ ВАРИАЦИИ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ И ПРОДУКТИВНОСТИ ЗООПЛАНКТОНА В БАРЕНЦЕВОМ МОРЕ (ЛЕТО 2013 г.)

*В.Г. ДВОРЕЦКИЙ\*, А.Г. ДВОРЕЦКИЙ*

*ФГБУН «Мурманский морской биологический институт Кольского научного центра РАН»,  
Мурманск, Россия*

*\*vdvoretский@mmbi.info*

### LATITUDINAL VARIATIONS OF ZOOPLANKTON COMMUNITY STRUCTURE AND PRODUCTIVITY IN THE BARENTS SEA (SUMMER 2013)

*V.G. DVORETSKY\*, A.G. DVORETSKY*

*Murmansk Marine Biological Institute Kola Science Centre of Russian Academy of Sciences,  
Murmansk, Russia*

*\*vdvoretский@mmbi.info*

*Received May, 07, 2018*

*Accepted August, 16, 2018*

*Keywords:* Barents sea, biomass, stock, zooplankton.

#### **Summary**

The Barents Sea is regarded as one of the world's most unique regions with its high summer productivity. However, there were a few studies dealing with estimation of daily secondary production in the Barents Sea. The aim of the present study was to conduct an investigation of the pelagic mesozooplankton assemblage in the Barents Sea, to calculate daily production levels of mesozooplankton and to analyze the relationship between the community structure and environmental drivers.

Structure of zooplankton communities was investigated within the main water masses of the Barents Sea in the summer 2013 (June–July). *Calanus finmarchicus* presented as copepodites IV–V dominated in terms of the total zooplankton abundance and biomass in Murmansk Coastal Water and Atlantic Water. Spring phase of zooplankton succession cycle was found in Arctic Water where Copepoda nauplii were the most abundant and *Calanus glacialis* dominated by zooplankton biomass. Zooplankton of the Barents Sea Water had features of spring and summer phases of zooplankton succession cycle. Spatial variations in the zooplankton distribution were associated with hydrological conditions and phytoplankton density. Maximum of the mean zooplankton biomass was registered in Atlantic Water (30,7 mg dry mass/m<sup>3</sup>) while the minimum was found in Barents Sea Water (5,4 mg dry mass/m<sup>3</sup>).

---

Citation: Dvoretский V.G., Dvoretский A.G. Latitudinal variations of zooplankton community structure and productivity in the Barents sea (summer 2013). Problemy Arktiki i Antarktiki. Arctic and Antarctic Research. 2018, 64 (3): 294–310. [In Russian]. doi: 10.30758/0555-2648-2018-64-3-294-310

---

Calculated daily production of zooplankton ranged from 0,01 to 1,57 mg dry mass/m<sup>3</sup> per day. Total zooplankton stock for the study area of 281 000 km<sup>2</sup> was estimated to be > 740 000 t of dry mass. The obtained values of zooplankton biomass and stock were considerably lower than in previous years, which are probably connected with higher predator pressure — grazing of zooplankton by capelin and other predators as well as with possible climatic influence.

Поступила 7 мая 2018 г.

Принята к печати 16 августа 2018 г.

*Ключевые слова:* Баренцево море, биомасса, запас, зоопланктон.

Исследована структура зоопланктона в пределах основных водных масс Баренцева моря. В мурманской прибрежной и атлантической водной массах по численности и биомассе зоопланктона доминировал *Calanus finmarchicus*. В арктической водной массе преобладали науплии копепод, основу биомассы составлял *Calanus glacialis*. Пространственные вариации распределения зоопланктона были связаны с гидрологическими факторами и концентрацией фитопланктона. Наибольшая средняя биомасса отмечена в атлантических водах, наименьшая — в баренцевоморских. Общий запас зоопланктона для исследованной акватории площадью 281 тыс. км<sup>2</sup> составил более 740 тыс. т сухой массы. Биомасса, продукция и запас зоопланктона были существенно ниже, чем в предшествующие годы, что, скорее всего, связано с более высоким прессом мойвы и других хищников, также возможным влиянием климатических факторов.

## ВВЕДЕНИЕ

Зоопланктон – важный компонент трофических цепей пелагиали арктических морей [1, 2], его роль состоит в передаче аккумулированной первичными продуцентами энергии на последующие трофические уровни [3]. В Баренцевом море зоопланктон составляет основу кормовой базы личинок, молоди, а также пелагических и донных рыб [4–6]. Изучение состава и количественного распределения планктона позволяет оценить степень обеспеченности рыб пищей и прогнозировать возможный вылов.

Состав, численность и биомасса зоопланктона подвержены существенным сезонным и межгодовым вариациям, которые обусловлены климатическими флуктуациями, особенностями гидрологического режима и интенсивностью промысла [7–10]. В пространственном масштабе также зарегистрирована сильная изменчивость зоопланктонных сообществ, связанная с пространственной гетерогенностью факторов внешней среды, среди которых важнейшую роль играют концентрация кормовых объектов (фитопланктон), температура, соленость и пресс хищников [1–3, 11].

Зоопланктон арктических морей изучается на протяжении длительного периода времени, и к настоящему времени накоплен значительный материал о составе, структуре сообществ и биологии массовых видов, краткий обзор исследований приведен в работе [1]. Начиная с конца 1990-х гг. в Баренцевом море отмечены процессы потепления, которые регистрируются вплоть до настоящего времени [12]. На протяжении этого периода отмечали флуктуации температуры воды, солености, количества планктона, а также запаса промысловых видов рыб [13].

Для выявления реакции зоопланктона на пространственно-временные изменения внешних факторов необходимо проведение мониторинговых исследований, охватывающих периоды с разными климатическими и кормовыми условиями. В последние годы летне-осенние съемки планктона регулярно проводятся на акватории Баренцева моря, например, учеными ПИНРО и Института морских исследований (Норвегия) [14–17].

Однако стоит отметить, что оценок потенциальной продукции зоопланктона в Баренцевом море немного, в основном в работах приводятся сведения по численности и биомассе зоопланктона. Получение расчетных величин продукции зоопланктона для вод различного происхождения в широтном градиенте не только позволяет более адекватно оценить их реальную продуктивность, но и дает возможность прогнозировать запас кормовых объектов для конечных потребителей, включая промысловые виды рыб.

Цель нашей работы состояла в изучении особенностей широтных колебаний продукционных характеристик и пространственного распределения зоопланктона в Баренцевом море в летний период 2013 г., а также в оценке влияния факторов среды на количественные показатели основных групп зоопланктона. В результате нашего исследования были получены расчетные показатели суточной продукции зоопланктона для обширной акватории, на которой представлены различные типы водных масс, что дает возможность сопоставления их продукционного потенциала в летний сезон.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Пробы планктона были отобраны в ходе рейса НИС «Дальние Зеленцы» в Баренцевом море с 1 июня по 23 июля 2013 г. Исследованиями была охвачена обширная акватория, включающая южные, центральные и северные районы (рис. 1). Для регистрации вертикальных профилей температуры воды и солености использовали гидрологический зонд SEACAT SBE 19plus фирмы SEA-BIRD ELECTRONICS (США).

Отбор и последующая обработка проб фитопланктона проводились в соответствии со стандартными методами. Пробы воды отбирались батометром по трем горизонтам, выбранным в зависимости от плотностной структуры водного столба.

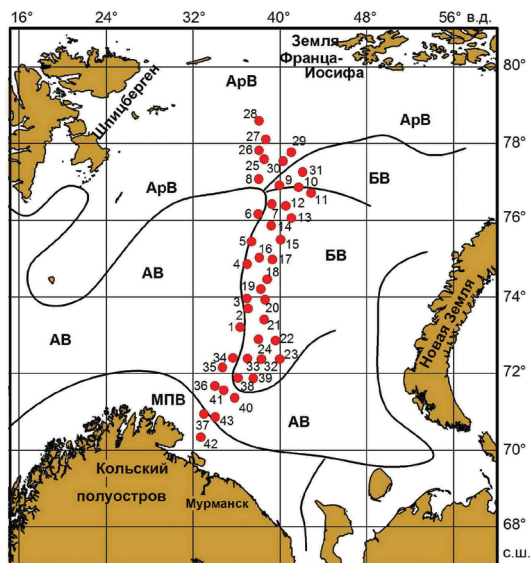


Рис. 1. Расположение станций отбора проб зоопланктона в Баренцевом море летом 2013 г. Водные массы: МПВ — мурманская прибрежная, АВ — атлантическая, БВ — баренцевоморская, АрВ — арктическая

Fig. 1. Location of zooplankton sampling stations in the Barents Sea in summer 2013. Water masses: МПВ — Murmansk Coastal Water, АВ — Atlantic Water, БВ — Barents Sea Water, АрВ — Arctic Water

Пробы фиксированного объема концентрировались методом обратной фильтрации и фиксировались формалином. Расчет численности проводился по стандартной методике. Биомасса вычислялась по таблицам средних клеточных весов. Детальное описание перечисленных методик приведено в работе П.Р. Макаревича [18].

Для отбора зоопланктона применяли сеть Джели (площадь входного отверстия 0,1 м<sup>2</sup>, размер ячее фильтрующего полотна 170 мкм). Отбор проб проводили в слое от дна до поверхности. Всего отобрано 43 пробы.

Обработку проб осуществляли на берегу в лабораторных условиях по стандартным методикам при помощи стереоскопического микроскопа МБС-10 [19]. Сырую биомассу отдельных видов и суммарную биомассу рассчитывали при помощи номограмм, а также используя таблицы весов морских гидробионтов и размерно-весовые зависимости [20–23]. Сырую биомассу переводили в сухую с учетом переводных коэффициентов. Подробное описание методик обработки материала, а также расчет потенциальной суточной продукции зоопланктона приведены в наших более ранних работах [24, 25].

Суточные величины продукции (мг сухой массы/м<sup>3</sup> в сутки) ювенильных стадий копепод рассчитывали по уравнению:

$$P = B \cdot g, \quad (1)$$

где  $B$  — углеродная биомасса (мг/м<sup>3</sup>);  $g$  — скорость роста (сут<sup>-1</sup>). Для веслоногих рачков этот показатель вычисляли по уравнению [26]:

$$\lg(g) = -1,259 + 0,0345 \cdot T - 0,128 \cdot \lg(w_{ic}), \quad (2)$$

где  $T$  — средняя температура воды в слое облова;  $w_{ic}$  — средняя углеродная масса (мкг экз<sup>-1</sup>). Для взрослых стадий  $g$  соответствует удельной генеративной продукции (SEP). Эти данные для массовых копепод (*Calanus*, *Pseudocalanus*, *Oithona*, *Metridia*, *Temora*, *Centropages*) были взяты из литературных источников [27–29]. Поскольку скорость обмена сильно зависит от температуры воды, величина SEP была умножена на коэффициент  $Q_{10}$ , который для копепод равен:

$$Q_{10} = a^{0,1(T_2 - T_1)}, \quad (3)$$

где  $T_2$  — средняя температура воды в слое облова;  $T_1$  — температура, при которой было определено значение удельной генеративной продукции;  $a$  — коэффициент, который равен 1,59 или 1,43 для видов, откладывающих яйца в воду или формирующих яйцевые мешки соответственно [30]. Указанные поправки пригодны для широкого диапазона температур (от -2,3 до +29,4 °C), поэтому они могут применяться и для арктических копепод. Продукцию прочих ракообразных вычисляли по формуле [31]:

$$P = \left( 0,0746 \cdot W^{0,8} \cdot 0,8 - \frac{0,125 \cdot W^{0,759} \cdot 4,86 \cdot 24}{500} \right) \cdot N \cdot 2,25^{0,1(T-20)} \cdot 1000, \quad (4)$$

где  $0,0746 \cdot W^{0,8}$  — суточный рацион в г сырой массы;  $W$  — индивидуальная сырая масса организма (г);  $(0,125 \cdot W^{0,759} \cdot 4,86 \cdot 24)/500$  — величина обмена; 4,86 — оксикалорийный коэффициент;  $T$  — средняя температура воды в слое облова;  $N$  — численность (экз./м<sup>3</sup>). Полученную величину переводили в единицы сухой массы [32]. Продукцию аппендикулярных, щетинкочелюстных, птеропод, медуз, гребневиков и личинок донных животных рассчитывали по уравнению (1) с учетом коэффициента  $Q$ , который принимали равным  $2,25^{0,1(T_2 - T_1)}$  [33]. Информация по значениям  $g$  была получена из опубликованных ранее источников [26, 34–36].

Распределение зоопланктона рассматривали в связи с локализацией водных масс исследуемого района. В качестве основных водных масс выделялись мурманская прибрежная (температура 1–9 °С, соленость 33,8–34,7 ‰), атлантическая (температура > 3 °С, соленость > 35,0 ‰), баренцевоморская (температура –1,5...+9 °С, соленость 34,5–35,0 ‰) и арктическая (температура < 0 °С, соленость 32,0–34,8 ‰) [37].

Для расчета показателей биологического разнообразия зоопланктонных сообществ использовали индексы Шеннона и выравненность Пиелу. Наличие связи между внешними факторами (широта, долгота, температура воды, соленость, численность и биомасса фитопланктона) и количественными показателями зоопланктона (численность и биомасса) выявляли при помощи процедуры *Bio-Env* в программе *Primer 5.0* (разработчик *PRIMER-E Ltd., Plymouth, United Kingdom*). Суть этого анализа состоит в поиске факторов, которые наилучшим образом объясняют вариацию количества зоопланктона. Сравнение сообществ зоопланктона разных водных масс проводили при помощи однофакторного анализа рангов; статистически значимым считали уровень при  $p < 0,05$ . Расчет запаса зоопланктона проведен при помощи ГИС КартМастер (разработчик ВНИРО) по методу автоматического кригинга. Указанная программа может быть применена для расчетов запаса промысловых донных организмов, рыб, а также планктона. Сущность методики состоит в поиске функции, которая наилучшим образом описывает распределение исследуемого параметра по измеренным точкам. В случае планктонных съемок — это значения биомассы под единицей площади. В программе задаются интервалы параметра, далее происходит расчет запаса для каждого интервала, после чего идет суммирование запаса по всем просчитанным интервалам. Средние величины представлены с ошибкой среднего.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Характеристика гидрологических условий и распределения фитопланктона.** Во время периода работ лед на исследованной акватории отсутствовал. На станциях отмечена термическая стратификация, пикноклин залегал на глубине 20–30 м в пределах атлантической и мурманской прибрежной водных масс и на глубине 40–60 м в пределах баренцевоморской и арктической водных масс. Поверхностная температура варьировала от –0,3 до 11,6 °С, понижаясь с юга на север (табл. 1). Придонная температура колебалась от –1,6 °С до 4,3 °С. Наибольшие значения солености (> 35,0 ‰) регистрировали в центральной части исследованной акватории в слое глубже 60 м. Наименьшие значения солености отмечены в поверхностном 20-метровом слое на юге и на севере. Максимальная концентрация фитопланктона отмечена на северных станциях арктической и баренцевоморской водных масс, минимальная численность и биомасса зарегистрированы в мурманских прибрежных водах (табл. 1).

**Зоопланктон мурманской прибрежной водной массы.** Всего обнаружено 36 таксономических групп, из них 25 были определены до видового уровня. Общая численность зоопланктона варьировала от 143 до 875 экз./м<sup>3</sup> (рис. 2), в среднем составляя 446±220 экз./м<sup>3</sup> (табл. 2). По численности доминировали копеподы (табл. 2), на долю которых приходилось 99,2–99,7 %. Массовыми видами были *Calanus finmarchicus* (48 %), *Oithona similis* (19 %) и *Microcalanus* spp. (10 %). Суммарная биомасса колебалась от 15,8 до 31,1 мг сухой массы/м<sup>3</sup> (рис. 3) при средней величине 25,0±4,7 мг сухой массы/м<sup>3</sup>. По биомассе лидирующее положение занимали веслоногие ракообразные

**Средние значения гидрологических показателей и концентрации фитопланктона в Баренцевом море летом 2013 г.**

| Показатель         | МПВ              | АВ               | БВ                | АрВ              |
|--------------------|------------------|------------------|-------------------|------------------|
| $T_{\text{ср.}}$   | $4,9 \pm 0,2$    | $4,4 \pm 0,4$    | $0,8 \pm 0,2$     | $-0,4 \pm 0,1$   |
| $S_{\text{ср.}}$   | $34,56 \pm 0,08$ | $34,87 \pm 0,05$ | $34,94 \pm 0,02$  | $34,6 \pm 0,01$  |
| $T_{\text{пов.}}$  | $10,7 \pm 0,2$   | $10,0 \pm 0,5$   | $3,3 \pm 0,5$     | $1,0 \pm 0,1$    |
| $S_{\text{пов.}}$  | $34,38 \pm 0,31$ | $34,68 \pm 0,26$ | $35,31 \pm 0,12$  | $35,40 \pm 0,20$ |
| $T_{\text{дно}}$   | $4,3 \pm 0,2$    | $2,5 \pm 0,7$    | $0,1 \pm 0,1$     | $0,4 \pm 0,2$    |
| $S_{\text{дно}}$   | $34,80 \pm 0,04$ | $34,99 \pm 0,01$ | $34,97 \pm 0,01$  | $34,9 \pm 0,01$  |
| $N_{\text{пов.}}$  | $4,6 \pm 2,0$    | $54,7 \pm 17,5$  | $83,4 \pm 36,4$   | $75,3 \pm 24,5$  |
| $N_{\text{пикн.}}$ | $3,3 \pm 2,7$    | $16,0 \pm 5,1$   | $98,7 \pm 34,6$   | $46,8 \pm 13,9$  |
| $N_{\text{дно}}$   | $0,2 \pm 0,1$    | $0,6 \pm 0,1$    | $201,4 \pm 72,0$  | $34,7 \pm 8,3$   |
| $N_{\text{ср.}}$   | $2,7 \pm 1,2$    | $23,8 \pm 6,3$   | $127,8 \pm 37,4$  | $52,2 \pm 10,8$  |
| $B_{\text{пов.}}$  | $19,6 \pm 3,2$   | $178,2 \pm 50,9$ | $221,0 \pm 31,0$  | $83,4 \pm 16,1$  |
| $B_{\text{пикн.}}$ | $20,0 \pm 6,6$   | $176,8 \pm 97,6$ | $225,5 \pm 49,2$  | $141,3 \pm 36,3$ |
| $B_{\text{дно}}$   | $15,1 \pm 15,0$  | $2,6 \pm 0,8$    | $195,4 \pm 116,7$ | $232,7 \pm 81,3$ |
| $B_{\text{ср.}}$   | $18,2 \pm 3,8$   | $119,2 \pm 36,4$ | $214,0 \pm 54,5$  | $152,4 \pm 23,2$ |

Примечание.  $T$  — температура ( $^{\circ}\text{C}$ ),  $S$  — соленость ( $\%$ ),  $N$  — численность фитопланктона (тыс. кл./л),  $B$  — биомасса (сырая) фитопланктона (мкг/л). Величины показателей: ср. — средняя, пов. — поверхностный слой, дно — придонный горизонт, пикн. — слой скачка плотности. Водные массы: МПВ — мурманская прибрежная, АВ — атлантическая, БВ — баренцевоморская, АрВ — арктическая.

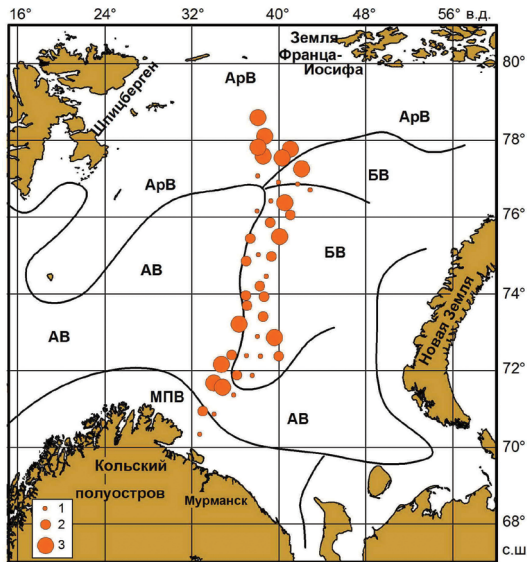


Рис. 2. Распределение численности зоопланктона (экз./ $\text{м}^3$ ) в Баренцевом море летом 2013 г.  
 1 —  $< 400$ , 2 —  $400\text{--}900$ , 3 —  $> 900$

Fig. 2. Distribution of zooplankton abundance (individuals/ $\text{m}^3$ ) in the Barents Sea in summer 2013.  
 1 —  $< 400$ , 2 —  $400\text{--}900$ , 3 —  $> 900$

Средние значения численности (экз./м<sup>3</sup>), биомассы (мг сухой массы/м<sup>3</sup>) и суточной продукции (мг сухой массы/м<sup>3</sup> в сутки) зоопланктона в Баренцевом море летом 2013 г.

| Группа             | Водная масса |         |         |         | Достоверные отличия<br><i>p</i> < 0,05 |
|--------------------|--------------|---------|---------|---------|--|
|                    | МПВ          | АВ      | БВ      | АрВ     |  |
| Численность        |              |         |         |         |  |
| Копеподы           | 346          | 762     | 425     | 1062    | МПВ–АрВ, АВ–БВ, БВ–АрВ                 |
| Птероподы          | 0,17         | 0,04    | 0,06    | 0,56    | АВ–АрВ, БВ–АрВ                         |
| Эвфаузииды         | 1            | 2       | 17      | 10      |  |
| Гиперииды          | –            | 0,01    | 0,01    | 0,18    | АВ–АрВ, БВ–АрВ                         |
| Аппендикулярии     | 1            | 1       | 74      | 65      | АВ–БВ, АВ–АрВ                          |
| Щетинкочелюстные   | 0,4          | 4,1     | 1,0     | 0,3     | АВ–АрВ                                 |
| Прочие             | 99           | 82      | 26      | 9       | АВ–АрВ                                 |
| Сумма              | 446          | 851     | 544     | 1147    |  |
| Биомасса           |              |         |         |         |  |
| Копеподы           | 24,08        | 29,43   | 4,56    | 14,99   | МПВ–БВ, АВ–БВ, БВ–АрВ                  |
| Птероподы          | 0,040        | 0,002   | 0,019   | 0,045   | АВ–АрВ, БВ–АрВ                         |
| Эвфаузииды         | 0,566        | 0,334   | 0,151   | 0,079   |  |
| Гиперииды          | –            | 0,003   | 0,001   | 0,094   | АВ–АрВ, БВ–АрВ                         |
| Аппендикулярии     | 0,0005       | 0,0001  | 0,0836  | 0,2445  | МПВ–АрВ, АВ–БВ, АВ–АрВ                 |
| Щетинкочелюстные   | 0,063        | 0,438   | 0,192   | 0,159   |  |
| Прочие             | 0,275        | 0,436   | 0,434   | 0,162   |  |
| Сумма              | 25,02        | 30,64   | 5,44    | 15,77   | МПВ–БВ, АВ–БВ, БВ–АрВ                  |
| Суточная продукция |              |         |         |         |  |
| Копеподы           | 0,592        | 0,794   | 0,181   | 0,313   | МПВ–БВ                                 |
| Птероподы          | 0,0010       | 0,0001  | 0,0003  | 0,0005  | БВ–АрВ                                 |
| Эвфаузииды         | 0,008        | 0,007   | 0,003   | 0,001   |  |
| Гиперииды          | –            | 0,00007 | 0,00001 | 0,00121 | АВ–АрВ, БВ–АрВ                         |
| Аппендикулярии     | 0,00013      | 0,00002 | 0,01102 | 0,03139 | МПВ–АрВ, АВ–БВ, АВ–АрВ                 |
| Щетинкочелюстные   | 0,006        | 0,039   | 0,012   | 0,007   | АВ–БВ                                  |
| Прочие             | 0,031        | 0,034   | 0,028   | 0,012   |  |
| Сумма              | 0,638        | 0,875   | 0,236   | 0,367   | МПВ–БВ, АВ–БВ, БВ–АрВ                  |

Примечание. Усл. обозначения см. табл. 1.

(табл. 2), среди которых преобладал *C. finmarchicus* (91 %). Суточная продукция зоопланктона составляла 0,398–0,788 (0,641±0,123) мг сухой массы/м<sup>3</sup> (табл. 2). Среднее значение индекса Шеннона составило 2,40±0,35, выравненности Пиелу — 0,51±0,07. Применение процедуры *Bio-Env* показало, что наибольшую корреляцию (*r* = 0,550) с численностью представителей зоопланктона демонстрировали температура воды в поверхностном слое и биомасса фитопланктона в придонном слое. Это связано с тем, что на станциях мурманских прибрежных вод биомасса фитопланктона была примерно одинаковой во всей водной толще (табл. 1).

**Зоопланктон атлантической водной массы.** Всего выявлена 41 таксономическая группа, из них — 29 видового уровня. Суммарная численность зоопланктона колебалась от 43 до 1759 экз./м<sup>3</sup> (рис. 2), в среднем составляя 851±241 экз./м<sup>3</sup> (табл. 2). По численности доминировали веслоногие ракообразные (табл. 2), на

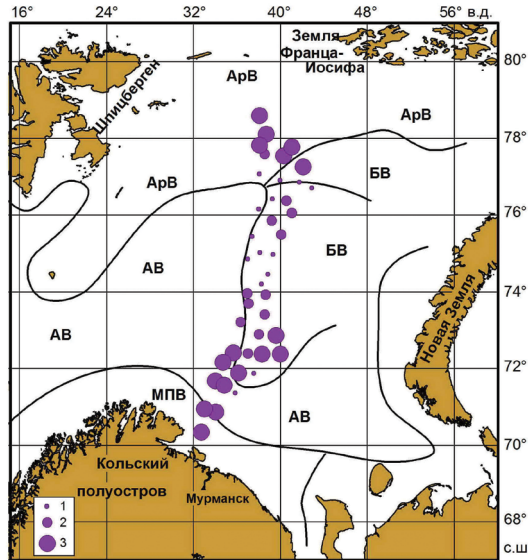


Рис. 3. Распределение биомассы зоопланктона (мг сухой массы/м<sup>3</sup>) в Баренцевом море летом 2013 г.

1 — < 5, 2 — 5–10, 3 — > 10

Fig. 3. Distribution of zooplankton biomass (mg dry mass/m<sup>3</sup>) in the Barents Sea in summer 2013.

1 — < 5, 2 — 5–10, 3 — > 10

долю которых приходилось 97,8–99,7 %. Массовыми представителями сообщества были те же виды, что и в мурманских прибрежных водах, однако их вклад в общее обилие отличался: *Calanus finmarchicus* составлял 34 %, *Oithona similis* — 27 %, *Microcalanus* spp. — 13 %. Суммарная биомасса изменялась в диапазоне от 0,8 до 52,8 мг сухой массы/м<sup>3</sup> (рис. 3), в среднем составляя 30,6±7,6 мг сухой массы/м<sup>3</sup>. По биомассе ведущую роль играли копеподы (табл. 2), среди них доминировали *C. finmarchicus* (76 %) и *C. glacialis* (11 %). Продукция зоопланктона колебалась от 0,025 до 1,568 мг сухой массы/м<sup>3</sup> в сутки. Средняя величина была в 1,4 раза выше, чем в мурманских прибрежных водах (табл. 2). Среднее значение индекса Шеннона составило 2,76±0,11, выравненности Пиелу — 0,60±0,02. Вариации численности зоопланктона были тесно скоррелированы с географическим положением станций, придонной соленостью, концентрацией фитопланктона в поверхностном и придонном слоях (*Bio-Env*-анализ,  $r = 0,882$ ).

**Зоопланктон баренцевоморской водной массы.** Всего выявлено 57 таксономических групп, из них — 37 видового уровня. Общая численность зоопланктона варьировала между 33 до 1425 экз./м<sup>3</sup> (рис. 2), в среднем составляя 544±68 экз./м<sup>3</sup> (табл. 2). По численности преобладали веслоногие ракообразные (табл. 2), на долю которых приходилось 44,7–99,7 %, в роли субдоминантов выступали аппендикулярии (табл. 2). Массовыми представителями сообщества были *Oithona similis* (33 %), науплии Copepoda (17 %), *Fritillaria borealis* (12 %) и *Pseudocalanus* spp. (11 %). Совокупная биомасса колебалась в диапазоне 0,2–19,8 мг сухой массы/м<sup>3</sup> (рис. 3) при средней величине 5,4±1,0 мг сухой массы/м<sup>3</sup>. По биомассе лидирующее положение занимали копеподы (табл. 2), среди которых преобладали представители



рода *Calanus* (43 %), науплии Copepoda (15 %) и *Metridia longa* (10 %). Суточная продукция изменялась в интервале 0,010–1,043 мг сухой массы/м<sup>3</sup>, при этом средняя величина была минимальной среди всех рассматриваемых типов водных масс (табл. 2). Среднее значение индекса Шеннона составило 2,81±0,05, выравненности Пиелу — 0,62±0,01. Пространственная изменчивость численности зоопланктонных организмов наилучшим образом объяснялась вариациями поверхностной температуры, а также средними значениями обилия и биомассы фитопланктона (*Bio-Env*-анализ,  $r = 0,684$ ).

**Зоопланктон арктической водной массы.** Всего обнаружено 39 таксономических групп, из них — 27 видового уровня. Суммарная численность зоопланктона изменялась в интервале 913–1611 экз./м<sup>3</sup> (рис. 2), при средней величине 1138±105 экз./м<sup>3</sup> (табл. 2). По численности доминировали веслоногие ракообразные (табл. 2), на долю которых приходилось 83,5–98,3 %. Массовыми представителями сообщества были науплии копепод (56 %), *Oithona similis* (17 %) и *Pseudocalanus* spp. (12 %). Общая биомасса варьировала от 9,6 до 23,1 мг сухой массы/м<sup>3</sup> (рис. 3), в среднем составляя 15,8±1,5 мг сухой массы/м<sup>3</sup>. По биомассе доминировали веслоногие ракообразные (табл. 2), при этом наибольший вклад отмечен для *Calanus glacialis* (38 %) и науплий Copepoda (34 %). Средняя продукция зоопланктона была выше, чем в баренцевоморских водах (табл. 2), варьируя от 0,205 до 0,510 мг сухой массы/м<sup>3</sup> в сутки. Среднее значение индекса Шеннона составило 2,20±0,15, выравненности Пиелу — 0,45±0,03. Наиболее высокая корреляция обилия зоопланктона была отмечена с тремя переменными — широтой, придонной соленостью и численность фитопланктона в поверхностном слое (*Bio-Env*-анализ,  $r = 0,591$ ).

**Сопоставление зоопланктона разных водных масс.** Сравнение численности, биомассы и продукции отдельных групп зоопланктона показало, что в ряде случаев наблюдаются различия (табл. 2), наиболее выраженные при сравнении водных масс южной и северной частей района исследования. По общей численности зоопланктона значимых различий не выявлено (табл. 2), тогда как по биомассе и суточной продукции прослеживались отличия для величин, отмеченных в баренцевоморских водах, при сопоставлении с другими водными массами (табл. 2). Основные закономерности в распределении зоопланктона состояли в увеличении обилия с юга на север. Для отдельных групп зоопланктона выявлены следующие тенденции: в мурманских прибрежных водах общая численность копепод была минимальной, тогда как в арктических — максимальной. Наибольшие значения обилия эвфаузиид и аппендикулярий были выявлены в баренцевоморских водах. Для биомассы и продукции зоопланктона картина распределения была иной: в случае копепод максимум регистрировали в атлантических водах, эвфаузиид — в мурманских прибрежных водах, гипериид и аппендикулярий — в арктических.

**Распределение запаса зоопланктона.** Высокие концентрации зоопланктона были приурочены к юго-западной части исследуемой акватории, где средняя биомасса достигала 6–8 г сухой массы/м<sup>2</sup> (табл. 3), что эквивалентно 180–280 мг сырой массы/м<sup>3</sup>. Между 74 и 77° с.ш. отмечена низкая интегральная биомасса — менее 2 г сухой массы/м<sup>2</sup> (менее 80 мг сырой массы/м<sup>3</sup>). В северной части района исследований концентрация была выше, достигая 2 г сухой массы/м<sup>2</sup> (около 100 мг сырой массы/м<sup>3</sup>). Общая величина запаса зоопланктона превышала для всей ис-

следованной акватории (площадь 281 тыс. км<sup>2</sup>) 740 тыс. т сухой массы, что соответствовало примерно 4 млн т. сырой массы.

### ОБСУЖДЕНИЕ

С конца 1990-х гг. в Арктике регистрируются процессы потепления, что вызвало повышение температуры воды в Баренцевом море [38]. Аномально теплым был 2006 г., затем произошло некоторое снижение температуры воды. По своим гидрологическим характеристикам 2013 г. также можно отнести к категории аномально теплых лет [12, 39]. Сравнение со среднемноголетними показателями, рассчитанными для периода 1952–2001 гг. [38], подтвердило, что в 2013 г. в поверхностном слое температура воды была выше, чем в умеренные и холодные годы, что свидетельствовало об интенсивном притоке теплых атлантических вод в Баренцево море.

Сезонная динамика фитопланктона в Баренцевом море существенно зависит от типа водной массы и географического положения. Так, в субарктических прибрежных (мурманская прибрежная водная масса) и шельфовых (атлантическая водная масса) экосистемах вспышка численности и биомассы микроводорослей отмечается в весенний период (до 1–2 млн кл/л и до 1–3 г/м<sup>3</sup>), после чего к июню–июлю концентрация фитопланктона существенно снижается [40]. В северных и центральных районах моря (арктическая и баренцевоморская водные массы) первый максимум фитопланктона также отмечается весной, но позднее, цветение приурочено к прикромочным зонам. Показатели биомассы фитопланктона, отмеченные в июне–июле 2013 г. в целом были выше величин, которые обычно характерны для летней фазы сбалансированного развития фитопланктона (20–100 мкг/л) [40], что свидетельствовало о благоприятных кормовых условиях для зоопланктона.

Характерной особенностью зоопланктонных сообществ южной части Баренцева моря является преобладание бореальных видов, которые поступают из Северной Атлантики с водами Нордкапского течения [1, 10]. Наибольший вклад в биомассу зоопланктона вносит веслоногий рачок *Calanus finmarchicus* [3, 4, 8, 25]. Наши исследования также показали доминирование указанного вида в общей биомассе. По численности, как правило, преобладает мелкая копепода *Oithona similis*, однако ее обилие достигает максимума ближе к середине летнего периода [29]. В баренцевоморских водах в более или менее равной степени представлены бореальные и арктические виды, тогда как в холодных водах на севере моря доминируют арктические виды, в частности *Calanus glacialis* [1, 10, 11, 41], что подтвердило и наше исследование.

Видовое разнообразие складывается из абсолютного числа видов (видового богатства) и выравненности видов по обилию [42]. Разнообразие сообщества тем выше, чем больше видов оно в себя включает и чем более выравнены эти виды количественно. Наиболее широко используется индекс Шеннона, который измеряет разнообразие сообщества в среднем на одну особь. Индекс Пиелу (мера выравненности) представляет собой отношение фактического разнообразия к теоретически максимально возможному при данном числе видов [43]. Таким образом, чем выше оба показателя, тем выше количество видов в сообществе и тем ближе их количества друг к другу. В арктических морях сообщества, как правило, отличаются невысокими значениями индекса Шеннона и выравненности, поскольку доминируют не более 2–3 видов, а доля остальных представителей невелика [1, 3, 9, 25].

Разнообразие зоопланктонных сообществ, которое оценивали при помощи индекса Шеннона, в 2013 г. в целом было несколько выше, чем отмечено ранее в летний период (медианные значения 1,68 в арктических водах, 1,76 в атлантических и 2,05 в арктических) [25]. Подобное различие может быть связано с разницей во времени отбора проб: в представленной работе исследованиями было охвачено начало летнего сезона, тогда как более ранние оценки [25] были получены в основном для конца лета (август–сентябрь). Известно, что ранняя сукцессионная фаза зоопланктона отличается большим видовым богатством и разнообразием за счет присутствия меропланктона, а ближе к середине и концу лета отмечается снижение индекса Шеннона [1].

Вместе с тем стоит отметить, что сообщества арктических и атлантических вод отличались по доле науплиев и молоди копепод: на севере вклад ювенильных стадий веслоногих рачков в общую численность был существенно выше, чем на юге. Полученные результаты свидетельствуют о том, что указанные сообщества находились на разных стадиях сукцессионного цикла — весенней (в арктических водах) и летней (мурманские прибрежные и атлантические воды). Для баренцево-морских вод было характерно переходное состояние. Подобная закономерность в широтном изменении состава зоопланктона была отмечена ранее [3, 4, 10], она связана с пространственной изменчивостью природных условий Баренцева моря [25].

Суммарная средняя численность и биомасса зоопланктона в летний период на юге моря достигают нескольких тысяч экз./м<sup>3</sup> и 200–600 мг сырой массы/м<sup>3</sup>, при этом в атлантической водной массе концентрация зоопланктона обычно выше. Сопоставление наших величин (127–158 мг сырой массы/м<sup>3</sup>) показывает, что в целом количество зоопланктона в 2013 г. было существенно ниже, чем отмечено ранее для центральных районов Баренцева моря [41, 44]. Сходная картина отмечена и для других водных масс. В частности, в арктических водах средняя биомасса летом в теплые годы составляет до 800–1300 мг сырой массы/м<sup>3</sup> [11, 24]. В нашей работе средняя биомасса равнялась 80 мг сырой массы/м<sup>3</sup> в арктических водах и 34 мг сырой массы/м<sup>3</sup> в баренцево-морских водах. В августе–октябре 2013 г. интегральная биомасса зоопланктона в южных районах Баренцева моря была сопоставимой с нашими данными для июня–июля (3–8 г сухой массы/м<sup>2</sup>, в среднем 5 г сухой массы/м<sup>2</sup>), составляя 2–6 г сухой массы/м<sup>2</sup>, а на севере концентрации были еще выше, в некоторых районах превышая 10 г сухой массы/м<sup>2</sup> [41]. В целом, по нашим оценкам интегральная биомасса в арктических водах варьировала от 1 до 11 г сухой массы/м<sup>2</sup> при средней величине 7 г сухой массы/м<sup>2</sup>. Подобные сезонные отличия во многом связаны с сукцессией зоопланктона. На севере пик биомассы наступает позднее, и в августе состояние сообщества там часто характеризуется как весеннее [10, 25].

Как и в более ранний период, основу биомассы в конце лета — начале осени составляли копеподы, на долю которых в среднем приходилось более 60 % общей биомассы зоопланктона. При этом в арктических водах по биомассе превалировал *Calanus glacialis*, а в прибрежных и атлантических водах — *C. finmarchicus* [45]. В целом биомасса планктона была ниже, что, вероятно, можно связать с более холодными условиями предыдущего года.

Факторы внешней среды оказывают выраженное влияние на колебания зоопланктонных сообществ Баренцева моря [10]. В пространственном масштабе

важную роль играют гидрологические условия и доступность кормовых ресурсов. Действительно, при помощи *BioEnv*-анализа мы выявили, что распределение зоопланктона было тесно связано с океанологическими факторами и концентрацией фитопланктона.

Межгодовые колебания зоопланктона Баренцева моря во многом связаны с климатическими флуктуациями [1, 9]. Ранее было показано, что повышение температуры воды положительно сказывается на количественных показателях зоопланктона — в теплые годы суммарная биомасса зоопланктона значительно выше, чем в холодные [7, 9, 13]. С учетом этого можно было ожидать высокий уровень биомассы и запаса зоопланктона и в 2013 г., чего, однако, не наблюдалось. Скорее всего, низкие показатели мезозоопланктона обусловлены прессом со стороны хищников, основными из которых являются рыбы-планктофаги и молодь прочих рыб. Для макропланктона (эвфаузииды, гиперииды, гребневики) также важно хищничество взрослых донных рыб (треска, пикша) и промысловых рыб. Основной потребитель зоопланктона средней размерной фракции (в основном копепод) в Баренцевом море — это мойва. Начиная с 2005–2007 гг. произошло резкое увеличение запаса мойвы до уровня 3,5–3,9 млн т, при этом очередное поколение 2012 г. было рекордным по численности после 1999 г. [39]. С учетом приведенных данных можно предположить, что основной причиной резкого уменьшения количества зоопланктона стало его выедание рыбами, что согласуется с результатами более ранних исследований [4, 10, 11].

Снижение биомассы зоопланктона сказалось и на его продукции. Так, по нашим оценкам, в теплые 2006–2007 гг. в южной части Баренцева моря в летний период (июль–август) средняя суточная продукция составляла 1,258 мг сухой массы/м<sup>3</sup> [24], а в 2008 г. — 3,589 мг сухой массы/м<sup>3</sup> [25], что примерно в 2–6 раз выше, чем летом 2013 г. Что касается арктических вод, то в 2013 г. суточная продукция была примерно в 10 раз ниже, чем в 2006–2007 гг. [24]. На наш взгляд, это связано с двумя основными причинами. Во-первых, отличались сроки сбора материала. В 2006–2007 гг. зоопланктон отбирали в августе, когда сообщество было более зрелым, доля старших копеподитов была существенно выше, чем в июне 2013 г. Во-вторых, 2006 г. относился к категории аномально теплых, что ускоряло развитие зоопланктона и вело к увеличению общей продукции.

## ВЫВОДЫ

Сообщества зоопланктона мурманской прибрежной и атлантической водных масс Баренцева моря летом 2013 г. отличались высокими показателями разнообразия. Выявлены широтные отличия по количественным показателям основных групп зоопланктона, которые наиболее четко были выражены для биомассы и суточной продукции копепод. Пространственные вариации зоопланктона были тесно связаны с гидрологическими факторами (температура воды и соленость), а также с концентрацией фитопланктона. Наибольшие значения продуктивности отмечены в пределах атлантической водной массы, минимальные в баренцевоморских водах. Общая биомасса и суточная продукция зоопланктона были существенно ниже по сравнению с более ранними исследованиями, что было связано с более холодными условиями 2013 г. и более высоким потенциальным прессом со стороны основных потребителей планктона.

**Благодарности.** Работа поддержана Российским научным фондом (проект № 17-14-01268).

**Acknowledgments.** The study was supported by the Russian Science Foundation (project № 17-14-01268).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Тимофеев С.Ф. Экология морского зоопланктона. Мурманск: Изд-во МГПИ, 2000. 216 с.
2. Raymont J.E.G. Plankton and productivity of the Oceans. V. 2. Zooplankton. Oxford: Pergamon Press, 1983. 824 p.
3. Богоров В.Г. Планктон Мирового океана. М.: Наука, 1974. 320 с.
4. Орлова Э.Л., Бойцов В.Д., Ушаков Н.Г. Условия летнего нагула и роста мойвы Баренцева моря. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2004. 198 с.
5. Карамушко О.В., Карамушко Л.И. Питание и биоэнергетика основных промысловых рыб Баренцева моря на разных этапах онтогенеза. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1995. 220 с.
6. Dalpadado D., Bogstad B., Eriksen E., Rey L. Distribution and diet of 0-group cod (*Gadus morhua*) and haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) in the Barents Sea in relation to food availability and temperature // Polar Biology. 2009. V. 32. P. 1583–1596. doi: 10.1007/s00300-009-0657-7
7. Dalpadado P., Ingvaldsen R., Hassel A. Zooplankton biomass variation in relation to climatic conditions in the Barents Sea // Polar Biology. 2003. V. 26. P. 233–241.
8. Falk-Petersen S., Timofeev S., Pavlov V., Sargent J.R. Climate variability and possible effects on arctic food chains: The role of *Calanus* // Arctic Alpine Ecosystems and People in a Changing Environment. Berlin: Springer Verlag, 2007. P. 147–166.
9. Dvoretzky V.G., Dvoretzky A.G. Epiplankton in the Barents sea: Summer variations of mesozooplankton biomass, community structure and diversity // Continental Shelf Research. 2013. V. 52. P. 1–11. doi: 10.1016/j.csr.2012.10.017
10. Orlova E.L., Dalpadado P., Knutsen T., Nesterova V.N., Prokopchuk I.P. Zooplankton // The Barents Sea ecosystem: Russian-Norwegian cooperation in science and management.

REFERENCES

1. Timofeev S.F. *Ekologiya morskogo zooplanktona*. Ecology of Marine Zooplankton. Murmansk: MGPI Press, 2000: 216 p. [In Russian].
2. Raymont J.E.G. Plankton and productivity of the Oceans. V. 2. Zooplankton. Oxford: Pergamon Press, 1983: 824 p.
3. Bogorov V.G. *Plankton Mirovogo okeana*. Plankton of the World Ocean. Moscow: Nauka, 1974: 320 p. [In Russian].
4. Orlova E.L., Boitsov V.D., Ushakov N.G. *Usloviia letnego nagula i rosta moivy Barentseva moria*. Conditions of summer feeding and growth of the Barents Sea capelin. Murmansk: PINRO Press, 2004: 198 p. [In Russian].
5. Karamushko O.V., Karamushko L.I. *Pitanie i bioenergetika osnovnykh promyslovykh ryb Barentseva morya na raznykh etapah ontogeneza*. Feeding and bioenergetics of common commercial fish of the Baernts Sea at different onthogenetic stages. Apatity: KSC RAS Press, 1995: 220 p. [In Russian].
6. Dalpadado D., Bogstad B., Eriksen E., Rey L. Distribution and diet of 0-group cod (*Gadus morhua*) and haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) in the Barents Sea in relation to food availability and temperature. Polar Biology. 2009, 32: 1583–1596. doi: 10.1007/s00300-009-0657-7
7. Dalpadado P., Ingvaldsen R., Hassel A. Zooplankton biomass variation in relation to climatic conditions in the Barents Sea. Polar Biology. 2003, 26: 233–241.
8. Falk-Petersen S., Timofeev S., Pavlov V., Sargent J.R. Climate variability and possible effects on arctic food chains: The role of *Calanus*. Arctic Alpine Ecosystems and People in a Changing Environment. Berlin: Springer Verlag, 2007: 147–166.
9. Dvoretzky V.G., Dvoretzky A.G. Epiplankton in the Barents sea: Summer variations of mesozooplankton biomass, community structure and diversity. Continental Shelf Research. 2013, 52: 1–11. doi: 10.1016/j.csr.2012.10.017
10. Orlova E.L., Dalpadado P., Knutsen T., Nesterova V.N., Prokopchuk I.P. Zooplankton. The Barents Sea ecosystem: Russian-Norwegian

- Trondheim: Tapir Academic Press, 2011. P. 91–119.
11. Orlova E.L., Boitsov V.D., Dolgov A.V., Rudneva, G.B., Nesterova V.N. The relationship between plankton, capelin, and cod under different temperature conditions // ICES Journal of Marine Science. 2005. V. 62. P. 1281–1292.
  12. Karsakov A.L., Ingvaldsen R.B., Trofimov A.G., Titov O.V. Abiotic components // IMR/PINRO update of the “Joint Norwegian-Russian environmental status report on the Barents Sea Ecosystem” giving the current situation for climate, phytoplankton, zooplankton, fish, and fisheries during 2012–13. IMR/PINRO Joint Report Series 2014(1). 2014. P. 9–21.
  13. Dalpadado P., Arrigo K.R., Hjøllo S.S., Rey F., Ingvaldsen R.B., Sperfeld E., van Dijken G.L., Stige L.C., Olsen A., Ottersen G. Productivity in the Barents Sea — response to recent climate variability // PLoS ONE. 2014. V. 9 (5): e95273. doi:10.1371/journal.pone.0095273
  14. Anon. Survey report from the joint Norwegian/Russian ecosystem survey in the Barents Sea August–October 2008 volume 1. IMR/PINRO Joint Report Series, No. 1/2009, 2009. 103 p.
  15. Anon. Survey report from the joint Norwegian/Russian ecosystem survey in the Barents Sea August–October 2009 (adopted vol.). IMR/PINRO Joint Report Series, No. 2/2010, 2010. 118 p.
  16. Anon. Survey report from the joint Norwegian/Russian ecosystem survey in the Barents Sea August–October 2011. IMR/PINRO Joint Report Series. No. 4/2011, 2011. 118 p.
  17. Prokhorova T. (Ed.). Survey report from the joint Norwegian/Russian ecosystem survey in the Barents Sea and adjacent waters, August–October 2013. IMR/PINRO Joint Report Series, No. 4/2013, 2013. 131 p.
  18. Макаревич П.П. Планктонные альгоценозы эстуарных экосистем. Баренцево, Карское и Азовское моря. М.: Наука, 2007. 224 с.
  19. Инструкция по сбору и обработке планктона. М.: Изд. ВНИРО, 1971. 82 с.
  20. Численко Л.Л. Номограммы для определения веса водных организмов по размерам и форме тела. Л.: Наука, 1968. 106 с.
  21. Mumm N. On the summer distribution of mesozooplankton in the Nansen Basin, Arctic Ocean// cooperation in science and management. Trondheim: Tapir Academic Press, 2011: 91–119.
  11. Orlova E.L., Boitsov V.D., Dolgov A.V., Rudneva, G.B., Nesterova V.N. The relationship between plankton, capelin, and cod under different temperature conditions. ICES Journal of Marine Science. 2005, 62: 1281–1292.
  12. Karsakov A.L., Ingvaldsen R.B., Trofimov A.G., Titov O.V. Abiotic components. IMR/PINRO update of the “Joint Norwegian-Russian environmental status report on the Barents Sea Ecosystem” giving the current situation for climate, phytoplankton, zooplankton, fish, and fisheries during 2012–13. IMR/PINRO Joint Report Series 2014(1). 2014: 9–21.
  13. Dalpadado P., Arrigo K.R., Hjøllo S.S., Rey F., Ingvaldsen R.B., Sperfeld E., van Dijken G.L., Stige L.C., Olsen A., Ottersen G. Productivity in the Barents Sea — response to recent climate variability. PLoS ONE. 2014, 9 (5): e95273. doi: 10.1371/journal.pone.0095273
  14. Anon. Survey report from the joint Norwegian/Russian ecosystem survey in the Barents Sea August–October 2008 volume 1. IMR/PINRO Joint Report Series, 2009, 1: 103 p.
  15. Anon. Survey report from the joint Norwegian/Russian ecosystem survey in the Barents Sea August–October 2009 (adopted vol.). IMR/PINRO Joint Report Series, 2010, 2: 118 p.
  16. Anon. Survey report from the joint Norwegian/Russian ecosystem survey in the Barents Sea August–October 2011. IMR/PINRO Joint Report Series, 2011, 3: 118 p.
  17. Prokhorova T. (Ed.). Survey report from the joint Norwegian/Russian ecosystem survey in the Barents Sea and adjacent waters, August–October 2013. IMR/PINRO Joint Report Series, 2013, 4: 131 p.
  18. Makarevich P.R. Planktonnye al'gocenozy ehstuarnyh ehkosistem. Barentsevo, Karskoe i Azovskoe moray. Planktonic algalocenoses of estuarial ecosystems. The Barents, Kara and Azov Seas. Moscow: Nauka, 2007: 224 p. [In Russian].
  19. Instruksiia po sboru i obrabotke planktona. Instruction on collection and processing of plankton. Moscow: VNIRO, 1971: 82 p. [In Russian].
  20. Chislenko L.L. Nomogrammy dlya opredeleniya vesa vodnyh organizmov po razmeram i forme tela. Nomogrammes to determine weights of aquatic organisms based on the size and form of their bodies (marine mesobenthos and plankton). Leningrad: Nauka, 1968: 106 p. [In Russian].

- Reports on Polar Research. 1991. V. 92. P. 1–146.
22. Richter C. Regional and seasonal variability in the vertical distribution of mesozooplankton in the Greenland Sea // Reports on Polar Research 1994. V. 154. P. 1–90.
23. Hanssen H. Mesozooplankton of the Laptev Sea and the adjacent eastern Nansen Basin—distribution and community structure in late summer // Reports on Polar Research. 1997. V. 229. P. 1–131.
24. Дворецкий В.Г. Продукция кормового зоопланктона в Баренцевом море в летний период // Изв. ТИНРО. 2012. Т. 168. С. 169–183.
25. Дворецкий В.Г., Дворецкий А.Г. Экология зоопланктонных сообществ Баренцева моря и сопредельных вод. СПб.: Реноме, 2015. 736 с.
26. Hirst A.G., Roff J.C. Lampitt R.S. A synthesis of growth rates in marine epipelagic invertebrate zooplankton // Advances in Marine Biology. 2003. V. 44. P. 1–142. doi: 10.1016/S0065-2881(03)44002-9
27. Halsband-Lenk C., Hirche H.J., Carlotti F. Temperature impact on reproduction and development of congener copepod populations // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 2002. V. 271. P. 121–153.
28. Hopcroft R.R., Clarke C., Byrd A.G., Pinchuk A.I. The paradox of *Metridia* spp. egg production rates: a new technique and measurements from the coastal Gulf of Alaska // Marine Ecology Progress Series. 2005. V. 286. P. 193–201. doi: 10.3354/meps286193
29. Дворецкий В.Г., Дворецкий А.Г. Биология и роль *Oithona similis* в зоопланктоне морей Арктики. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2011. 349 с.
30. Hirst A.G., Bunker A.J. Growth of marine planktonic copepods: global rates and patterns in relation to chlorophyll a, temperature, and body weight // Limnology and Oceanography. 2003. V. 48. P. 1988–2010.
31. Primakov I.M., Berger V.Ya. Production of planktonic crustaceans in the White Sea // Russian Journal of Marine Biology. 2007. V. 33. P. 305–310. doi: 10.1134/S1063074007050057
32. Harris R.P., Wiebe P.H., Lenz J., Skjoldal H.R., Huntley M. (Eds.) ICES Zooplankton Methodology Manual. London & San Diego: Academic Press, 2000. 648 p.
21. Mumm N. On the summer distribution of mesozooplankton in the Nansen Basin, Arctic Ocean. Reports on Polar Research. 1991, 92: 1–146.
22. Richter C. Regional and seasonal variability in the vertical distribution of mesozooplankton in the Greenland Sea. Reports on Polar Research. 1994, 154: 1–90.
23. Hanssen H. Mesozooplankton of the Laptev Sea and the adjacent eastern Nansen Basin—distribution and community structure in late summer. Reports on Polar Research. 1997. 229: 1–131.
24. Dvoretzky V.G. Zooplankton production in the Barents Sea in summer. Izvestiia TINRO. 2012, 168: 169–183. [In Russian].
25. Dvoretzky V.G., Dvoretzky A.G. *Ekologiya zooplanktonnykh soobshchestv Barentseva moria i sopredel'nykh vod*. Ecology of zooplankton communities in the Barents Sea and adjacent waters. St. Petersburg: Renome, 2015: 736 p. [In Russian].
26. Hirst A.G., Roff J.C. Lampitt R.S. A synthesis of growth rates in marine epipelagic invertebrate zooplankton. Advances in Marine Biology. 2003, 44: 1–142. doi: 10.1016/S0065-2881(03)44002-9
27. Halsband-Lenk C., Hirche H.J., Carlotti F. Temperature impact on reproduction and development of congener copepod populations. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 2002, 271: 121–153.
28. Hopcroft R.R., Clarke C., Byrd A.G., Pinchuk A.I. The paradox of *Metridia* spp. egg production rates: a new technique and measurements from the coastal Gulf of Alaska. Marine Ecology Progress Series. 2005, 286: 193–201. doi: 10.3354/meps286193
29. Dvoretzky V.G., Dvoretzky A.G. *Biologiya i rol' Oithona similis v zooplanktone morei Arktiki*. Biology and role of *Oithona similis* in zooplankton of Arctic seas. Apatity: KSC RAS Press, 2011: 349 p. [In Russian].
30. Hirst A.G., Bunker A.J. Growth of marine planktonic copepods: global rates and patterns in relation to chlorophyll a, temperature, and body weight. Limnology and Oceanography. 2003, 48: 1988–2010.
31. Primakov I.M., Berger V.Ya. Production of planktonic crustaceans in the White Sea. Russian Journal of Marine Biology. 2007, 33: 305–310. doi: 10.1134/S1063074007050057
32. Harris R.P., Wiebe P.H., Lenz J., Skjoldal H.R., Huntley M. (Eds.) ICES Zooplankton Methodology Manual. London & San Diego: Academic Press, 2000: 648 p.

33. Алимов А.Ф. Введение в продукционную биологию. Л.: Гидрометеоздат, 1989. 152 с.
34. Conover R.J., Lalli C.M. Feeding and growth in *Clione limacina* (Phipps), a pteropod mollusc // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 1972. V. 9. P. 279–302. doi: 10.1016/0022-0981(72)90038-X
35. Kotori M. Life cycle and growth rate of the chaetognath *Parasagitta elegans* in the northern North Pacific Ocean // Plankton Biology and Ecology. 1999. V. 46. P. 153–158.
36. Tomita M., Ikeda T., Shiga N. Production of *Oikopleura longicaudata* in Toyama Bay, southern Japan Sea // Journal of Plankton Research. 1999. V. 21. P. 2421–2430. doi: 10.1093/plankt/21.12.2421
37. Ожигин В.К., Ившин В.А. Водные массы Баренцева моря. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1999. 48 с.
38. Climatic atlas of the Arctic Seas 2004: Part I. Database of the Barents, Kara, Laptev, and White Seas — Oceanography and Marine Biology. NOAA Atlas NESDIS 58. Washington: U.S. Government Printing Office, 2004. 148 p.
39. Состояние биологических сырьевых ресурсов Баренцева моря и Северной Атлантики в 2014 г. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2014. 110 с.
40. Дружкова Е.И. Биопродуктивность и фитопланктонные сообщества Баренцева, Белого и Карского морей // Комплексные исследования больших морских экосистем России. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2011. С. 116–154.
41. Orlova E., Knutsen T., Dalpadado P., Nesterova V., Prokopchuk I. Zooplankton // IMR/PINRO update of the Joint Norwegian-Russian environmental status report on the Barents Sea Ecosystem giving the current situation for climate, phytoplankton, zooplankton, fish, and fisheries during 2012–13. IMR/PINRO Joint Report Series 2014(1). 2014. P. 23–35.
42. Magurran A. Measuring biological diversity. Malden, Oxford: Blackwell Science, 2004. 256 p.
43. Pielou E.C. The measurement of diversity in different types of biological collections // Journal of Theoretical Biology. 1966. V. 13. P. 131–144.
44. Arashkevich E.G., Wassmann P., Pasternak A., Wexels Riser C. Seasonal and spatial changes in biomass, structure, and development progress of
33. Alimov A.F. Vvedeniye v produktionnuyu biologiyu. Introduction to production biology. Leningrad: Gidrometeoizdat, 1989: 152 p. [In Russian].
34. Conover R.J., Lalli C.M. Feeding and growth in *Clione limacina* (Phipps), a pteropod mollusk. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 1972, 9: 279–302. doi: 10.1016/0022-0981(72)90038-X
35. Kotori M. Life cycle and growth rate of the chaetognath *Parasagitta elegans* in the northern North Pacific Ocean. Plankton Biology and Ecology. 1999, 46: 153–158.
36. Tomita M., Ikeda T., Shiga N. Production of *Oikopleura longicaudata* in Toyama Bay, southern Japan Sea. Journal of Plankton Research. 1999, 21: 2421–2430. doi: 10.1093/plankt/21.12.2421
37. Ozhigin V.K., Ivshin V.A. Vodnye massy Barentseva moria. Water masses of the Barents Sea. Murmansk: PINRO Press, 1999: 48 p. [In Russian].
38. Climatic atlas of the Arctic Seas 2004: Part I. Database of the Barents, Kara, Laptev, and White Seas — Oceanography and Marine Biology. NOAA Atlas NESDIS 58. Washington: U.S. Government Printing Office, 2004: 148 p.
39. Sostoianie biologicheskikh syr'evykh resursov Barentseva moria i Severnoi Atlantiki v 2014 g. Status of biological and feedstock resources in the Barents Sea and Northern Atlantic in 2014. Murmansk: PINRO Press, 2014: 110 p. [In Russian].
40. Druzhkova E.I. Bioproduktivnost' i fitoplanktonnye soobshchestva Barentseva, Belogo i Kara morya. Kompleksnyye issledovaniya bol'shikh morskikh ekosistem Rossii. Complex investigations of Large Marine Ecosystems in Russia. Apatity: KSC RAS Press, 2011: 116–154. [In Russian].
41. Orlova E., Knutsen T., Dalpadado P., Nesterova V., Prokopchuk I. Zooplankton. IMR/PINRO update of the Joint Norwegian-Russian environmental status report on the Barents Sea Ecosystem giving the current situation for climate, phytoplankton, zooplankton, fish, and fisheries during 2012–13. IMR/PINRO Joint Report Series 2014(1). 2014: 23–35.
42. Magurran A. Measuring biological diversity. Malden, Oxford: Blackwell Science, 2004: 256 p.
43. Pielou E.C. The measurement of diversity in different types of biological collections. Journal of Theoretical Biology. 1966, 13: 131–144.
44. Arashkevich E.G., Wassmann P., Pasternak A., Wexels Riser C. Seasonal and spatial changes in biomass, structure, and development progress of



the zooplankton community in the Barents Sea // Journal of Marine Systems. 2002. V. 38. P. 125–145. doi: 10.1016/S0924-7963(02)00173-2

45. Second Interim Report of the Working Group on the Integrated Assessments of the Barents Sea (WGIBAR), 1–4 June 2015, Kirkenes, Norway. ICES CM 2015/SSGIEA:04. 2015. 102 p.

the zooplankton community in the Barents Sea, Journal of Marine Systems. 2002, 38: 125–145. doi: 10.1016/S0924-7963(02)00173-2

45. Second Interim Report of the Working Group on the Integrated Assessments of the Barents Sea (WGIBAR), 1–4 June 2015, Kirkenes, Norway. ICES CM 2015/SSGIEA:04. 2015: 102 p.