

**РАЗМЕРНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ *CALANUS*
FINMARCHICUS, *C. GLACIALIS* И *C. HYPERBOREUS* ВО
ВНУТРЕННИХ ВОДАХ АРХИПЕЛАГА ЗЕМЛЯ ФРАНЦА-ИОСИФА
В АВГУСТЕ 2006 И 2007 ГГ.**

канд. биол. наук В.Г.ДВОРЕЦКИЙ

ФГБУ Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН (ММБИ КНЦ РАН), Мурманск,
e-mail: vdvovetskiy@mmbi.info

В августе 2006 и 2007 гг. в районе архипелага Земля Франца-Иосифа исследовано распределение и размерная структура трех видов *Calanus*. Температуры поверхностного и придонного слоев воды были выше типичных для этого времени показателей. В составе популяций *C. finmarchicus* и *C. hyperboreus* доминировали старшие копеподиты, среди *C. glacialis* преобладали младшие копеподиты. Распределение рачков по длине цефалоторакса для большинства стадий развития всех видов было бимодальным. С понижением температуры поверхностного слоя воды происходило статистически достоверное повышение размеров *C. glacialis* и *C. hyperboreus*. Размерно-возрастная структура и распределение популяций всех трех видов были связаны с динамикой водных масс в районе исследования и их гидрологическими характеристиками.

Ключевые слова: зоопланктон, копеподы, размеры, Баренцево море.

ВВЕДЕНИЕ

Веслоногие ракообразные (Copepoda) являются доминирующим компонентом зоопланктонных сообществ в большинстве морей Мирового океана [Виноградов, Шушкина, 1987]. В Баренцевом море в зависимости от сезона они составляют от 30 до 98 % суммарного обилия планктонных животных [Зеликман, Камшилов, 1960; Фомин, 1995; Arashkevich et al., 2002]. В южной части Баренцева моря (мурманские прибрежные и атлантические водные массы) преобладает *Calanus finmarchicus*. Именно для этого вида получены обширные данные об особенностях его жизненного цикла, вертикальном распределении, плодовитости, сезонной и межгодовой динамике численности и биомассы [Тимофеев, 1997, 2000; Melle, Skjoldal, 1998]. Интерес к изучению биологии *C. finmarchicus* не случаен, т.к. науплии видов р. *Calanus* служат пищей личинкам всех промысловых рыб Баренцева моря, а взрослые и копеподитные стадии составляют основу кормовой базы рыб-планктофагов [Карамушко, Карамушко, 1995; Тимофеев, 2000].

В северной части Баренцева моря широко представлен *Calanus glacialis*, который крупнее *C. finmarchicus* и в больших количествах встречается севернее 78° с.ш. [Бродский и др., 1983]. В пределах арктической водной массы Баренцева моря наряду с *C. glacialis* значительной численности достигает *C. hyperboreus* [Шувалов, Павштикс, 1977; Kosteyn, Kwasniewski, 1992; Orlova et al., 2005; Falk-Petersen et al., 2007]. Знание специфики репродуктивного цикла этих рачков позволяет ближе подойти к пониманию организации и функционирования сообществ арктических морей. К настоящему времени изучены основные черты пространственного распределения, размножения

и развития *C. glacialis* и *C. hyperboreus* в Гренландском [Hirche, Mumm, 1992; Hirche, Niehoff, 1996; Hirche, 1997; Arnkvaern et al., 2005], Норвежском [Niehoff, Hirche, 2000], Белом [Кособокова, 1998; Kosobokova, 1999] морях, центральной и северо-западной части Баренцева моря [Melle, Skjoldal, 1998; Falk-Petersen et al., 1999; Arashkevich et al., 2002; Orlova et al., 2005; Pasternak et al., 2002, 2008], а также в заливе Диско (воды Западной Гренландии) [Madsen et al., 2001]. Практически неисследованными в этом отношении остаются воды, прилегающие к архипелагу Земля Франца-Иосифа (ЗФИ), и северо-восточная часть Баренцева моря, граничащая с Карским морем и арктическим бассейном Северного Ледовитого океана.

Размеры планктонных ракообразных являются одной из ключевых характеристик при расчете их продукционных показателей. Кроме того, анализ размерной структуры позволяет получить информацию о жизненных циклах массовых представителей зоопланктона [Тимофеев, 1997, 2000]. В связи с этим целью данной работы было изучение особенностей размерной структуры популяций двух массовых арктических копепод *C. glacialis* и *C. hyperboreus*, а также менее распространенного вида *C. finmarchicus* во внутренних водах ЗФИ.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе использованы пробы зоопланктона, отобранные в ходе рейсов НИС «Дальние Зеленцы» в северную часть Баренцева моря на 10 станциях 23–25 августа 2006 г. и на 7 станциях 26–30 августа 2007 г. (табл. 1). Для отбора проб применяли сеть Джели (размер

Таблица 1

Станции отбора проб в районе архипелага Земля Франца-Иосифа в августе 2006 и 2007 гг.

Номер станции	Дата (август)	Время	Глубина, м	Координаты	
				с.ш.	в.д.
2006					
39	23	15:15	31	80°20′	52°47′
40	23	20:13	250	80°44′	53°37′
41	24	1:10	78	80°32′	52°31′
42	24	6:45	400	80°23′	51°27′
43	24	12:20	75	80°14′	50°28′
44	24	20:05	100	79°53′	51°50′
45	24	22:21	44	79°53′	51°27′
46	25	9:25	170	79°52′	49°31′
48	25	15:01	304	79°37′	47°43′
50	25	20:44	85	79°20′	45°55′
2007					
35	27	22:34	473	80°54′	42°48′
37	28	8:25	211	80°52′	46°10′
39	28	20:17	264	80°44′	53°37′
40	29	6:00	39	80°37′	58°06′
43	29	20:51	87	80°32′	52°30′
44	30	0:40	381	80°23′	51°27′
45	30	6:01	71	80°13′	50°29′

ячей фильтрующего полотна 168 мкм, диаметр входного отверстия – 0,1 м²). Облавливали слой дно – поверхность или 100 м – поверхность. Для фиксации проб использовали четырехпроцентный раствор формалина. На каждой станции измеряли температуру и соленость водного слоя с использованием CTD-зонда SBE 19plus SEACAT.

Определение видов осуществляли с применением литературных источников [Бродский и др., 1983]. Из каждой пробы отделяли легко идентифицируемые IV–VI стадии *C. hyperboreus*, далее отбирали по 300–400 особей. У отобранных рачков измеряли длину цефалоторакса с точностью до 0,025 мм под бинокулярным микроскопом МБС-10. Для каждой стадии развития для всех трех видов строили частотные диаграммы их распределения. Моды каждой частотной диаграммы длины просомы сравнивали с литературными данными [Melle, Skjoldal, 1998; Madsen et al., 2001; Kwasniewski et al., 2003; Arnkvaern et al., 2005]. В зависимости от количества и абсолютной величины мод судили о присутствии в пробах стадий развития каждого из видов. При анализе использовали средние значения температуры и солености в 10-метровых поверхностном и придонном слоях. Математическая обработка данных проводилась методами описательной статистики [Закс, 1976] и корреляционного анализа с использованием программы STATISTICA 6.0. Сравнение средней длины тела проводили при помощи непараметрического критерия Манна–Уитни. Все средние значения представлены со стандартной ошибкой (\pm SE).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Гидрологические условия. Температура воды в 2006 г. в поверхностном слое варьировала от –0,13 до +2,13 °С, наибольшие ее значения отмечены к юго-западу от ЗФИ, наименьшие – в центральной части исследуемого района (в проливах между островами). Такая же картина имела место и в отношении придонной температуры, которая изменялась в диапазоне –0,34... +0,74° С. Соленость воды колебалась в пределах 33,31–34,32 ‰ в поверхностном слое, в придонном – от 34,28 до 34,90 ‰. Распределение этого показателя было более мозаичным, чем температуры воды. Средние показатели температуры и солености воды составили: 0,58 \pm 0,26 °С, 33,97 \pm 0,09 ‰ и –0,57 \pm 0,21 °С, 34,56 \pm 0,07 ‰ для поверхностного и придонного слоев соответственно. В 2007 г. в поверхностном слое температура воды изменялась от –0,69 до +1,23 °С (0,35 \pm 0,22 °С), зарегистрировано ее снижение с запада на восток; в придонном горизонте температура варьировала от –1,15 до 0,17 °С (–0,66 \pm 0,19 °С), наибольшие значения фиксировали на западе исследуемого района, наименьшие – в центральной части. Средняя соленость воды поверхностного слоя составляла 33,39 \pm 0,18 ‰ (32,56–33,84 ‰), придонного – 34,51 \pm 0,17 ‰ (33,70–34,90 ‰).

Размерно-возрастная структура популяций. Возрастная структура популяции *C. finmarchicus* характеризовалась отсутствием копеподитов I–II как в 2006, так и в 2007 г. В составе группировки *C. hyperboreus* в 2006 г. отмечены только взрослые рачки и V копеподиты, в 2007 г. встречали все стадии. *Calanus glacialis* был представлен всеми возрастными группами в оба периода.

Средние размеры возрастных стадий *C. finmarchicus* в 2006 г. были выше, чем в 2007 г. (табл. 2). Только в случае копеподитов III и самцов были отмечены достоверные отличия средней длины тела (тест Манна–Уитни, $p < 0,05$). Распределение копеподитов IV, самок и самцов по размерам в 2006 г. было унимодальным, копеподитов III и V (в оба года), IV (в 2007 г.) – бимодальным, самок в 2007 г. – полимодальным (рис. 1).

Средние показатели длины цефалоторакса *C. glacialis* отличались друг от друга на протяжении обоих периодов исследования (табл. 2), достоверных различий не

Длина цефалоторакса (мм) видов р. *Calanus* в районе архипелага Земля Франца-Иосифа в августе 2006 и 2007 гг.

Стадия	2006 г.		2007 г.	
	Min–Max	Mean ± SE	Min–Max	Mean ± SE
<i>Calanus finmarchicus</i>				
I	–	–	–	–
II	–	–	–	–
III	1,125–1,475	1,300 ± 0,005	1,125–1,475	1,038 ± 0,039
IV	1,300–1,975	1,625 ± 0,005	1,300–1,850	1,515 ± 0,007
V	1,800–2,675	2,188 ± 0,005	1,750–2,700	2,174 ± 0,013
VI F	2,500–3,000	2,820 ± 0,004	2,500–3,000	2,754 ± 0,013
VI M	2,350–2,775	2,606 ± 0,007	2,225–2,500	2,260 ± 0,017
<i>Calanus glacialis</i>				
I	0,800–0,975	0,879 ± 0,000	0,800–0,975	0,894 ± 0,001
II	1,225–1,425	1,315 ± 0,000	1,225–1,400	1,301 ± 0,001
III	1,500–1,975	1,775 ± 0,001	1,500–1,975	1,752 ± 0,003
IV	2,050–2,800	2,390 ± 0,001	2,050–2,925	2,437 ± 0,005
V	2,900–3,800	3,305 ± 0,001	2,900–3,900	3,315 ± 0,006
VI F	3,075–4,200	3,657 ± 0,002	3,150–4,475	3,823 ± 0,007
VI M	2,500–2,950	2,722 ± 0,003	2,450–3,100	2,838 ± 0,014
<i>Calanus hyperboreus</i>				
I	–	–	1,075–1,475	1,275 ± 0,035
II	–	–	1,650–1,950	1,800 ± 0,031
III	–	–	2,075–3,000	2,623 ± 0,054
IV	–	–	3,075–4,000	3,537 ± 0,013
V	4,200–5,800	5,140 ± 0,011	4,225–5,825	4,951 ± 0,011
VI F	6,350–7,550	7,125 ± 0,023	5,925–6,975	6,337 ± 0,014
VI M	4,100–4,450	4,238 ± 0,037	4,250–4,475	4,346 ± 0,013

Примечание. Min, Max, Mean – минимальная, максимальная, средняя длины соответственно, SE – ошибка среднего. I–V – копеподитные стадии, VI F, VI M – самки и самцы соответственно.

установлено только для копеподитов II (тест Манна–Уитни, $p < 0,05$). При этом в 2007 г. рачки были крупнее, чем в 2006 г., за исключением копеподитов II и III. Один модальный класс был характерен для копеподитов I в 2006 г. и II в 2007 г., бимодальность отмечена для копеподитов I (в 2007 г.), II (в 2006 г.), III–IV (в оба года), V и самок (в 2006 г.), в остальных случаях было выражено полимодальное распределение рачков по размерам цефалоторакса (рис. 2).

Сравнение средних показателей длины тела возрастных стадий *C. hyperboreus*, отмеченных в 2006 г. и 2007 г. (табл. 2), выявило, что копеподиты V и самки были достоверно крупнее в 2006 г. (тест Манна–Уитни, $p < 0,001$), тогда как самцы – в 2007 г. ($p < 0,001$). Размерные спектры младших копеподитов I и II, отмеченных на ст. 40 (в 2007 г.), и самок в 2006 г. были унимодальными. Распределение копеподитов III и IV (в 2007 г.), V (в оба года) и самок в 2007 г. было биомодальным (рис. 3).

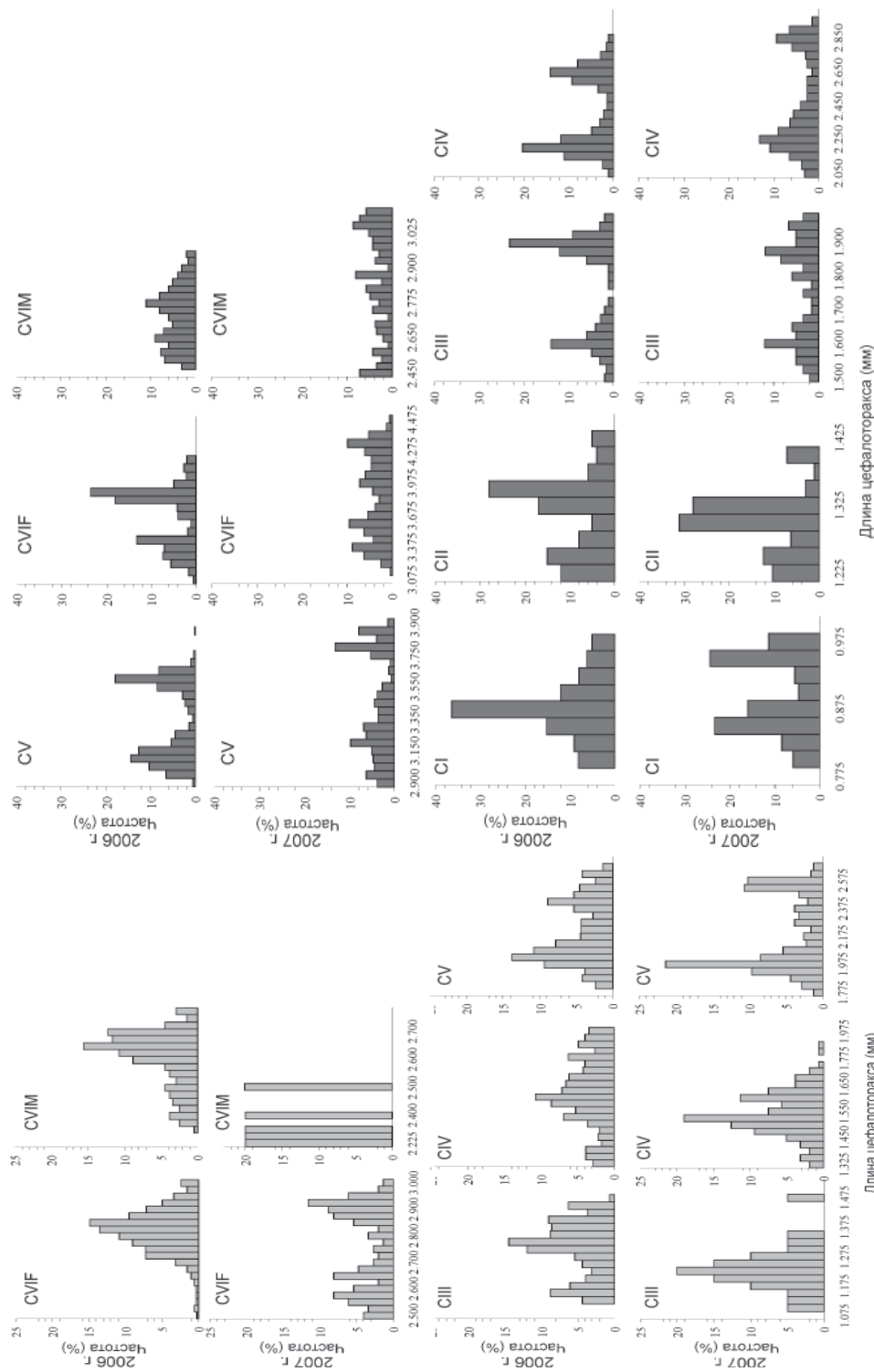


Рис. 1. Размерная структура популяции *Salinus finitangiticus* в районе архипелага Земля Франца-Иосифа в 2006 и 2007 гг. I–V – коцепидные стадии, VIF, VIM – самки и самцы соответственно.

Рис. 2. Размерная структура популяции *Salinus glacialis* в районе архипелага Земля Франца-Иосифа в 2006 и 2007 гг. Обозначения см. рис. 1.

Таблица 3

Коэффициенты корреляции между размерами тела видов р. *Salinus* и гидрологическими характеристиками

Вид, стадии	Поверхностный слой		Придонный слой	
	T, °C	S, %	T, °C	S, %
2006 г.				
<i>C. finmarchicus</i> I–III	0,023	-0,046	-0,355	0,235
<i>C. finmarchicus</i> IV–V	-0,114	-0,127	-0,201	-0,102
<i>C. finmarchicus</i> VI F, VI M	0,315	-0,089	-0,322	0,140
<i>C. glacialis</i> I–III	-0,653*	-0,234	-0,101	-0,269
<i>C. glacialis</i> IV–V	-0,752*	-0,301	-0,202	-0,354
<i>C. glacialis</i> VI F, VI M	-0,687*	-0,255	-0,343	-0,288
<i>C. hyperboreus</i> I–III	-0,558*	-0,156	-0,111	-0,403
<i>C. hyperboreus</i> IV–V	-0,610*	-0,147	-0,282	-0,342
<i>C. hyperboreus</i> VI F, VI M	-0,412	-0,220	-0,362	-0,287
2007 г.				
<i>C. finmarchicus</i> I–III	-0,478	-0,423	0,368	-0,356
<i>C. finmarchicus</i> IV–V	-0,368	-0,388	0,265	-0,402
<i>C. finmarchicus</i> VI F, VI M	-0,456	-0,347	0,412	-0,354
<i>C. glacialis</i> I–III	-0,693*	-0,547*	0,642*	-0,125
<i>C. glacialis</i> IV–V	-0,589*	-0,598*	0,536*	-0,231
<i>C. glacialis</i> VI F, VI M	-0,545*	-0,546*	0,545*	-0,223
<i>C. hyperboreus</i> I–III	-0,534*	-0,612*	0,789*	-0,123
<i>C. hyperboreus</i> IV–V	-0,602*	-0,623*	0,854*	-0,114
<i>C. hyperboreus</i> VI F, VI M	-0,566*	-0,587*	0,689*	-0,142

Примечание. * – $p < 0,05$

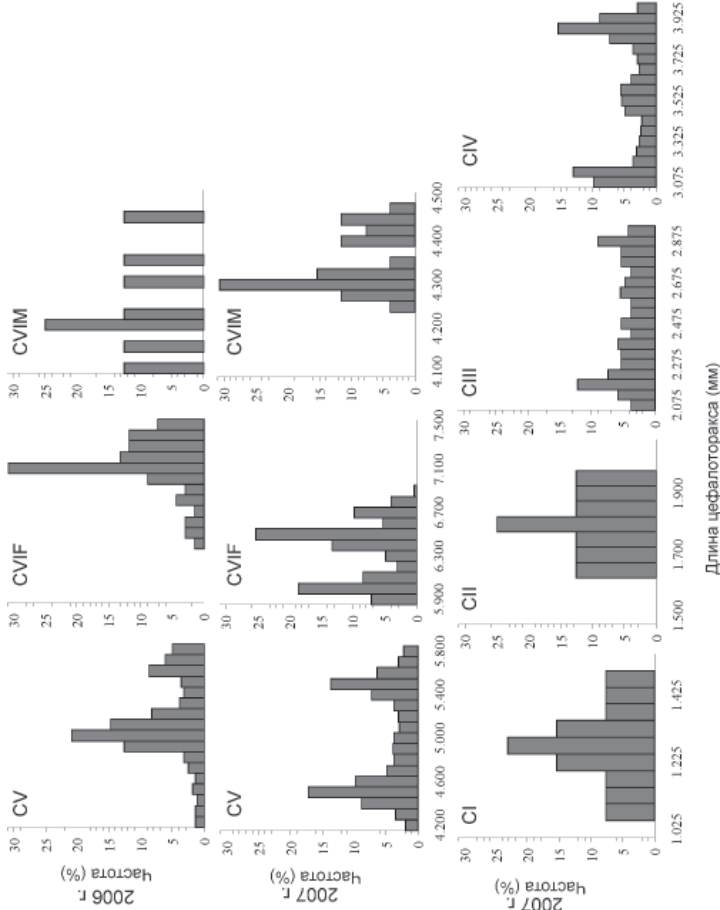


Рис. 3. Размерная структура популяции *Salinus hyperboreus* в районе архипелага Земля Франца-Иосифа в 2006 и 2007 гг. Обозначения см. рис. 1.

Таким образом, в составе популяций *C. finmarchicus*, *C. glacialis* и *C. hyperboreus* распределение рачков по длине цефалоторакса для большинства стадий развития было бимодальным.

Влияние факторов среды (температура и соленость). В 2006 и 2007 гг. с понижением температуры поверхностного слоя воды происходило статистически достоверное повышение размеров самок *C. glacialis* и *C. hyperboreus* (табл. 3). Кроме того, для обоих этих видов было выявлено увеличение длины цефалоторакса с понижением поверхностной солености и увеличением придонной температуры в 2007 г. (табл. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

Гидрологические условия. Архипелаг ЗФИ расположен на границе Баренцева и Карского морей, а также Арктического бассейна Северного Ледовитого океана. Океанологические условия вод, омывающих его острова, определяются комплексом факторов. Во-первых, климатическими особенностями этого высокоширотного района – малым количеством солнечного тепла и наличием ледяного покрова в течение большей части года [Никифоров, Шпайхер, 1980]. Во-вторых, спецификой водных масс – наличием холодных вод Арктического бассейна, поступлением теплых атлантических вод, распреснением поверхностного слоя вод в летний период за счет таяния снега и льда, осолонением его в осенне-зимний период, фьордовым характером большинства заливов и ряда проливов [Никифоров, Шпайхер, 1980]. В-третьих, наличием ледников на 85 % площади его 200 островов, что оказывает существенное охлаждающее влияние на прилегающие к архипелагу воды [Никифоров, Шпайхер, 1980].

Свойства водных масс, омывающих архипелаг, подробно изложены в соответствующих работах [Никифоров, Шпайхер, 1980; Среда обитания..., 1994]. Для планктонных гидробионтов наибольшую роль играют температура и соленость воды, а также кормовые условия [Тимофеев, 1997, 2000]. Во время периода наших исследований было отмечено цветение фитопланктона [Дружкова, 2009], т.е. копеподы развивались при избытке пищи.

В северной части Баренцева моря температура воды поверхностного слоя в августе варьирует в широких пределах в зависимости от года исследований ($-0,89...4,75$ °C), соленость изменяется в пределах $32,47-34,87$ ‰ [Matishov et al., 1998], среднемноголетние значения этих показателей составляют $0,05 \pm 0,03$ °C и $34,01 \pm 0,05$ ‰ [Matishov et al., 2000]. В придонном слое колебания температуры составляют $-1,85...1,12$ °C ($-0,70 \pm 0,04$ °C), солености – $34,18-35,52$ ‰ ($34,62 \pm 0,08$ ‰). Отмеченные нами величины температуры поверхностного слоя воды превышали типичные для августа показатели в 2006 и 2007 гг. на $0,53$ °C и на $0,30$ °C соответственно. Значения температуры придонного слоя были незначительно выше (в 2006 г. на $0,13$ °C, в 2007 г. на $0,04$ °C) обычных для этого времени года температур. Соленость как поверхностного, так и придонного слоев соответствовала среднемноголетним показателям в оба периода исследований [Matishov et al., 2000]. Приведенные нами данные, а также опубликованные ранее результаты многолетних исследований ММБИ [Матишов и др., 2010] подтверждают увеличение температуры воды в Арктике. Недавние модельные исследования показали, что данный процесс может негативно сказаться на численности и биомассе арктических видов, но при этом может привести к возрастанию обилия атлантических и космополитных видов [Ellingsen et al., 2008]. Таким образом, термические условия, видимо, были благоприятны для развития планктона атлантического происхождения, особенно в 2006 г., который относился к категории аномально теплых лет [Матишов и др., 2010].

Не менее важный фактор, обуславливающий распределение планктона, – это течения [Тимофеев, 1997, 2000]. На севере архипелага с направлением к проливу Фрама движутся поверхностные арктические воды трансарктического потока. Под ними располагаются противоположно направленные атлантические воды Шпицбергенской ветви Норвежского течения [Среда обитания..., 1994]. Воды трансарктического течения могут занимать крайнее северное положение; при этом вдоль западных и восточных островов архипелага в поверхностных слоях наблюдаются выносные потоки, которые подпитываются водами Западно-Новоземельского течения и течением Святой Анны [Среда обитания..., 1994]. В этом случае по глубоководным желобам в Карское море и в проливы ЗФИ усиливается приток теплых атлантических вод. В другом случае воды трансарктического потока как бы омывают весь архипелаг и вызывают два течения в Баренцевом море: первое – течение острова Медвежьего, второе – Восточно-Шпицбергенское течение, несущее у берегов архипелага только поверхностные воды Арктического бассейна [Среда обитания..., 1994]. В этой ситуации все проливы и заливы архипелага в основном заняты поверхностными водами Арктического бассейна, и лишь в наиболее глубоких проливах в придонных слоях можно наблюдать воды атлантического происхождения [Среда обитания..., 1994]. В нашем случае, по всей видимости, имел место первый случай, поскольку в поверхностном слое в 2006 и 2007 гг. температура воды была выше, чем обычно [Матишов и др., 2010].

Возрастная и размерная структура популяций. Соотношение стадий развития планктонных ракообразных во многом отражает специфику протекания их жизненных циклов. Исчерпывающая информация о развитии и размножении видов р. *Calanus* получена для южной [Фомин, 1995], центральной и северо-западной частей Баренцева моря [Melle, Skjoldal, 1998; Falk-Petersen et al., 1999; Pasternak et al., 2002], Гренландского моря [Hirche, 1997; Kwasniewski et al., 2003; Arnkvaern et al., 2005; Hop et al., 2006] и залива Диско [Madsen et al., 2001]. Как правило, массовый нерест *C. finmarchicus* и *C. glacialis* приурочен к периоду весеннего цветения фитопланктона, время наступления которого существенно варьирует. В заливе Диско, Гренландском море и атлантических водах Баренцева моря основную часть популяций *C. finmarchicus*, *C. glacialis* в июле–августе составляют копеподиты I–III стадий [Melle, Skjoldal, 1998; Madsen et al., 2001; Kwasniewski et al., 2003]. Пик размножения рачков этих двух видов приходится на май–июнь [Hirche, 1997; Melle, Skjoldal, 1998; Madsen et al., 2001], хотя начало размножения отмечается в марте–апреле [Фомин, 1995; Тимофеев, 1997, 2000; Arnkvaern et al., 2005]. В Баренцевом море в направлении с юга на север происходит смещение сроков размножения *C. finmarchicus*, *C. glacialis* и, соответственно, возрастание доли младших копеподитов [Тимофеев, 2000]. В арктических водах центральной и северной частей Баренцева моря основная часть группировок *C. finmarchicus*, *C. glacialis* в июле–августе состоит из старших копеподитов и взрослых особей [Orlova et al., 2005], массовая продукция яиц этих видов отмечается в зависимости от географического положения в мае–июне [Melle, Skjoldal, 1998; Madsen et al., 2001; Kwasniewski et al., 2003]. *Calanus hyperboreus* в арктических морях (зал. Диско и Гренландское и Баренцево моря) в июле–августе представлен, как правило, старшими копеподитами и взрослыми стадиями; размножение данного вида начинается задолго до цветения фитопланктона в феврале–марте [Melle, Skjoldal, 1998; Madsen et al., 2001; Arnkvaern et al., 2005].

В районе ЗФИ летом только в популяции *C. glacialis* обнаружены все возрастные стадии. Сходная картина отмечена ранее. Так, в сентябре 1970 г. к востоку от ЗФИ доминировали копеподиты I–III стадий [Шувалов, Павштик, 1977]. Соотношение

копеподитов *C. glacialis* (преобладание молоди) позволяет с большой долей уверенности предполагать, что нерест вида в водах ЗФИ в 2006–2007 гг. был приурочен к середине июня. Бимодальное распределение размеров тела III–V копеподитов свидетельствует о том, что группировка *C. glacialis*, по всей видимости, состояла из двух популяций разного происхождения, одна из которых могла быть локальной или арктического происхождения, вторая, скорее всего, включала рачков, привнесенных течениями из северо-западной или центральной части Баренцева моря. Подобная картина отмечена и для вод Шпицбергена [Kwasniewski et al., 2003; Nor et al., 2006].

В районе ЗФИ *C. finmarchicus* встречается редко, например, в августе 1991 г. в пробах были найдены только единичные половозрелые самки [Kosteyn, Kwasniewski, 1992]. Отсутствие в пробах 2006–2007 гг. младших копеподитов, а также температурный оптимум репродукции *C. finmarchicus* (3,1–3,5 °C; [Фомин, 1995]) дают все основания полагать, что в районе ЗФИ вид не размножается, а его популяция состоит из рачков, приносимых из других районов. Наличие двух модальных классов большинства возрастных стадий *C. finmarchicus* наводит на мысль, что его группировка у берегов ЗФИ состоит из особей, поступающих из прилегающих вод, например, она могла быть представлена рачками из Карского моря либо особями, которые транспортируются атлантическими водами из центральной части Баренцева моря. Сходный характер распределения был обнаружен в районе арх. Шпицберген. В Конгс-фьорде были найдены 2 популяции *C. finmarchicus*, одна из которых была локальной, а другая существовала за счет притока теплых атлантических вод [Kwasniewski et al., 2003].

Другая ситуация отмечена для *C. hyperboreus*. Только в 2007 г. помимо взрослых особей и V копеподитов были отмечены копеподиты III–IV. Молодь присутствовала только на одной станции (ст. 40 в 2007 г.). Это свидетельствует о том, что нереста рачков этого вида в 2006 г., скорее всего, не происходило, тогда как в 2007 г. *C. hyperboreus*, видимо, размножился в центральной части исследуемой акватории. Эффективному нересту *C. hyperboreus*, для репродукции которого наиболее благоприятны температуры 0–1 °C [Copever, 1962], возможно, могла препятствовать аномально высокая температура воды в районе исследования в 2006 г. Только в 2007 г. в точке, где была зафиксирована самая низкая поверхностная температура, были отмечены все копеподитные стадии *C. hyperboreus*. С другой стороны, вполне вероятно, что группировки *C. hyperboreus* в 2006 и 2007 гг. существенно различались и включали рачков разных популяций, присутствие которых можно связать с динамической системой течений, существующей в районе архипелага [Среда обитания..., 1994]. Размерные спектры взрослых особей и V копеподитов *C. hyperboreus* существенно различались в 2006 и 2007 гг. С учетом того, что рассматриваемые стадии характеризуются наибольшим временем жизни, можно предположить, что развитие *C. hyperboreus* в водах ЗФИ длится не менее 3–4 лет. По всей видимости, основная доля рачков этого вида представлена особями, которые приносятся из других районов, существование крупной локальной популяции представляется маловероятным, поскольку, как отмечалось ранее, в данном районе зарегистрирован интенсивный водообмен. Для высокоарктических районов показано, что жизненный цикл *C. hyperboreus* занимает 3–5 лет [Melle, Skjoldal, 1998; Madsen et al., 2001; Arnkvaern et al., 2005; Falk-Petersen et al., 2007]. Наиболее полно наши данные по возрастной структуре популяций *C. glacialis* и *C. hyperboreus* соответствовали данным, полученным в августе 1991 г. [Kosteyn, Kwasniewski, 1992]. Таким образом, только *C. glacialis* эффективно размножился в районе ЗФИ в августе 2006–2007 гг., существование популяций *C. finmarchicus*

и *C. hyperboreus* обеспечивалось притоком особей из других районов за счет динамической системы течений.

Влияние факторов среды (температура и соленость). Несмотря на то, что конечные размеры тела контролируются океанологическими факторами, действующими на протяжении всей жизни организма, в ряде случаев анализ корреляций обилия, биомассы и размеров тела зоопланктона с текущими океанографическими показателями широко применяется в морских исследованиях, поскольку может дать интересную информацию [Тимофеев, 1997]. Влияние температуры на длину тела животных является хорошо известным фактом и для наземных организмов носит название «правило Бергмана». Данная закономерность хорошо проявляется и полярных районах Мирового океана – у морских животных размеры повышаются с юга на север [Clarke, 1983]. При этом общим биологическим механизмом, обеспечивающим проявление подобного правила, является возрастание размеров клеток у организмов, населяющих местообитания с более низкой температурой за счет увеличения продолжительности жизни [Тимофеев, 2000]. В нашем случае прослеживалось, что в водах с более низкой температурой поверхностного слоя рачки имели большие размеры тела (табл. 3). Подобной связи не наблюдалось только для *C. finmarchicus* в 2006 г. Обнаруженные корреляции можно объяснить тем, что размеры тел животных адаптированы к характеристикам водных масс, в пределах которых протекает их развитие [Тимофеев, 2000]. С другой стороны, размеры стадий были прямо связаны с температурой придонного слоя как в 2007 г., тогда как в 2006 г. отмечена обратная зависимость длины тела и температуры (табл. 3). В 2006 и 2007 гг. гидрологические условия (температура и соленость воды) в районе ЗФИ различались по величине и амплитуде, что, по-видимому, и обусловило проявление отмеченной тенденции. Кроме того, поскольку в каждом из исследованных периодов группировки *C. finmarchicus*, *C. hyperboreus*, и *C. glacialis* включали, видимо, рачков разного происхождения, то можно предположить, что их реакции на гидрологические факторы также могли отличаться в 2006 и 2007 гг.

Таким образом, распределение и размерно-возрастная структура популяций *C. finmarchicus*, *C. hyperboreus*, и *C. glacialis* на исследуемой акватории в августе 2006 и 2007 гг. главным образом были связаны с системой течений и гидрологическими характеристиками водных масс, слагающих данный район.

Автор благодарит коллег из ММБИ канд. геогр. наук Д.В.Моисеева за данные по температуре и солености воды и А.А.Олейника за отбор проб в 2007 г.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бродский К.А., Вышкварцева Н.В., Кос М.С., Мархасева Е.Л. Веслоногие ракообразные (Copepoda: Calanoida) морей СССР и сопредельных вод. Т. 1. Л.: Наука, 1983. 358 с.
- Виноградов М.Е., Шушкина Э.А. Функционирование планктонных сообществ эпипелагиали океана. М.: Наука, 1987. 240 с.
- Горюнова З.С., Шувалов В.С. Зоопланктон по сборам экспедиции на л/р «Ф.Литке» в 1955 г. // Тр. ААНИИ. 1964. Т. 259. С. 378–388.
- Дружкова Е.И. Особенности пространственного распределения нанофитопланктона в районе архипелага Земля Франца-Иосифа в летний период // Докл. РАН. 2009. Т. 427. № 5. С. 707–709.
- Закс Л. Статистическое оценивание. М.: Статистика, 1976. 598 с.
- Зеликман Э.А., Камшилов М.М. Многолетняя динамика биомассы планктона южной части Баренцева моря и факторы ее определяющие // Тр. ММБИ. 1960. Т. 2(6). С. 68–102.

- 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.
- Кособокова К.Н.* Новые данные о жизненном цикле *Calanus glacialis* в Белом море (на основе сезонных наблюдений за состоянием генеративной системы) // *Океанология*. 1998. Т. 38. № 3. С. 387–396.
- Матишов Г.Г., Дженюк С.Л., Моисеев Д.В., Жичкин А.П.* Климатические изменения морских экосистем европейской Арктики // *Проблемы Арктики и Антарктики*. 2010. № 3 (86). С. 7–21.
- Никифоров Е.Г. Шнайхер Р.О.* Закономерности формирования крупномасштабных колебаний гидрологического режима Северного Ледовитого океана. Л.: Гидрометеоздат, 1980. 269 с.
- Среда обитания и экосистемы Земли Франца-Иосифа (архипелаг и шельф) / Под ред. Г.Г.Матишова и др. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1994. 252 с.
- Тимофеев С.Ф.* Зоопланктон Баренцева моря // *Планктон морей Западной Арктики*. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1997. С. 266–295.
- Тимофеев С.Ф.* Экология морского зоопланктона. Мурманск: Изд-во МГПИ, 2000. 216 с.
- Фомин О.К.* Роль баренцевоморского калануса в трофической сети пелагиали моря. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1995. 119 с.
- Шувалов В.С., Павитиук Е.А.* Состав и распределение приповерхностного зоопланктона (гипонейстона) в районе Земли Франца-Иосифа // *Исслед. фауны морей*. 1977. Вып. 14 (22). С. 55–71.
- 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 // *J. Mar. Syst.* 2002. Vol. 38. P. 125–145.
- Arnkvaern G., Daase M., Eiane K.* Dynamics of coexisting *Calanus finmarchicus*, *Calanus glacialis* and *Calanus hyperboreus* populations in a high-Arctic fjord // *Polar Biol.* 2005. Vol. 28. P. 528–538.
- Clarke A.* Life in cold water: The physiological ecology of polar marine ectotherms // *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 1983. Vol. 21. P. 341–453.
- Conover R.J.* Metabolism and growth in *Calanus hyperboreus* in relation to its life cycle // *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer.* 1962. Vol. 153. P. 190–197.
- Ellingsen I.H., Dalpadado P., Slagstad D., Loeng H.* Impact of climatic change on the biological production in the Barents Sea // *Climatic Change*. 2008. Vol. 87. P. 155–175.
- Falk-Petersen S., Pedersen G., Kwasniewski S., Hegseth E.N., Hop H.* Spatial distribution and life-cycle timing of zooplankton in the marginal ice zone of the Barents Sea during the summer melt season in 1995 // *J. Plankton Res.* 1999. Vol. 21. P. 1249–1264.
- Falk-Petersen S., Timofeev S., Pavlov V., Sargent J.R.* Climate variability and possible effects on arctic food chains. The role of *Calanus* // *Environmental Challenges in Arctic-Alpine Regions. Arctic-Alpine Ecosystems and People in a Changing Environment. Part 2*. Berlin: Springer Verlag, 2007. P. 147–166.
- Hirche H.J.* Life cycle of the copepod *Calanus hyperboreus* in the Greenland Sea // *Mar. Biol.* 1997. Vol. 128. P. 607–618.
- Hirche H.J., Mumm N.* Distribution of dominant copepods in the Nansen Basin, Arctic Ocean, in summer // *Deep-Sea Res.* 1992. Vol. 39. Suppl. issue №. 2A. S485–S505.
- Hirche H.J., Niehoff B.* Reproduction of the Arctic copepod *Calanus hyperboreus* in the Greenland Sea – field and laboratory observations // *Polar Biol.* 1996. Vol. 16. P. 209–219.
- Hop H., Falk-Petersen S., Svendsen H., Kwasniewski S., Pavlov V., Pavlova O., Søreide J.E.* Physical and biological characteristics of the pelagic system across Fram Strait to Kongsfjorden // *Prog. Oceanogr.* 2006. Vol. 71. P. 182–231.
- Kosobokova K.N.* The reproductive cycle and life history of the Arctic copepod *Calanus glacialis* in the White Sea // *Polar Biol.* 1999. Vol. 22. P. 254–263.

- Kosteyn Y., Kwasniewski S.* The near shore zooplankton of the Tikhaia Bay (Franz Josef Land) in August 1991 // Environmental Studies from Franz Josef Land with Emphasis on Tikhaia Bay, Hooker Island. Norsk Polarinstitut, Meddelser, 1992. P. 23–34.
- Kwasniewski S., Hop H., Falk-Petersen S., Pedersen G.* Distribution of *Calanus* species in Kongsfjorden, a glacial fjord in Svalbard // J. Plankton Res. 2003. Vol. 25. P. 1–20.
- Madsen S.D., Nielsen T.G., Hansen B.W.* Annual population development and production by *Calanus finmarchicus*, *C. glacialis* and *C. hyperboreus* in Disko Bay, western Greenland // Mar. Biol. 2001. Vol. 139. P. 75–93.
- Matishov G., Zuyev A., Golubev V., Adrov N., Slobodin V., Levitus S., Smolyar I.* Climatic Atlas of the Barents Sea 1998: Temperature, salinity, oxygen. NOAA Atlas NESDIS 26. U.S. Government Printing Office, Washington D.C., 1998. 130 p. + CD.
- Matishov G., Makarevich P., Timofeev S., Kuznetsov L., Druzkov N., Larionov V., Golubev V., Zuyev A., Denisov V., Iliyn G., Kuznetsov A., Denisenko S., Savinov V., Shavikin A., Smolyar I., Levitus S., O'Braien T., Baranova O.* Biological Atlas of the Arctic Seas 2000: Plankton of the Barents and Kara Seas. NOAA Atlas NESDIS 39, U. S. Government Printing Office, Washington D.C., 2000. 348 p.
- Melle W., Skjoldal H.R.* Reproduction and development of *Calanus finmarchicus*, *C. glacialis* and *C. hyperboreus* in the Barents Sea // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1998. Vol. 169. P. 211–228.
- Niehoff B., Hirche H.J.* The reproduction of *Calanus finmarchicus* in the Norwegian Sea in spring // Sarsia. 2000. Vol. 85. P. 15–22.
- 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 // J. Mar. Sci. 2005. Vol. 62. P. 1281–1292.
- Pasternak A.F., Wexels Riser C., Arashkevich E., Rat'kova T., Wassmann P.* *Calanus* spp. grazing affects egg production and vertical carbon flux (the marginal ice zone and open Barents Sea) // J. Mar. Syst. 2002. Vol. 38. P. 147–164.
- Pasternak A., Arashkevich E., Reigstad M., Wassmann P., Falk-Petersen S.* Dividing mesozooplankton into upper and lower size groups: Applications to the grazing impact in the Marginal Ice Zone of the Barents Sea // Deep-Sea Res. II. 2008. Vol. 55. P. 2245–2256.
- Richter C.* Regional and seasonal variability in the vertical distribution of mesozooplankton in the Greenland Sea // Ber. Polarforsch. 1994. Vol. 154. P. 1–90.

V.G.DVORETSKY

**SIZE STRUCTURE OF *CALANUS FINMARCHICUS*, *C. GLACIALIS* AND
C. HYPERBOREUS POPULATIONS IN INSHORE WATERS
OF FRANZ JOSEF LAND ARCHIPELAGO IN AUGUST 2006 AND 2007**

The spatial distribution and size structure of Calanus species populations were investigated near Franz Joseph Land archipelago in August 2006 and 2007. Surface and bottom water temperatures exceeded average multi-annual values. Older copepodite stages prevailed in the C. finmarchicus and C. hyperboreus populations, while young copepodids (CI–CIII) were predominant in C. glacialis. Prosome length distributions for most of the developmental stages of the Calanus species were bimodal. C. glacialis and C. hyperboreus prosome lengths were negatively correlated to surface temperature. Age–size structures and distributions of the species were related to the water mass dynamics and hydrological parameters.

Keywords: zooplankton, copepods, size, Barents Sea.