

Kulczynski V. Araneae et Oribatidae. Exped. Ross. Insul. Novo-Sibir., St. Petersburg // Ann. Zool. Acad. Imp. Sci. St. Petersburg, 1908a. V. 7. P. 335–352.

Kulczynski V. Araneae et Oribatidae. Exped. Ross. Insul. Novo-Sibir., St. Petersburg // Mem. Acad. Imp. Sci. St. Petersburg, 1908b. V. 8. № 18(7). 97 p.

Lebedeva N.V., Lebedev V.D. Diversity of oribatid mites (Acari: Oribatei) and other soil microarthropods in the plumage of raptors // Caucasian Entomological Bull. 2007. V. 3(1). P. 9–18.

Lebedeva N.V., Lebedev V.D. Transport of oribatid mites to the Polar areas by birds // Integrative Acarology. L.Vial.: EURAAC Publ., 2008. P. 359–367.

MacArthur R., Wilson E.O. The theory of island biogeography. Princeton, N.Y.: Princeton Univ. Press, 1967. 203 p.

New records of mites (Arachnida: Acari) from Sable Island, Nova Scotia, Canada / C.G.Majka, V.Behan-Pelletier, D.Bajerlein et al. // Can. Entomol. 2007. V. 139. P. 690–699.

Niedbala W. Oribatei (Acari) of Shpitsbergen // Bull. Acad. Pol. Sci. 1971. V. 11. P. 737–742.

Northwest Svalbard during the last glaciation: ice-free areas existed / J.Y.Landvik, E.J.Brook, L.Gualtieri et al. // Geology. 2003. V. 31. P. 905–908.

Norton R.A. Phoretic mites associated with the hermit flower beetle, *Osmoderma eremicola* (Knoch) (Coleoptera: Scarabaeidae) // Amer. Midl. Nat. 1973. V. 90(2). P. 447–449.

Seniczak S., Plichta W. Structural dependence of moss population (Acari, Oribatei) on patchiness of vegetation in moss-lichen-tundra at the north coast of Hornsund, West Spitsbergen // Pedobiologia. 1978. V. 18(8). P. 145–152.

Solhøy T. *Camisia foveolata* Hammer, 1955 (Acari, Oribatei) found in Norway and on Svalbard // Norw. J. Entomol. 1976. V. 23(1). P. 89.

Survival of saltwater immersion by terrestrial invertebrates. Implications for the colonization of Arctic island / S.J.Coulson, I.D.Hodkinson, N.R.Webb, J.A.Harrison // Functional Ecology. 2002. V. 16. P. 353–356.

Thor S. Beiträge zur Kenntnis der Invertebraten Fauna von Svalbard. Skrifter om Svalbard og Ishavet. 1930. № 27. 156 s.

Trägårdh J. Beiträge zur Fauna der Baren-Insel // Bihang till K. Svenska Vet.-Akad. Handlingar, 1900. V. 26(4). S. 1–26.

Trägårdh J. Monographie der arktischen Acariden. Jena, 1904. 78 s.

Trägårdh J. Acari // Report of the Scientific results of the Norwegian expedition to Novaya Zemlya 1921. Oslo, 1928. V. 40. P. 1–11.

УДК (574.583 + 591.524.12) (268.45)

В.Г.Дворецкий

Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН, г. Мурманск, Россия

СОВРЕМЕННЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ЗООПЛАНКТОНА В БАРЕНЦЕВОМ МОРЕ

Аннотация

Анализируются результаты исследований планктонных ракообразных Баренцева моря, выполненные ММБИ за последние несколько лет. Изучены пространственные вариации биомассы зоопланктона, особенности протекания жизненного цикла, динамика обилия, биомассы и продукции массового планктонного рачка *Oithona similis* в Кольском заливе, проведено выделение группировок данного вида в Баренцевом море, изучено биологическое разнообразие зоопланктона.

MODERN INVESTIGATIONS OF ZOOPLANKTON IN THE BARENTS SEA

Abstract

The paper is devoted to the analysis of research findings of the Barents Sea planktonic crustaceans carried out by the Murmansk Marine Biological Institute in the past few years. Spatial variations of zooplankton biomass, life-cycle specific features, dynamics of abundance, biomass and production of the dominant plankton copepod *Oithona similis* in the Kola Bay and zooplankton biodiversity were studied, as well as groupings of species were singled out for the Barents Sea.

Баренцево море – крупнейшее среди арктических шельфовых морей Северного Ледовитого океана. Оно занимает примерно 30 % всего шельфа Мирового океана. На Баренцево море приходится примерно 49 % первичной продукции арктического шельфа (Food ..., 2006). Баренцево море свободно от льда на протяжении всего года на юге и юго-западе, не подвержено влиянию пресного стока в центре и на севере, его гидрологический режим во многом определяется воздействием вод атлантического происхождения (Matishov et al., 2009). Кроме того, рассматриваемая акватория является крупнейшим арктическим промысловым районом.

Русские ученые интенсивно исследовали планктонные сообщества Баренцева моря, особенно в первой половине XX века (Тимофеев, 2000; Biological ..., 2000). В течение последнего времени (начиная с 1970-х гг.) изучались в основном особенности распределения количественных показателей планктона, формирование зон биопродуктивности, проводилась оценка промысловых запасов рыб. На современном этапе исследования носят комплексный характер – на основе полученных данных строятся модели экосистемы Баренцева моря, оцениваются потоки органического вещества в пелагических и донных сообществах, делаются попытки выявить влияние климата на экосистемные и биоокеанологические процессы (Food ..., 2006; Ecosystem ..., 2009).

Распределение веслоногих ракообразных у берегов архипелага Новая Земля (август 2006 г.). Наиболее полно мезозoopланктон Баренцева моря исследован в его южной и юго-западной частях (Дегтерева, 1979; Тимофеев, 2000). Восточный сектор моря изучен хуже, основные сведения были получены о качественном составе и распределении крупных массовых видов копепод (Тимофеев, 1995; Орлова и др., 2004). Район, прилегающий к архипелагу Новая Земля, имеет большое значение с промысловой точки зрения, так как здесь происходит нагул ценных видов рыб. Определяющую роль в формировании кормовой базы ихтиопланктона и молоди рыб играют веслоногие ракообразные, которые составляют основную долю мезозoopланктона в восточной части моря. С другой стороны, zooplankton – это хороший индикатор климатических изменений (Naus et al., 2005). За последние годы отмечено повышение температуры воды в Баренцевом море (Бойцов, 2006), поэтому информация о текущем состоянии мезозoopланктона необходима, чтобы выявить, как потепление сказалось на составе и количественных показателях сообщества.

Пробы zooplankton отбирали при помощи сети Джели (168 мкм) в слое от дна до поверхности или 100–0 м в ходе рейса НИС “Дальние Зеленцы” (рис. 1). Для фиксации применяли 40 %-й раствор нейтрального формалина. Пробы об-

рабатывали по стандартной методике (Руководство ..., 1980). Науплии копепод рассматривали как самостоятельные группы. Численность веслоногих ракообразных пересчитывали на 1 м^2 . Биомассу вычисляли, используя размерно-весовые зависимости (Richter, 1994) и номограммы (Численко, 1968). Для оценки биоразнообразия применяли индексы Шеннона (Shannon, Weaver, 1963), Менхиника (Menhinick, 1964), Маргалефа (Margalef, 1957) и Симпсона (Simpson, 1943). Математическую обработку данных проводили с использованием методов описательной статистики (Biostatistics ..., 2004). Для сравнения структуры сообщества копепод разных станций использовали метод кластерного анализа (способ парных взвешенных средних) на основе матрицы сходства станций и метод многомерного непараметрического масштабирования (NMDS-метод) (Field et al., 1982). Мерой близости служили коэффициенты Чекановского-Серенсена (Sørensen, 1948), рассчитанные из трансформированных значений (корень 4-й степени) биомассы отмеченных видов. Различия гидрологических показателей и количества копепод между группами станций проверяли при помощи однофакторного дисперсионного анализа.



Рис. 1. Карта района отбора проб в восточной части Баренцева моря в августе 2006 г. Цифры – номера станций

Средняя температура поверхностного слоя (0–50 м) составляла $3.11 \pm 0.13 \text{ }^\circ\text{C}$, соленость – $34.43 \pm 0.02 \text{ ‰}$. Численность мезозoopланктона изменялась в диапазоне $4704\text{--}85103 \text{ экз/м}^2$, биомасса – $382\text{--}7377 \text{ мг сухой массы на } 1 \text{ м}^2$. Веслоногие ракообразные вместе с науплиями были доминирующей группой, составляя 79–98 и 61–98 % суммарного обилия и биомассы соответственно (рис. 2). В районе отмечено 12 видов копепод (Dvoretsky, Dvoretsky, 2009a). *Calanus finmarchicus*, *Oithona similis*, *Pseudocalanus minutus* и *P. acuspes* были наиболее массовыми видами на всех станциях. По биомассе повсеместно преобладали крупные каляниды *Calanus finmarchicus* и *C. glacialis*. На основе кластерного анализа выделено

3 группы станций (рис. 3а), которые слабо различались как по гидрологическим показателям, так и по численности и биомассе копепод, за исключением *Calanus hyperboreus*, *Metridia longa* и *P. minutus*. Вместе с тем, были зарегистрированы достоверные отличия в показателях биоразнообразия сообщества копепод (табл. 1).

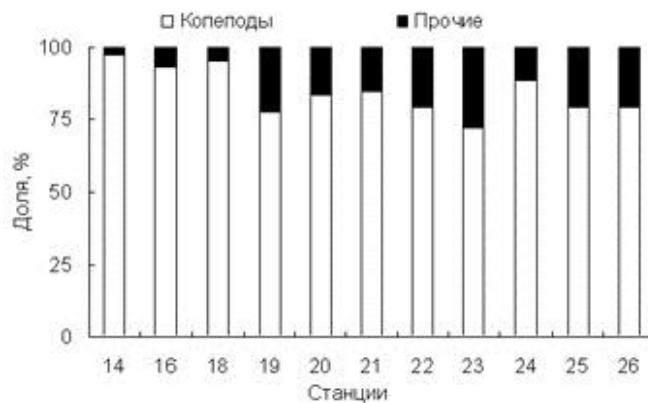


Рис. 2. Относительное обилие мезозoopланктона в районе архипелага Новая Земля в августе 2006 г.

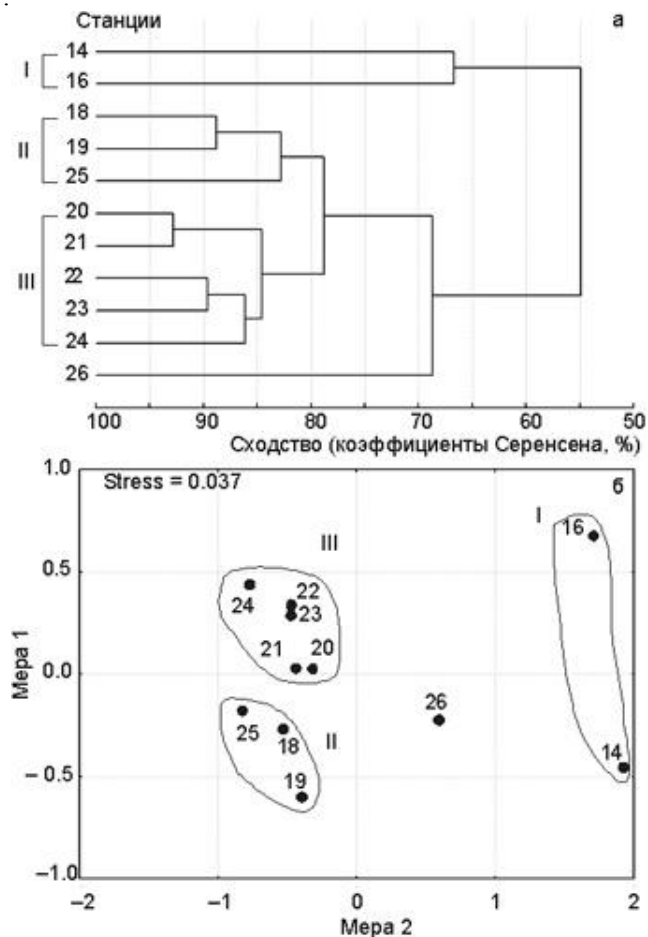


Рис. 3. Результаты кластерного (а) и NMDS-анализа (б) структуры сообщества копепод в районе архипелага Новая Земля в августе 2006 г.

Численность, биомасса копепод, индексы биоразнообразия и гидрологические показатели в пределах каждого кластера и результаты анализа отличий этих параметров в районе архипелага Новая Земля в августе 2006 г.

Вид	Группа I		Группа II		Группа III		Анализ отличий	
	мин	макс	мин	макс	мин	макс	F	P
Численность, экз/м ²								
<i>Calanus finmarchicus</i>	1903.1	2676.3	5273.5	11997.7	6518.6	40689.7	1.45	0.30
<i>Calanus glacialis</i>	0.0	0.0	1072.9	4464.2	1125.4	5254.8	1.99	0.21
<i>Calanus hyperboreus</i>	0.0	0.0	27.9	130.2	0.0	0.0	4.79	<0.05
<i>Metridia longa</i>	0.0	46.5	55.8	279.0	358.1	2790.2	4.75	<0.05
<i>Microcalanus pusillus</i>	0.0	46.5	0.0	93.0	0.0	1069.6	1.20	0.36
<i>Microcalanus pygmaeus</i>	0.0	186.0	0.0	1302.1	37.2	3255.2	1.27	0.34
<i>Microsetella norvegica</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	27.9	0.44	0.66
Copepoda nauplii	0.0	107.0	0.0	2473.9	0.0	4185.2	1.07	0.39
<i>Oithona atlantica</i>	0.0	186.0	0.0	348.8	0.0	2320.5	1.58	0.27
<i>Oithona similis</i>	1497.4	3311.0	1442.5	7370.7	2729.7	19345.1	3.14	0.11
<i>Pseudocalanus acuspes</i>	232.5	297.6	734.7	976.6	576.6	3503.4	1.01	0.41
<i>Pseudocalanus minutus</i>	0.0	297.6	1935.7	7386.5	1390.1	4870.5	4.75	<0.05
<i>Spinocalanus abyssalis</i>	0.0	37.2	0.0	0.0	0.0	0.0	2.80	0.13
Общая численность	4596.8	6227.8	10722.1	33747.7	15009.7	75616.5	2.93	0.12
Биомасса, мг сухой массы на 1 м ²								
<i>Calanus finmarchicus</i>	299.1	446.2	731.8	1383.5	900.5	5102.6	0.93	0.44
<i>Calanus glacialis</i>	0.0	0.0	378.6	1568.4	369.8	1815.2	1.90	0.22
<i>Calanus hyperboreus</i>	0.0	0.0	48.2	272.7	0.0	0.0	4.68	<0.05
<i>Metridia longa</i>	0.0	1.5	0.9	10.0	10.2	67.0	6.89	<0.05
<i>Microcalanus pusillus</i>	0.0	0.1	0.0	0.1	0.0	1.7	1.20	0.36
<i>Microcalanus pygmaeus</i>	0.0	0.3	0.0	2.1	0.1	5.2	1.27	0.34
<i>Microsetella norvegica</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.44	0.66
Copepoda nauplii	0.0	0.1	0.0	2.0	0.0	3.3	1.07	0.39
<i>Oithona atlantica</i>	0.0	0.6	0.0	1.0	0.0	6.8	1.58	0.27
<i>Oithona similis</i>	1.2	2.5	1.1	5.8	2.2	15.3	3.16	0.11
<i>Pseudocalanus acuspes</i>	1.2	1.2	3.6	5.0	2.6	28.8	0.80	0.49
<i>Pseudocalanus minutus</i>	0.0	1.8	18.6	54.2	11.8	28.8	4.73	<0.05
<i>Spinocalanus abyssalis</i>	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	2.80	0.13
Общая биомасса	305.7	450.3	1196.5	3263.9	1477.8	7009.9	1.22	0.35
Гидрологические показатели								
Температура, °C:								
поверхность	2.0	5.8	-0.5	4.8	0.2	4.9	2.88	0.12
дно	0.9	1.9	-1.1	0.7	-1.7	1.6	1.96	0.21
Соленость, ‰:								
поверхность	34.10	34.71	33.85	34.86	34.15	34.82	0.31	0.75
дно	34.68	34.79	34.61	34.92	34.85	34.92	3.44	0.09
Индексы разнообразия								
D _{mg}	0.593	0.687	0.647	0.959	0.683	0.852	2.26	0.17
D _{mn}	0.088	0.089	0.060	0.068	0.036	0.073	9.07	<0.05
H'	1.004	1.235	1.423	1.733	1.384	1.841	6.94	<0.05
D	0.382	0.448	0.220	0.309	0.201	0.363	5.56	<0.05

ПРИМЕЧАНИЕ. Температура и соленость приведены для поверхностного 50-метрового и придонного 10-метрового слоев. D_{mg}, D_{mn}, H', D – индексы Маргалефа, Менхиника, Шеннона и Симпсона соответственно.

Кластер (группа) I объединял 2 глубоководные станции, расположенные в южной части разреза. Средняя численность и биомасса копепод в пределах данной группы была в 4–7 и 6–7 раз меньше по сравнению с другими группами. Характерной особенностью первого комплекса было отсутствие *C. glacialis*, *C. hyperboreus* и *Microsetella norvegica*. Массовые виды *O. similis*, *C. finmarchicus* и *Pseudocalanus* spp. были представлены в основном старшими копеподами (85–95 %). Показатели разнообразия здесь были минимальными (табл. 1).

В состав группы II входили 2 мелководные станции центральной и одна глубоководная станция северной части исследованной акватории. Здесь были отмечены самые высокие средние значения обилия и биомассы *P. minutus* и *C. hyperboreus*. В популяциях *Calanus* spp. и *O. similis* доминировали копеподиты (60–85 %), в то время как *M. longa* и *Pseudocalanus* spp. были представлены I–III копеподами (50–60 %).

Группа III включала 5 глубоководных станций в центральной части разреза. В пределах кластера были зарегистрированы максимальные количественные показатели массовых видов веслоногих ракообразных. *Calanus finmarchicus*, *M. longa* и *Pseudocalanus* spp. были представлены младшими копеподами (50–80 %), *C. glacialis* и *O. similis* – копеподами V стадии и взрослыми стадиями (60–100 %). Показатели разнообразия здесь были максимальными (табл. 1).

Самая низкая температура была отмечена на станциях группы III, минимальная соленость была зарегистрирована на станциях группы I.

Станция 26 сильно отличалась от других по составу и количественным показателям. Здесь присутствовали лишь 7 видов, а суммарная биомасса была ниже по сравнению со значениями, отмеченными в пределах кластеров. По этой причине данная станция не была отнесена ни к одной из выделенных групп. NMDS-анализ подтвердил результаты кластерного анализа (рис. 3б).

Средние значения температуры и солености в августе 2006 г. соответствовали среднемноголетним показателям в южной и центральной частях района исследования, однако на севере температура поверхностного слоя была приблизительно на 2 °C больше, чем обычно (Климатический ..., 2004). Поскольку температура во многом определяет количественные показатели планктона (Дегтерева, 1979; Тимофеев, 1997, 2000), мы заключили, что в исследуемый период условия для развития копепод были благоприятными.

Состав сообщества копепод около берегов архипелага Новая Земля в 2006 г. во многом соответствовал предыдущим исследованиям, проведенным в юго-восточной части Баренцева моря и западной части Карского моря (Зеликман, 1961; Тимофеев, 1989). Количество видов копепод во многом зависит от района исследований, биологических сезонов и гидрологических факторов. Так, прибрежные районы, подверженные действию пресного стока, часто характеризуются повышенным видовым богатством. Весной количество видов выше, чем в другие сезоны; наконец, в годы, когда приток атлантических вод усиливается, в планктоне часто отмечаются тепловодные копеподы. Высокая однородность состава копепод в районе Новой Земли связана, скорее всего, с наличием замкнутого круговорота вокруг архипелага (Тимофеев, 1995). Популяционная структура веслоногих ракообразных, отмеченная нами (снижение доли старших копеподитов *C. finmarchicus* и *Pseudocalanus* spp. в направлении с юга на север), свидетельствует о том, что в пределах восточной части моря эти копеподы успешно размножаются. Другие массовые виды (*C. glacialis*, *C. hyperoreus*, *M. longa*), видимо, размножаются в основном в северной части района исследований.

Как и в случае качественного состава, количественные показатели сообщества копепод во многом определяются гидрологическими условиями, распределением водных масс и локальной циркуляцией. В целом, биомасса веслоногих рачков была существенно выше по сравнению с более ранними исследованиями (Дегтерева, 1960; Тимофеев, 1992; The relationship ..., 2005). В теплые годы суммарная биомасса мезозoopланктона в восточной части Баренцев моря существенно возрастает вследствие массового развития крупных копепод рода *Calanus* и *M. longa* (Орлова и др., 2004). Особенностью комплекса копепод в 2006

г. в районе Новой Земли было доминирование *C. finmarchicus*. Даже в северной части, где обычно преобладает *C. glacialis*, более теплолюбивый вид *C. finmarchicus* преобладал по биомассе. Скорее всего, подобное явление связано с мощным притоком теплых атлантических вод в Баренцевом море в 2006 г. Подобные эффекты были отмечены также в других арктических районах, например, в районе архипелага Шпицберген (The influence ..., 2006). Таким образом, состав, распределение и высокие количественные показатели сообщества веслоногих ракообразных в районе Новой Земли в августе 2006 г., по всей видимости, определялись аномально теплыми условиями исследуемого периода.

Продукция *Oithona similis* в Кольском заливе Баренцева моря. В последнее время все большее признание получает тот факт, что роль небольших копепод в трофических цепях пелагиали и формировании вторичной продукции планктона существенно значительнее, чем считалось ранее (Gallienne, Robins, 2001; Turner, 2004). В Баренцевом море наиболее многочисленным представителем планктонных ракообразных можно признать представителя отряда Cyclopoidea *Oithona similis* Claus, 1866. Данный вид в отдельные сезоны может превосходить как по обилию, так и по биомассе *Calanus finmarchicus*. Ее численность высока в течение всего года (в среднем – 500–1000 экз/м³), она составляет в отдельные сезоны до 90–95 % зоопланктона (Дворецкий, 2007). Ранее предполагалось, что данный вид является самым многочисленным среди всех пелагических ракообразных Мирового океана в целом (Evans, 1973). Последние работы подтверждают данное предположение (Turner, 2004).

Небольшие размеры делают *O. similis* важным кормовым объектом для личинок рыб, других копепод и эвфаузиид. Кроме того, в холодные годы именно *O. similis* служит основной пищей и для взрослых особей рыб-планктофагов. Ранее в Баренцевом море были изучены вопросы распределения этих рачков в южной и юго-западной частях моря в весенне-летний период (Дворецкий, 2008), выявлены особенности сезонной динамики вида в прибрежной зоне Восточного Мурмана (Фомин, 1978), а также получены некоторые данные о размерном составе популяций в губе Ярнышная (Тимофеев, 1994).

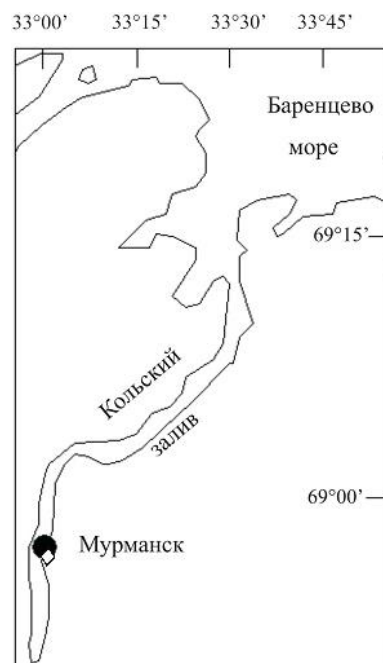


Рис. 4. Карта-схема отбора проб в Кольском заливе, 2004–2005 гг.

Кольский залив – это крупный фьорд Баренцева моря. Исследований особенностей продукционной биологии *O. similis* в нем ранее не проводили. Нами предпринята попытка оценить годовую продукцию *O. similis*.

Пробы зоопланктона были отобраны в Кольском заливе с 2004 по 2005 гг. со стационарной точки, расположенной в южной части залива (рис. 4). В расчетах использовали среднюю температуру для всего обловленного слоя (дно–поверхность). Из каждой пробы отбирали 50–500 экз. *O. similis*. У рачков определяли стадию развития, пол, измеряли длину цефалоторакса с использованием стереоскопического микроскопа МБС-10 (32- и 56-кратное увеличение). Численность стадий *O. similis* пересчитывали на 1 м². В периоды массового размножения вида подсчитывали количество яйценосных самок, у 40–50 особей измеряли яйца в обоих яйцевых мешках и рассчитывали средний диаметр. Общее число размножающихся самок *O. similis* в пробе считали как сумму количества самок с яйцевыми мешками и числа отсоединенных яйцевых мешков, деленного пополам. Численность яиц определяли умножением количества размножающихся самок на размер кладки.

Суммарная суточная продукция в период времени *i* (P_i) вычислялась как сумма продукций всех стадий:

$$P_i = P_f + P_c + P_m. \quad (1)$$

Суточную продукцию самок *O. similis* (P_f , мкгС/м² в сутки) получали умножением биомассы самок на удельную генеративную продукцию (SEPR, 1/сут.), которую рассчитывали по уравнению

$$SEPR = EPR \cdot \frac{W_{egg}}{W_f}, \quad (2)$$

где W_{egg} – содержание углерода яиц, W_f – масса тела самки, выраженная в углеродных единицах (Sabatini, Kjørboe, 1994):

$$W_f = 9.4676 \cdot 10^{-7} L^{2.71}, \quad (3)$$

где L – длина тела, мкм.

Скорость индивидуальной продукции яиц *O. similis* (EPR, количество яиц на самку в сутки) рассчитывали исходя из температуры воды и отношения числа яиц (экз/м²) к общему числу самок (экз/м²) по опубликованной ранее методике (Egg ..., 2002; Ward, Hirst, 2007).

Суточную продукцию копеподитов и самцов *O. similis* (P_c и P_m , мкгС/м² в сутки) рассчитывали умножением их биомассы на среднюю скорость роста (g_c или g_m). При этом g_m полагали равной SEPR (Sabatini, Kjørboe 1994; Williams, Muxagata, 2006), g_c – средняя скорость роста копеподитной стадии, которую считали по уравнению (Hirst, Bunker, 2003):

$$\text{Log}_{10}(g_c) = -1.528 + (0.0333 \cdot T) - 0.136 \cdot \text{log}_{10}(W_c), \quad (4)$$

где W_c – средняя масса копеподитов, вычисленная по уравнению (3), T – средняя температура воды, °С. Годовая интегральная продукция рассчитывалась по методу трапеций (Примаков, Бергер, 2007).

Среднесуточную удельную скорость продукции *O. similis* рассчитывали как отношение продукции за промежуток времени между двумя отборами проб к средней биомассе. Обработку полученных данных проводили методами описательной статистики. Все средние значения представлены со стандартной ошибкой (SE).

За период исследований температура поверхностного слоя воды варьировала от –0.5 (в марте) до 14 °С (в августе), в среднем составляя 6.5±0.7 °С. В

придонном слое минимальная температура была зарегистрирована в апреле (2.1 °С), максимальная – в августе (8.7 °С), среднегодовая температура (с марта по февраль) составила 4.6 ± 0.3 °С. На рисунке 5 показана сезонная динамика численности и возрастного состава *O. similis*. С декабря 2004 г. по начало мая 2005 г. общая численность копеподитов и взрослых особей колебалась в небольших пределах (рис. 5а). Минимальная численность отмечалась в марте. С середины мая отмечено массовое размножение *O. similis*, обилие достигало 4562 экз/м², в этот период в планктоне доминировали младшие копеподиты (рис. 5б), далее следовал спад численности (Dvoretzky, Dvoretzky, 2009b). С середины июля до середины сентября происходило повышение обилия исследованных стадий до годового максимума 7541 экз/м², к концу ноября следовал постепенный спад численности (рис. 5а). Среднегодовая величина обилия составила 2764 ± 290 экз/м². Сезонная динамика суммарной биомассы копеподитных и взрослых стадий *O. similis* характеризовалась наличием двух пиков – в мае (1.37 мгС/м²) и сентябре (3.29 мгС/м²) (рис. 6). Среднегодовое значение равнялось 1.25 ± 0.12 мгС/м² (Дворецкий, Дворецкий, 2009).

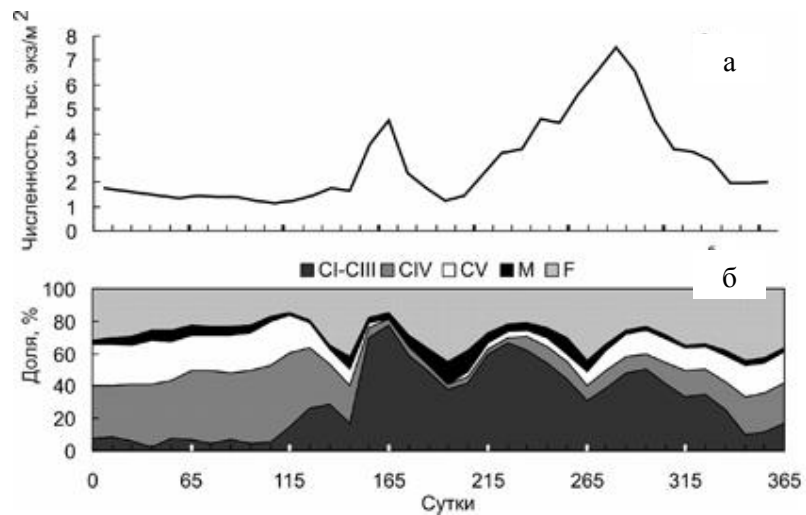


Рис. 5. Сезонная динамика обилия (а) и возрастного состава (б) копеподитов (CI–CV) и взрослых особей (M – самцы, F – самки) *Oithona similis* в Кольском заливе, 2004–2005 гг.

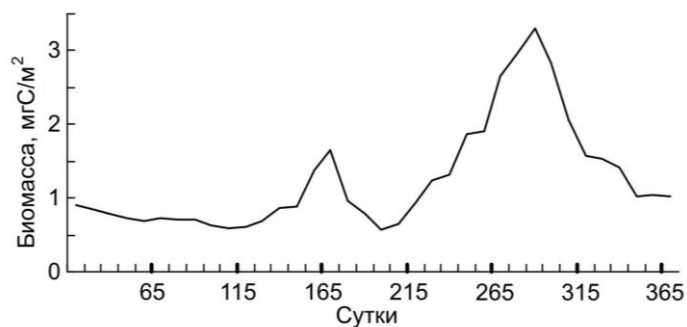


Рис. 6. Сезонная динамика суммарной биомассы копеподитов и взрослых особей *Oithona similis* в Кольском заливе, 2004–2005 гг.

Анализ репродуктивных характеристик *O. similis* показал, что в осенне-зимний период средняя доля размножающихся самок в популяции невелика и, как правило, не превышала 4 %. Максимальные относительные количества самок с яйцевыми мешками были отмечены в конце июня–начале июля (39 %) и в конце августа–начале сентября (28 %). Величина кладки слабо варьировала в течение года (12 ± 0.3 яиц на один яйцевой мешок). Максимальные показатели скорости индивидуальной продукции яиц *O. similis* (1.703 яйца на самку в сутки) и удельной генеративной продукции (0.0381 сут.) были зарегистрированы в июле.

Вариации среднесуточного уровня продукции старших копеподитов и взрослых особей *O. similis* показаны на рис. 7. В течение периода исследования регистрировалось три пика продукции – в мае, августе и октябре 2005 г. В целом, наиболее низкие значения продукции были отмечены в зимний период (16–30 мкгС/м² в сутки). Годовая продукция *O. similis* составила 7181 мкгС/м² в год. Если пересчитать полученные показатели на сырую массу (1 мкгС = 0.064 мг сырой массы; Виноградов, Шушкина, 1987), то средние значения годовой продукции, среднесуточной удельной продукции и годового Р/В-коэффициента *O. similis* составляли 14 мг/м³, 0.041 1/сут. и 12.0 соответственно.

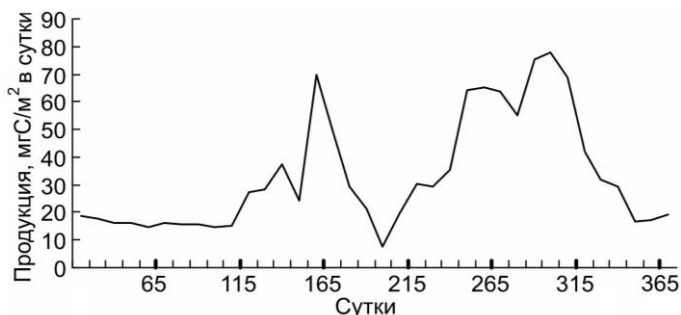


Рис. 7. Сезонная динамика суммарной суточной продукции копеподитов и взрослых особей *Oithona similis* в Кольском заливе, 2004–2005 гг.

Динамика численности популяции (рис. 5) и размеров тела *O. similis* свидетельствует о присутствии двух генераций данного вида в течение года. Летнее поколение рачков проходит свое развитие за 2 мес. (июль–август), тогда как осенняя генерация завершает свое развитие за 9–10 мес. (сентябрь–июнь). Согласно более ранним исследованиям в прибрежной части Восточного Мурмана (южная часть Баренцева моря), у данного вида на фоне общей численности выделялись четыре пика: в июне, сентябре, ноябре и конце декабря (Фомин, 1978). Примечательно, что полученные нами величины численности *O. similis* были ниже по сравнению с другими районами моря (Дворецкий, 2007, 2008). Подобные различия связаны, на наш взгляд, с рядом факторов, наиболее важными из которых являются гидрологические. Наше исследование было проведено в южной части Кольского залива, где динамика приливоотливных процессов существенно отличается от таковой в других прибрежных районах Баренцева моря. Кроме того, соленость в заливе ниже по сравнению с мористыми районами, что может ограничивать количественное развитие *O. similis*, а, следовательно, и снижать ее суммарную биомассу. Косвенным подтверждением нашего предположения служит то, что именно соленость воды лимитирует распространение данного вида в Балтийском море (Spatio-temporal ..., 2004). Отметим, что использованная нами сеть не позволяет количественно улавливать науплиев и

младших копепоидов *O. similis* (Gallienne, Robins, 2001). Следовательно, полученные величины обилия стадий ранних возрастов занижены в нашей работе в несколько раз. Вместе с тем, вклад этих групп в суммарную биомассу вида в зависимости от сезона может быть весьма существенным (Ward, Hirst, 2007).

Ранее было установлено, что в Норвежском море в зависимости от района в 1968–1969 гг. годовая продукция и Р/В-коэффициент *O. similis* варьировали от 0.14 до 3.66 мг сырой массы на 1 м² и от 1.52 до 3.66 соответственно (Тимохина, 1974). Столь малые величины, по-видимому, можно объяснить, во-первых, методом расчета (метод Бойсена-Йенсена), который существенно занижает продукцию веслоногих ракообразных, во-вторых, более низкой биомассой *O. similis*. На основе данных 1999–2001 гг. с использованием физиологического метода расчета продукции зоопланктона было найдено, что в губе Чупа Кандалакшского залива годовая продукция популяции *O. similis*, среднесуточная удельная скорость продукции и годовой Р/В-коэффициент составляли 80 мг/м³, 0.033 и 12.2 соответственно (Примаков, Бергер, 2007). Сравнение с нашими данными показывает, что величины среднесуточной удельной продукции и годового Р/В-коэффициента *O. similis* практически полностью соответствуют друг другу, тогда как величина годовой продукции вида в Белом море существенно выше. Это связано с тем, что для лова зоопланктона в Белом море (Примаков, Бергер, 2007) применяли тонкоячеистую сеть Джели (80 мкм), которая лучше улавливает ранние стадии *O. similis* (Gallienne, Robins, 2001). В дополнение к этому отметим и разницу в слое отбора проб зоопланктона (7–0 м в Кольском заливе и 60–0 м в губе Чупа).

Определенный интерес представляет сравнение величин продукции *O. similis* в Кольском заливе с другими районами Мирового океана. В Северном море годовая продукция *Oithona* spp. составляла 1.8–2.2 гС/м² (Nielsen, Sabatini, 1996). Продукция *Oithona davisae* в порту Фукуяма (Японское море) достигала 650 мгС/м³ в год, или 4.88 гС/м² в год (Uye, Sano, 1998). У берегов Англии (воды Саутгемптона) годовая продукция *Oithona nana* варьировала от 8.64 до 757.22, в среднем составляя 161.75 мгС/м³ в год (Williams, Muxagata, 2006). Сопоставление показывает, что в умеренных морях продукция близкородственных видов гораздо выше, чем в Кольском заливе, даже несмотря на то, что размеры *O. davisae* и *O. nana* существенно ниже, чем *O. similis* (Шувалов, 1980; Uye, Sano, 1998). По всей видимости, главные причины, которые обуславливают различия в продукции – это температура воды и концентрация пищевых ресурсов (биомасса бактерио-, фито- и микрозоопланктона), которые существенно выше в более южных морях. Общеизвестным считается факт, что именно эти два фактора контролируют скорость развития рачков и, как следствие, их продукцию (Hirst, Bunker, 2003).

Морфологическая изменчивость *Oithona similis* в Баренцевом море. Несмотря на то, что распределение численности и биомассы *O. similis* в северных морях изучено достаточно подробно (Прыгункова, 1974; Дегтерева, Нестерова, 1985), морфологическая изменчивость популяций *O. similis* практически не исследована, а для Баренцева моря данных об изменчивости морфологических характеристик *O. similis* нет. Подобная информация позволяет понять механизмы адаптаций пелагических копепод, популяции которых существуют в пределах сильно отличающихся гидрологических условий (Шувалов, 1980). Кроме того, на основе морфологических показателей можно провести выделение отдельных группировок (субпопуляций), т. е. выявить внутривидовую структуру данного вида в арктических водах. Ниже представлен анализ морфологической изменчивости *O. similis* в Баренцевом море.

Зоопланктон был отобран в ходе 11 экспедиций ММБИ в Баренцевом море с 2001 по 2007 гг. на НИС “Дальние Зеленцы” на 208 станциях с июня по август. В рейсах работами были охвачены разные районы, только в комплексных экспедициях в августе 2006 и 2007 гг. материал отбирали по всей акватории моря в поверхностном слое (0–50 м) на стандартных станциях (Dvoretzky, Dvoretzky, 2009c; Дворецкий, Дворецкий, 2010).

Для объединения станций в группы применяли метод кластерного анализа гидрологических характеристик (температура и соленость в 50-метровом слое), мерой сходства служило Евклидово расстояние, рассчитанное по способу взвешенных групповых средних. Станции были объединены в 4 группы, соответствующие следующим районам Баренцева моря: Ю – южный (включая Кольский залив) (высокая температура и средняя соленость, прибрежные водные массы), ЮВ – юго-восточный (Печорское море) (средняя температура и относительно низкая соленость, печорская и баренцевоморская водные массы), ЦВ – центральный и восточный (средняя температура и высокая соленость, баренцевоморские водные массы), ССВ – северный и северо-восточный (низкая температура воды и средняя соленость, арктические водные массы). Для исследования морфологической изменчивости из материала каждой зоны Баренцева моря отбирали по 50–100 экз. половозрелых самцов и самок. Проводили измерение общей длины тела (L) от лба (рострума у самок) до конца фурки. В качестве показателей морфологической изменчивости были выбраны: а) общая длина антеннул (L_a , мкм); б) количество щетинок на антеннулах (N^s); в) общая длина щетинок (L_s , мкм) – сумма длин щетинок на обеих антеннулах (L_{S_1} , мкм); г) относительная длина антеннул ($L_a:L$, %) – отношение длины антеннул в длине тела рачка; д) относительная длина щетинок ($L_s:L_a$, %) – отношение длины щетинок к длине антеннул. Измерения проводили при помощи микроскопа ЛОМО ЕС БИМАМ Р-11-1, оборудованного видеокамерой JVC ТК-С1380. Точность измерения составляла 0.1 мкм.

Математическую обработку данных вели методами описательной статистики и кластерного анализа, сравнение средних проводили при помощи непараметрического критерия Манна-Уитни. Для выявления взаимосвязей факторов среды и морфологических показателей были использованы средневзвешенные значения температуры и солености воды в слое 50–0 м, рассчитанные для каждой станции. В зависимости от структуры биотопа вид может существовать как самостоятельные, пространственно разделенные популяции, как громадные однородные суперпопуляции или как не полностью изолированные субпопуляции, в разной мере взаимодействующие друг с другом (Беклемишев, 1969). В нашей работе мы следуем последней формулировке.

Распределение этого вида по размерным классам варьирует в зависимости от района Баренцева моря (рис. 8). В южной части большая часть самцов отмечена в размерном классе 625 мкм (30.1 %), среди самок преобладали особи с длиной тела 775 (19.0 %) и 825 мкм (16.3 %). В Печорском море (юго-восточная часть) превалировали самцы с длиной тела 575 мкм (32.2 %) и самки с длиной тела 825 мкм (21.6 %). Размерные спектры особей в данном районе не перекрываются. В центральной и восточной частях акватории самцы были равномерно распределены по трем размерным классам (675, 700 и 725 мкм), на долю которых приходилось 73.9 % особей. Среди самок преобладали рачки с длиной тела 825 мкм (27.8 %). В северной и северо-восточной частях моря большая часть самцов принадлежала к размерному классу 750 мкм (25.1 %), самок – 850 мкм (26.1 %).

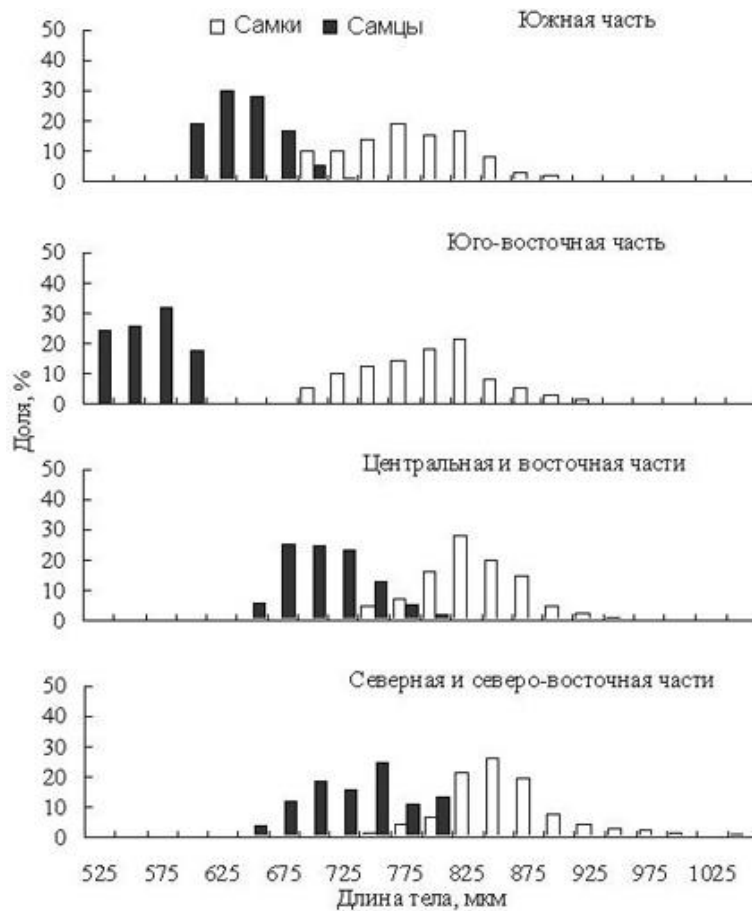


Рис. 8. Размерная структура самцов и самок *Oithona similis* в различных районах Баренцева моря

Средняя длина тела особей обоих полов повышается в широтном направлении с юга на север (табл. 2), при этом у самцов средняя длина тела была наименьшей в юго-восточном районе. При парном сравнении длины тела рачков в каждом из районов во всех случаях установили значимые отличия наблюдаемых показателей ($p < 0.001$). Длина тела самок была достоверно больше, чем у самцов ($p < 0.001$).

Т а б л и ц а 2

Вариации длины тела *Oithona similis* в Баренцевом море, мкм

Район	Самки				Самцы			
	мин–макс	среднее	SD	Me	мин–макс	среднее	SD	Me
Южная часть	650–975	783	53.6	775	600–725	640	29.5	650
Юго-восточная часть	700–925	795	51.6	800	525–600	561	26.0	550
Центральная и восточная части	750–1050	833	41.6	825	650–800	709	34.6	700
Северная часть	750–1050	858	51.1	850	650–800	733	42.2	750

ПРИМЕЧАНИЕ. SD – стандартное отклонение, Me – медиана.

В Баренцевом море длина антеннул как самцов, так и самок варьировала в разных районах. Наибольшая средняя длина отмечена у *O. similis* из южной части Баренцева моря (Кольский залив), наименьшая – из северной (архипелаг Земля Франца-Иосифа). Прослеживается четкое уменьшение суммарной длины антеннул в широтном направлении с юга на север (табл. 3). Для самок не было установлено достоверных отличий в длине антеннул при сравнении этих показателей в районах ЮВ и ЦВ ($p = 0.067$), у самцов – при сравнении районов ЦВ и ССВ ($p = 0.642$), в остальных случаях отличия были достоверны ($p < 0.001$).

Т а б л и ц а 3

Вариации морфологических показателей *Oithona similis* в Баренцевом море

Показатель		Южная часть	Юго-восточная часть	Центральная, восточная части	Северная, северо-восточная части
Самцы					
L_a , мкм	Мин–макс	812–924	784–896	728–896	700–812
	$\bar{x} \pm SE$	864.2±3.4	830.4±3.2	806.6±4.5	785.8±3.6
	Медиана	860	820	820	800
N_s , шт.	Мин–макс	32–40	30–40	30–40	30–36
	$\bar{x} \pm SE$	36.8±0.4	36.3±0.6	34.1±0.3	33.6±0.2
	Медиана	36	36	34	34
L_s , мкм	Мин–макс	64.2–72.0	64.2–71.2	59.4–70.2	59.4–79.2
	$\bar{x} \pm SE$	68.2±0.8	67.4±0.4	65.4±0.3	64.0±0.3
	Медиана	68	65.4	66.3	64.2
$L_a:L$, %	Мин–макс	134.6–147.6	144.6–163.8	108.8–122.6	96.0–120.0
	$\bar{x} \pm SE$	14.6±0.4	157.6±0.3	114.2±0.6	109.4±0.8
	Медиана	141.54	157.58	114.28	110.34
$L_s:L_a$, %	Мин–макс	6.6–7.5	6.9–7.6	6.8–8.4	7.5–8.4
	$\bar{x} \pm SE$	7.0±0.04	7.3±0.03	7.9±0.06	8.1±0.03
	Медиана	6.98	7.36	8.08	8.09
Самки					
L_a , мкм	Мин–макс	868–980	840–952	756–952	756–868
	$\bar{x} \pm SE$	925.2±4.2	882.6±4.0	811.4±6.6	799.6±3.6
	Медиана	936	880	800	802
N_s , шт.	Мин–макс	30–40	30–40	28–38	28–36
	$\bar{x} \pm SE$	36.4±0.3	36.0±0.4	34.0±0.2	33.8±0.3
	Медиана	38	37	34	34
L_s , мкм	Мин–макс	64.4–66.0	64.0–66.0	63.6–65.2	63.6–65.6
	$\bar{x} \pm SE$	65.0±0.3	64.8±0.2	64.2±0.3	64.6±0.3
	Медиана	65	64.6	64.2	64.8
$L_a:L$, %	Мин–макс	96.8–132.8	93.8–113.2	85.4–111.1	76.2–104.0
	$\bar{x} \pm SE$	110.8±1.2	105.2±0.9	96.2±0.7	91.4±1.1
	Медиана	110.5	105.3	95	92.08
$L_s:L_a$, %	Мин.–макс.	7.3–8.8	7.7–8.5	6.8–8.8	7.5–9.0
	$\bar{x} \pm SE$	7.9±0.06	8.1±0.04	8.1±0.06	8.2±0.06
	Медиана	7.91	8.19	8.14	8.27

ПРИМЕЧАНИЕ. L_a – длина антеннул, N_s – количество щетинок на антеннулах, L_s – суммарная длина щетинок, $L_a:L$ – относительная длина антеннул, $L_s:L_a$ – относительная длина щетинок, \bar{x} – среднее, SE – ошибка среднего.

Наибольшее количество щетинок на антеннулах отмечено у особей из южной части моря, а по мере перехода к северным районам отмечалось снижение опущенности антеннул как самцов, так и самок (табл. 3). При этом следует отметить, что количество щетинок у особей обоих полов достоверно не отличалось в близлежащих Ю–ЮВ и ЦВ–ССВ районах ($p = 0.282$ и $p = 0.575$ соответственно). Количество щетинок самцов не отличалось от такового у самок во всех исследованных частях Баренцева моря ($p > 0.5$).

Средняя длина щетинок также подвержена географической изменчивости: наибольшие значения данного показателя характерны для южной части Баренцева моря, а наименьшие – для северной (табл. 3). Так же, как и в случае количества щетинок, средняя их длина достоверно не отличалась у особей из соседних районов (Ю–ЮВ и ЦВ–ССВ) независимо от пола рачков. Средняя длина щетинок на антеннулах самцов была достоверно более высокой, чем у самок ($p < 0.05$) во всех районах, кроме ССВ, где данные показатели достоверно не отличались ($p = 0.675$).

Относительная длина антеннул самцов и самок снижалась по мере перехода с юга на север, при этом у самцов наибольшее значение данного показателя отмечено в районе ЮВ, здесь же отмечена наименьшая средняя длина тела самцов. При парном сравнении длины щетинок для каждого случая были получены достоверные отличия данных показателей и для самцов, и для самок ($p < 0.01$).

Относительная длина щетинок, наоборот, незначительно увеличивалась в широтном направлении с юга на север. Для самцов достоверные отличия были получены только при сравнении южной части акватории с каждым из других районов ($p < 0.005$), в остальных случаях относительная длина щетинок достоверно не отличалась ($p > 0.5$). В случае самок сравниваемые показатели достоверно не отличались в ЦВ и ССВ районах ($p = 0.089$), в остальных случаях отличия были достоверны ($p < 0.001$).

В каждом из районов относительная длина антеннул самцов была достоверно выше, чем у самок ($p < 0.001$). Относительная длина щетинок была более высокой у самок ($p < 0.001$), кроме района ССВ, где данные показатели достоверно не отличались у самцов и самок ($p = 0.182$).

Анализ данных показал, что соленость не оказывала статистически значимого влияния на длину тела *O. similis*. Полученные значения морфологических показателей *O. similis* хорошо коррелировали с температурой воды. На рисунке 9 показаны тенденции изменения длины тела, относительной длины антеннул и щетинок самцов и самок *O. similis*. Хорошо прослеживается обратная связь между температурой воды и средней длиной тела. В более холодных районах у рачков наблюдаются более короткие антеннулы, меньшее количество щетинок, более низкая относительная длина антеннул. С повышением температуры, наоборот, происходило увеличение относительной длины щетинок. Соленость оказывала противоположное (но статистически недостоверное) действие по сравнению с температурой воды на морфологические показатели *O. similis*.

Согласно нашим данным, в Баренцевом море размеры самок изменялись в диапазоне 650–1050 мкм. В центральном и северном секторах Баренцева моря были отмечены наиболее крупные особи *O. similis* (до 1050 мкм), а самые мелкие рачки (650–750 мкм) были обнаружены только в южной части, их доля не превышала 35 %. По всей видимости, это самки осенней генерации, которые, как известно, имеют более мелкие размеры, чем весенне-летние особи. Так, например, в Белом море размер первых колеблется от 660–670 до 780–790 мкм,

вторых – от 750–760 до 870–880 (Шувалов, 1964, 1965). В нашем случае можно говорить о наличии внутривидовых групп *O. similis* южного, центрального и северного секторов Баренцева моря. В.С.Шувалов (1972) провел исследования самок *O. similis* из различных мест ареала этого вида. На основе анализа размерного состава и конфигурации тела автором были выделены две формы *O. similis* – атлантическо-беломорская и арктическо-охотоморская. Модальные размеры особей беломорской популяции составляют 700 мкм, североатлантической – 730 мкм, охотоморской – 850 мкм и арктической – 970 мкм. По нашим данным, в южной части Баренцева моря существует популяции *O. similis*, по своим характеристикам занимающие промежуточное положение между мелкой бореальной формой (характерной для Белого моря) и крупной арктической. Это подтверждается их модальными размерами (800–825 мкм), особенностями жизненного цикла и наличием на протяжении года двух генераций. В северной и северо-восточной частях Баренцева моря обитает крупная форма *O. similis* (модальные размеры 850–875 мкм), по своим показателям наиболее близкая к арктическо-охотоморской группировке (Шувалов, 1972). Промежуточное положение занимают популяции восточной и центральной зон Баренцева моря (модальные размеры – 825 мкм). Можно предположить, что выявленные размерно-морфологические группы (формы) различаются и эколого-физиологическими требованиями к окружающей среде, поскольку изменчивость размеров копепод зависит, в первую очередь, от температурного режима (Богоров, 1974) и пищевых условий (Deevey, 1960).

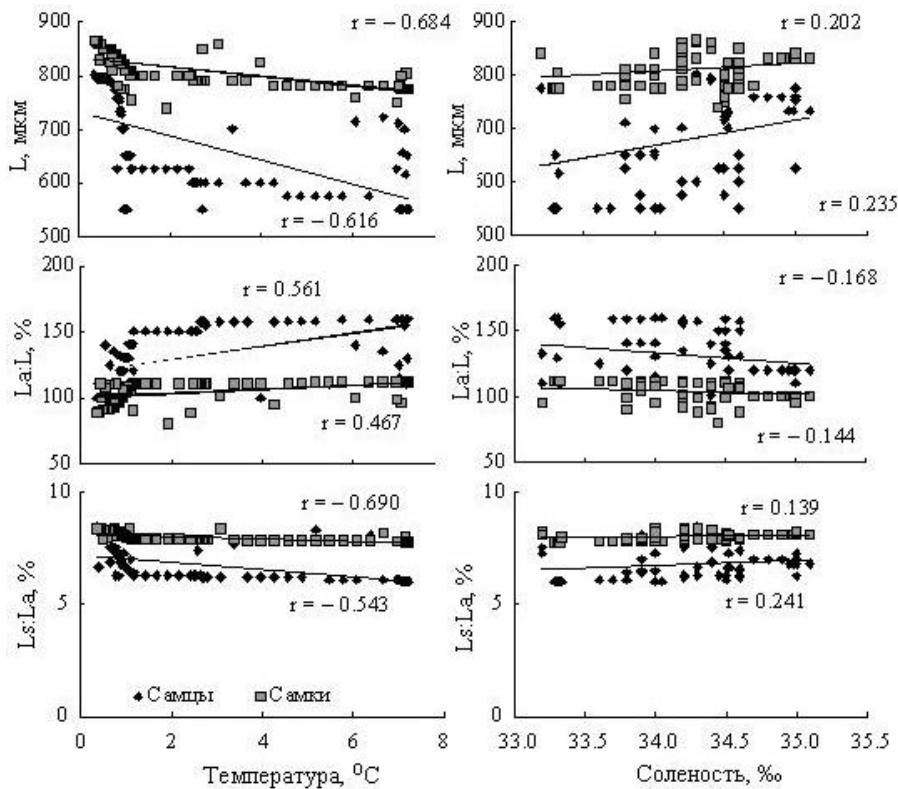


Рис. 9. Зависимость средней длины тела, относительной длины антеннул и щетинок *Oithona similis* от температуры и солености воды в Баренцевом море

Согласно полученным данным, в Баренцевом море хорошо прослеживаются обратные корреляции средней длины тела и температуры воды. Подобная взаимосвязь является типичной для разных видов копепод, например, для *Calanus glacialis* и *C. finmarchicus* (Grainger, 1961), *Pseudocalanus* spp. (Corkett, McLaren, 1978), популяции которых располагаются в пространстве вдоль температурного градиента. При этом общим биологическим механизмом, обеспечивающим возрастание размеров морских ракообразных, считается увеличение размеров клеток у организмов, населяющих местообитания с более низкой температурой воды (Тимофеев, 2000).

По морфологии отдельных структур, конечностей и выростов экзоскелета веслоногих ракообразных накоплен обширный материал (Бродский, 1962; Вышкварцева, 1977), однако в большинстве своем он касается особенностей организации плавательных конечностей, в то время как работ по выявлению изменчивости антеннул практически нет.

Антеннулы *O. similis* у обоих полов одноветвистые, многочлениковые, служат для сохранения положения рачка в воде и несут специальные органы чувств. Основное вооружение антеннул состоит из щетинок, большая часть которых располагается на передневнешнем крае. Кроме них, на конце антеннулы, на последнем членике, располагается группа длинных терминальных щетинок. У самцов Oithonidae обе антеннулы в связи с их функцией при копуляции превращаются в орган хватания (геникулирующие антеннулы) (Шувалов, 1980).

Как было показано, для *O. similis* характерны пространственные вариации абсолютных и относительных показателей длины антеннул и щетинок. Большинство авторов считает, что строение отдельных внешних органов имеет приспособительное значение для морских ракообразных и подвергалось отбору в течение длительного периода времени (McLaughlin, 1979). Немаловажное значение имеет функция того или иного органа. Антеннулы у копепод представляют собой органы, способствующие активному движению, парению, поиску и обнаружению добычи (Landry, 1980). Кроме того, у самцов они играют важную роль при копуляции. Судя по всему, обнаруженные нами вариации в строении и относительной длине антеннул и щетинок имеют адаптивное значение. Для обеспечения плавучести рачков очень важно, чтобы относительная площадь различных выростов была достаточной, чтобы позволять им "парить" в воде, не затрачивая энергию на перемещение из одного слоя в другой (Хворов, 1985). В нашем случае прослеживается тенденция возрастания количества щетинок и их длины, а, следовательно, и суммарной площади такой важной плавательной структуры, как антеннулы. Мы полагаем, что наблюдаемая картина связана с приспособлением *O. similis* к окружающим условиям. Известно, что при увеличении температуры и (или) снижении солености воды происходит понижение ее вязкости, ведущее к ухудшению условий "парения" в толще воды. Наши данные во многом сходны с тем, что наблюдали ранее (Шувалов, 1965, 1972, 1980) в отношении других Oithonidae. На примере близкородственных видов *Oithona atlantica* Farran и *Oithona plumifera* Baird было показано, что в тепловодных районах у *O. atlantica* в направлении с севера на юг по отношению к общей длине тела возрастает длина антеннул, а для *O. plumifera* характерно постепенное нарастание опушенности щетинок на базиподитах плавательных ног и на антеннулах. Кроме того, для *O. similis* установлено, что обтекаемость тела может существенно варьировать в различных зонах ее ареала, при этом определяющая роль также отводится температуре, влияющей на сопротивление водной среды (Шувалов, 1980). Помимо океанологических факторов, определенную роль в формировании морфологиче-

ских различий могут играть играют внутривидовые и межвидовые связи. У копепод, ведущих хищнический образ жизни, захват добычи во многом определяется скоростью передвижения в воде, которая зависит от строения плавательных структур (в том числе и антеннул) (Landry, Fagerness, 1988). Кроме того, было показано, что структуры антеннул играют важную роль в распознавании особей своего вида (Дриц, Семенова, 1984) и потенциальных хищников (Boxshall, Huys, 1998). Однако мы считаем, что роль абиотических условий является определяющей при формировании межпопуляционных отличий в строении морфологических структур, поскольку в одном и том же районе соотношение особей разного пола существенно варьирует, тогда как комплекс факторов среды остается приблизительно постоянным.

Таким образом, можно говорить о том, что морфологически особи *O. similis* из различных частей ареала существенно отличаются по относительной длине антеннул и, особенно, по длине щетинок. В основном это касается тех районов, которые наиболее удалены друг от друга. По всей видимости, основной причиной, обуславливающей наблюдаемые вариации, является температура воды. Выявление роли остальных факторов, в особенности биотических, – задача будущих исследований. Предварительно, на основании анализа изменчивости размеров тела и морфологических структур *O. similis*, в Баренцевом море можно выделить 3 группировки (субпопуляции) рачков, обитающих в южном, центральном и северном секторах моря. Подводя итог, следует отметить, что значение морфологической изменчивости *O. similis* состоит в приспособлении к экологическим условиям среды.

Таксономическое разнообразие сообществ планктонных ракообразных Баренцева моря. В качестве материала было использовано более 450 проб, отобранных в Баренцевом море в 1999–2010 гг., а также привлечены литературные источники. Обзор опубликованных данных приведен в работе (Dvoretzky, Dvoretzky, 2010). Это позволяет говорить о наличии в составе зоопланктона Баренцева моря более 374 таксонов животных (Dvoretzky, Dvoretzky, 2010). Список видов, родов и более высоких таксономических рангов животных Баренцева моря включает значительную часть зоопланктона (более 70 %), зарегистрированных в арктических морях.

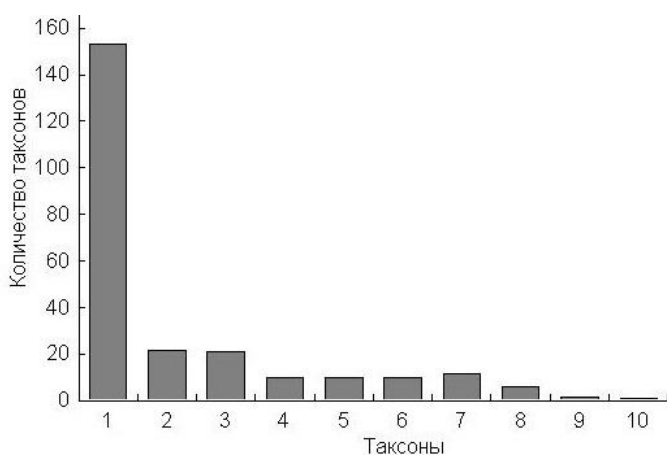


Рис. 10. Разнообразие фауны планктонных ракообразных в пробах из Баренцева моря:
 1 – Copepoda, 2 – Cladocera, 3 – Decapoda, 4 – Ostracoda, 5 – Amphipoda, 6 – Cirripedia, 7 – Mysidacea, 8 – Euphausiacea, 9 – Cumacea, 10 – Isopoda

Многочелюстные организмы составляют более 89 %. Среди них наибольшего разнообразия достигают ракообразные (247 таксонов, 73.1 %), среди которых доминируют копеподы (рис. 10). Гидробионты с размерами тела 0.5–3 мм (мезозоопланктон) доминируют в составе животного населения (226 таксонов, 59.6 % от общего числа таксонов, или 66.9 % от общего числа таксонов многоклеточных животных). Среди них наиболее широко представлены ракообразные (201 таксон) и кишечнополостные (11 таксонов). Крупные организмы (макрозоопланктон) насчитывают 86 таксонов. Наиболее массовые группы – Crustacea (46 таксонов) и Cnidaria (24 таксона).

Определенный интерес представляет сравнение таксономического богатства Баренцева моря с другими арктическими и субарктическими районами. Согласно опубликованным данным (Pertzova, Kosobokova, 2000), фауна зоопланктона Белого моря включает всего лишь 142 таксона (50 видов ракообразных), что вполне объяснимо, принимая во внимание полузамкнутость данного водоема. В южной части Карского моря, включая бассейны рек, встречается 155 таксонов зоопланктона, включая 86 видов ракообразных (Тимофеев, 2000). Для моря Лаптевых описано около 165 таксонов зоопланктона, из которых более 65 % приходится на Crustacea (Тимофеев, 2000). Порядка 103 таксонов многоклеточного зоопланктона известно для пролива Фрама и Конгс-фьорда, ракообразные составляют около 73 % общего количества видов (Physical ..., 2006). Наблюдаемые отличия могут объясняться двумя основными причинами. Во-первых, разнообразие зоопланктона сильно зависит от условий окружающей среды. Баренцево море характеризуется значительным разнообразием местообитаний – от морских до эстуарных, от холодных арктических вод до теплых атлантических, от олиготрофных до мезотрофных, от покрытых льдом акваторий до свободных на протяжении всего года от льда. В других арктических районах подобного разнообразия внешних условий не отмечено. Во-вторых, фауна зоопланктона некоторых арктических вод (моря Российской Арктики, сибирские моря) исследована гораздо слабее по сравнению с относительно легкодоступными районами, к которым причисляют и Баренцево море.

Л и т е р а т у р а

- Беклемишев К.В. Экология и биогеография пелагиали. М.: Наука, 1969. 292 с.
- Богоров В.Г. Планктон Мирового океана. М.: Наука, 1974. 320 с.
- Бойцов В.Д. Изменчивость температуры воды Баренцева моря и ее прогнозирование. Мурманск: Изд. ПИНРО, 2006. 292 с.
- Бродский К.А. Опыт биометрического анализа морфологической изменчивости *Calanus pacificus* Brodsky (Copepoda) // Докл. АН СССР. 1962. Т. 142, № 6. С. 1416–1419.
- Виноградов М.Е., Шушкина Э.А. Функционирование планктонных сообществ эпипелагиали океана. М.: Наука, 1987. 240 с.
- Вышкварцева Н.В. Функциональная морфология ротовых конечностей видов *Calanus* s. 1. (Copepoda, Calanoida). II. Функционирование ротового комплекса и питание калянусов // Исследования фауны морей. 1977. Т. 19(27). С. 5–28.
- Дворецкий В.Г. Особенности популяционной структуры *Oithona similis* (Copepoda: Cyclopoidea) в Белом и Баренцевом морях // Докл. РАН. 2007. Т. 414. С. 557–560.
- Дворецкий В.Г. Распределение и репродуктивные свойства *Oithona similis* (Copepoda, Cyclopoidea) в южной части Баренцева моря // Вопросы рыболовства. 2008. Т. 9. С. 66–82.

Дворецкий В.Г., Дворецкий А.Г. Продукция поздних стадий развития *Oithona similis* (Copepoda: Cyclopoidea) в Кольском заливе (Баренцево море) // Тр. Зоол. ин-та РАН. 2009. Т. 313, № 4. С. 397–405.

Дворецкий В.Г., Дворецкий А.Г. Морфологическая изменчивость *Oithona similis* (Copepoda) в Баренцевом море // Вестн. ЮНЦ РАН. 2010. Т. 6, № 1. С. 80–88.

Дегтерева А.А. Особенности развития планктона в Баренцево море в 1958–1959 гг. // Науч.-техн. бюл. ПИНРО. 1960. Вып. 1. С. 14–16.

Дегтерева А.А. Закономерности количественного развития зоопланктона в Баренцевом море // Тр. ПИНРО. 1979. Вып. 43. С. 22–53.

Дегтерева А.А., Нестерова В.Н. Распределение зоопланктона в открытых частях Баренцева моря // Жизнь и условия ее существования в пелагиали Баренцева моря. Апатиты: Изд. КФ АН СССР, 1985. С. 149–160.

Дриц А.В., Семенова Т.Н. Экспериментальное исследование питания *Oithona similis* Claus // Океанология. 1984. Т. 24, № 6. С. 1003–1008.

Зеликман Э.А. К планктической характеристике юго-восточного сектора Баренцева моря (по материалам августа 1958 г.) // Гидрологические и биологические особенности прибрежных вод Мурмана. Мурманск: Кн. изд-во, 1961. С. 39–58.

Климатический атлас морей Арктики 2004. Ч. I. База данных Баренцева, Карского, Лаптевых и Белого морей – океанография и морская биология / Г.Г.Матишов, А.Н.Зуев, В.А.Голубев и др. Вашингтон: Silver Spring, MD, 2004. 148 с.

Орлова Э.Л., Бойцов В.Д., Ушаков Н.Г. Условия летнего нагула и роста мойвы Баренцева моря. Мурманск: Изд. ПИНРО, 2004. 198 с.

Примаков И.М., Бергер В.Я. Продукция планктонных ракообразных в Белом море // Биол. моря. 2007. Т. 33. С. 356–360.

Прыгункова Р.В. Некоторые особенности сезонного развития зоопланктона губы Чупа Белого моря // Исследования фауны морей. 1974. Т. 13(21). С. 4–55.

Руководство по методам гидробиологического анализа морской воды и донных отложений / Под ред. А.В.Цыбань. Л.: Гидрометеиздат, 1980. 191 с.

Тимофеев С.Ф. Архитектоника пелагиали Карского моря // Экология и биоресурсы Карского моря. Апатиты: Изд. КНЦ АН СССР, 1989. С. 86–93.

Тимофеев С.Ф. Зоопланктон // Международная (американо-норвежско-российская) экологическая экспедиция в Печорское море, на Новую Землю, Колгуев, Вайгач и Долгий. Июль 1992 г. (НИС “Дальние Зеленцы”). Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 1992. С. 14–21.

Тимофеев С.Ф. Зоопланктон губы Ярнышной (Баренцево море) в летний период (июль–август 1987 г.) // Гидробиологические исследования в заливах и бухтах северных морей России. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 1994. С. 19–31

Тимофеев С.Ф. Зоопланктон прибрежных вод // Среда обитания и экосистемы Новой Земли (архипелаг и шельф). Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 1995. С. 59–65.

Тимофеев С.Ф. Зоопланктон Баренцева моря // Планктон морей Западной Арктики. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 1997. С. 266–295.

Тимофеев С.Ф. Экология морского зоопланктона. Мурманск: Изд. МГПИ, 2000. 216 с.

Тимохина А.Ф. Продукция зоопланктона в Норвежском море в 1968–1969 гг. // Материалы рыбохозяйственных исследований Северного бассейна. 1974. Вып. 21. С. 65–73.

Фомин О.К. Некоторые динамические характеристики зоопланктона в прибрежье Мурмана // Закономерности биопродукционных процессов в Баренцевом море. Апатиты: Изд. КФ АН СССР, 1978. С. 72–91.

Хворов С.А. Плавуемость и гидростатические адаптации планктона: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Севастополь, 1985. 26 с.

Численко Л.Л. Номограммы для определения веса водных организмов по размерам и форме тела. Л.: Наука, 1968. 106 с.

Шувалов В.С. Сезонная изменчивость размеров *Oithona similis* Claus (Copepoda, Cyclopoida) в Белом море // Материалы рыбохозяйственных исследований Северного бассейна. 1964. Вып. 4. С. 68–72.

Шувалов В.С. Сезонная изменчивость размеров и некоторые особенности биологии *Oithona similis* Claus (Copepoda, Cyclopoida) в Белом море (Кандалакшский залив) // Океанология. 1965. Т. 5, вып. 2. С. 338–347.

Шувалов В.С., Географическая изменчивость некоторых видов сем. Oithonidae (Copepoda, Cyclopoida) // Географическая и сезонная изменчивость морского планктона. Л.: Наука, 1972. С. 146–160.

Шувалов В.С. Веслоногие рачки-циклопоиды семейства Oithonidae Мирового океана. Л.: Наука, 1980. 198 с.

Biological atlas of the Arctic Seas 2000: Plankton of the Barents and Kara Seas / G.Matishov, P.Makarevich, S.Timofeev et al. NOAA Atlas NESDIS 39. U.S. Government Printing Office, Washington, 2000. 348 p.

Biostatistics. A methodology for the health sciences / G.Belle van, L.D.Fisher, P.J.Heagerty et al. Hoboken, New Jersey: A John Wiley & Sons, Inc. 2004. 887 p.

Boxshall G.A., Huys R. The ontogeny and phylogeny of copepod antennules // Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. 1998. V. 353. P. 765–786.

Corkett C.J., McLaren I.A. The biology of Pseudocalanus // Adv. Mar. Biol. 1978. V. 15. P. 1–231.

Deevey G.B. Relative effects of temperature and food on seasonal variations in length of marine copepods in some eastern American and Western European Waters // Bull. Bingham Oceanogr. Coll. New Haven. 1960. V. 17. Pt. 2. P. 54–86.

Dvoretzky V.G., Dvoretzky A.G. Summer mesozooplankton distribution near Novaya Zemlya (eastern Barents Sea) // Polar Biol. 2009a. V. 32. P. 719–731.

Dvoretzky V.G., Dvoretzky A.G. Life cycle of Oithona similis (Copepoda: Cyclopoida) in Kola Bay (Barents Sea) // Mar. Biol. 2009b. V. 156. P. 1433–1446

Dvoretzky V.G., Dvoretzky A.G. Morphological plasticity in the small copepod Oithona similis in the Barents and White Seas // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2009c. V. 385. P. 165–178.

Dvoretzky V.G., Dvoretzky A.G. Checklist of fauna found in zooplankton samples from the Barents Sea // Polar Biol. 2010. V. 33. P. 991–1005.

Ecosystem Barents Sea / E.Sakshaug, G.Johnsen, K.Kovacs (Eds.). Trondheim: Tapir Academic Press, 2009. 587 p.

Egg hatching rate of the cyclopoid copepod Oithona similis in arctic and temperate waters / T.G.Nielsen, E.F.Møller, S.Satapoomin et al. // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2002. V. 236. P. 301–306.

Evans F. The permanent zooplankton of Northumberland coastal waters // Proc. Univ. Newc. Philos. Soc. 1973. V. 2. P. 25–68.

Field J.G., Clarke K.R., Warwick R.M. A practical strategy for analyzing multi-species distribution patterns // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1982.V. 8. P. 37–52.

Food webs and carbon flux in the Barents Sea / P.Wassmann, M.Reigstad, T.Haug et al. // Prog. Oceanogr. 2006. V. 71. P. 232–287.

Gallienne C.P., Robins D.B. Is Oithona the most important copepod in the world's oceans? // J. Plankton Res. 2001. V. 23. P. 1421–1432.

Grainger E.H. The copepod Calanus glacialis Jaschnov and Calanus finmarchicus (Gunnerus) in Canadian arctic-subarctic waters // J. Fish. Res. Board Can. 1961. V. 18. P. 663–678.

Hays G.C., Richardson A.J., Robinson C. Climate change and marine plankton // Trends Ecol. Evol. 2005. V. 20. P. 337–344.

*Hirst A.G., Bunker A.J. Growth of marine planktonic copepods: global rates and patterns in relation to chlorophyll *a*, temperature and body weight* // Limnol. Oceanogr. 2003. V. 48. P. 1988–2010.

- Landry M.R.* Detection of prey by *Calanus pacificus*: implications of the first antennae // *Limnol. Oceanogr.* 1980. V. 25, № 3. P. 545–549.
- Landry M.R., Fagerness V.L.* Behavioral and morphological influences on predatory interactions among marine copepods // *Bull. Mar. Sci.* 1988. V. 43. P. 509–529.
- Matishov G.G., Matishov D.G., Moiseev D.V.* Inflow of Atlantic-origin waters to the Barents Sea along glacial troughs // *Oceanologia.* 2009. V. 51. P. 321–340.
- Margalef R.* Information theory in ecology // *Gen. Syst.* 1957. V. 3. P. 37–71.
- McLaughlin P.A.* Comparative morphology of recent Crustacea. San Francisco: W.H. Freeman and Co, 1979. 177 p.
- Menhinick E.F.* A comparison of some species-individuals diversity indices applied to samples of field insects // *Ecology.* 1964. V. 48. P. 392–404.
- Nielsen T.G., Sabatini M.* Role of cyclopoid copepods *Oithona* spp. in North Sea plankton communities // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1996. V. 139. P. 79–93.
- Pertzova N.M., Kosobokova K.N.* Zooplankton of the White Sea. History of investigations and the present state of knowledge – a review // *Berichte zur Polarforschung.* 2000. V. 359. P. 30–41.
- Physical and biological characteristics of the pelagic system across Fram Strait to Kongsfjorden* / H.Hop, S.Falk-Petersen, H.Svendsen et al. // *Prog. Oceanogr.* 2006. V. 71. P. 182–231.
- Richter C.* Regional and seasonal variability in the vertical distribution of mesozooplankton in the Greenland Sea // *Berichte zur Polarforschung.* 1994. V. 154. P. 1–90.
- Sabatini M., Kjørboe T.* Egg production, growth and development of the cyclopoid copepod *Oithona similis* // *J. Plankton Res.* 1994. V. 16. P. 1329–1351.
- Shannon C.B., Weaver W.* The mathematical theory of communication. Urbana: Univ. of Illinois Press, 1963. 45 p.
- Simpson G.G.* Mammals and the nature of continents // *Amer. J. Sci.* 1943. V. 241. P. 1–31.
- Sørensen T.A.* A new method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of a species content and its applications to analysis of the vegetation of Danish commons // *Kgl. Dan. Vid. Selsk. Biol. Ser.* 1948. Bd. 5, № 4. S. 1–34.
- Spatio-temporal distribution of Oithona similis in the Bornholm Basin (Central Baltic Sea)* / F.C.Hansen, C.Mollmann, U.Schutz, H.H.Hinrichsen // *J. Plankton Res.* 2004. V. 26. P. 659–668.
- The influence of advection on zooplankton community composition in an Arctic fjord (Kongsfjorden, Svalbard)* / K.Willis, F.Cottier, S.Kwasniewski et al. // *J. Mar. Syst.* 2006. V. 61. P. 39–54.
- The relationship between plankton, capelin, and cod under different temperature conditions* / E.L.Orlova, V.D.Boitsov, A.V.Dolgov et al. // *ICES J. Mar. Sci.* 2005. V. 62. P. 1281–1292.
- Turner J.T.* The importance of small planktonic copepods and their roles in pelagic marine food webs // *Zool. Stud.* 2004. V. 43. P. 255–266.
- Uye S.I., Sano K.* Seasonal variations in biomass, growth rate and production rate of the small cyclopoid copepod *Oithona davisae* in a temperate eutrophic inlet // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1998. V. 163. P. 37–44.
- Ward P., Hirst A.G.* *Oithona similis* in a high latitude ecosystem: abundance, distribution and temperature limitation of fecundity rates in a sac spawning copepod // *Mar. Biol.* 2007. V. 151. P. 1099–1110.
- Williams J.A., Muxagata E.* The seasonal abundance and production of *Oithona nana* (Copepoda: Cyclopoida) in Southampton Water // *J. Plankton Res.* 2006. V. 28. P. 1055–1065.