

ЗООЛОГИЯ

УДК 595.344.1(268.45)

В. Г. Дворецкий

СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ И СКОРОСТЬ ПРОДУКЦИИ ЯИЦ *TEMORA LONGICORNIS* (СОРЕРОДА) В ГУБЕ ДАЛЬНЕЗЕЛЕНЕЦКАЯ (БАРЕНЦЕВО МОРЕ) В СЕРЕДИНЕ ЛЕТНЕГО ПЕРИОДА

Введение

Процессы трансформации энергии и направление потоков органического вещества в пелагических морских экосистемах во многом зависят от функционирования зоопланктона, который связывает первичных продуцентов с более высокими трофическими уровнями [1]. В составе зоопланктонных сообществ арктических и умеренных морей доминируют веслоногие ракообразные [2, 3]. Именно они служат наиболее важным кормовым ресурсом для личинок рыб [4] и крупных планктонных организмов [5], которые, в свою очередь, потребляются многими промысловыми видами рыб [6].

Баренцево море относится к наиболее продуктивным районам арктического шельфа [7]. Прибрежные зоны моря рассматриваются в качестве районов питания личинок и молоди промысловых рыб, в частности мойвы. В зоопланктонных сообществах открытых акваторий доминируют крупные копеподы рода *Calanus* и эвфаузииды [3], тогда как в заливах и бухтах преобладают мелкие веслоногие ракообразные. Среди них наиболее массовыми следует признать *Oithona similis*, *Pseudocalanus* spp., *Acartia* spp., *Centropages* spp. и *Temora longicornis* [8]. Последний вид может достигать высокой численности и биомассы в кутовых районах многих фьордов и заливов [9]. Несмотря на высокую значимость мелких копепод в трофических цепях прибрежных экосистем Баренцева моря, сведений об особенностях их биологии и жизненных циклах очень мало. В частности, практически нет информации о процессах размножения массовых неритических видов. Такие данные необходимы для расчетов их суммарной продукции и оценки роли в питании ихтиопланктона.

Цель работы — исследование особенностей популяционного состава и экспериментальное определение скорости формирования яиц *T. longicornis* в летний период.

Материалы и методы исследования

Исследование проведено с 5 по 14 июля 2011 г. в губе Дальнезеленецкая, типичном полузамкнутом заливе Баренцева моря (рис. 1). Пробы отбирали 1–5 раз в сутки со стационарной точки (глубина 10–13 м) сетью Джели (площадь входного отверстия 0,108 м², размер ячеей фильтрующего полотна 0,168 мм). Для фиксации использовали



Рис. 1. Расположение точки отбора проб в Баренцевом море (губа Дальнезеленецкая)

40%-ный раствор формалина (конечная концентрация в пробе составляла 4%). Всего было отобрано 26 проб воды. Во время каждого лова измеряли поверхностную и придонную температуры воды и соленость. Камеральную обработку материала проводили в лаборатории сезонной биостанции ММБИ с использованием стандартной методики [10]. В пробах идентифицировали взрослые и копепоидитные стадии *T. longicornis*, а также измеряли 5–15 экз. в каждой обнаруженной стадии. Индивидуальную массу *T. longicornis* (m , мкг сухой массы) рассчитывали по уравнению [11]:

$$\ln[m] = 3,34 \cdot \ln[L] - 19,59,$$

где L — длина просомы (мкм).

Для определения скорости формирования яиц самками *T. longicornis* было проведено 3 эксперимента — при 5, 8 и 10 °С. В опытах использовали по 20 половозрелых активных особей. Каждого рачка помещали в стеклянную чашку Петри, содержащую морскую воду, затем рачков инкубировали при постоянной температуре в течение суток в затемненном помещении. В конце экспериментов пробы фиксировали формалином, у самок измеряли длину просомы и подсчитывали количество продуцированных ими яиц. Биомассу самок переводили в углеродные единицы, используя равенство 1 мкг сухой массы = 0,4 мкгС [12]. Самок, которые не образовывали яиц в ходе опытов, не учитывали при определении средней генеративной продукции. Биомассу яиц, сформированных каждой самкой, вычисляли исходя из их количества и среднего объема, используя соотношение $1 \text{ мкм}^3 = 0,14 \cdot 10^{-6} \text{ мкгС}$ [13]. Удельную генеративную продукцию (доля от массы тела самки в сутки) определяли как отношение биомассы самки к биомассе сформированных ею яиц.

Математическую обработку данных проводили методами описательной статистики и регрессионного анализа. Сравнение результатов разных опытов осуществляли при помощи однофакторного дисперсионного анализа или теста Хольма—Сидьяка (при нормальном распределении данных), в противном случае применяли тест Крускала—Уоллиса или тест Данна. Все средние значения в работе представлены со стандартной ошибкой ($\pm SE$).

Результаты исследования

Средняя температура воды в слое облова изменялась от 6,7 до 9,8 °С, средняя величина для всего исследуемого периода составила $8,5 \pm 0,4$ °С, соленость колебалась в диапазоне от 31,84–33,19‰, при среднем значении $32,24 \pm 0,06$ ‰.

Общая численность *T. longicornis* изменялась от 28 до 456 экз./м², составляя в среднем 210 ± 27 экз./м². В пробах были идентифицированы все возрастные группы *T. longicornis*. В популяции лидирующее положение занимали старшие копеподиты (рис. 2),

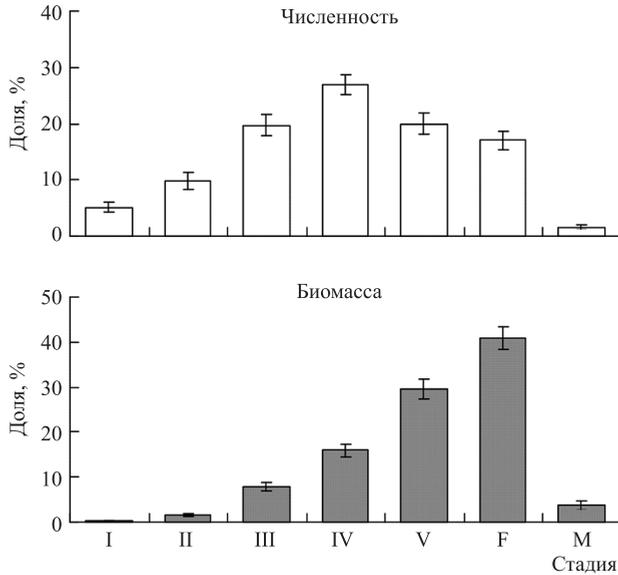


Рис. 2. Относительная численность и биомасса (%) *Temora longicornis* в Баренцевом море (губа Дальнезеленецкая) летом 2011 г.:

I–V — копеподиты, F — самки, M — самцы. Вертикальные линии показывают стандартную ошибку.

на долю которых приходилось 21–100 ($46,9 \pm 3,7$)% общего обилия. Соотношение полов (самцы : самки) варьировало от 1 : 3 до 1 : 6, в среднем на одного самца приходилось 4 самки. Общая биомасса *T. longicornis* изменялась в интервале от 0,1 до 1,6 мг сухой массы/м² при средней величине $0,6 \pm 0,1$ мг сухой массы/м². По биомассе доминировали копеподиты V стадии и самки (см. рис. 2), их совокупный вклад в суммарные показатели всей популяции достигал в среднем $70,5 \pm 4,5$ %.

В ходе трех проведенных экспериментов только 2 самки из 60 не формировали яиц в течение суток. Длина просомы самок варьировала от 700 до 975 мкм (787 ± 10 мкм). Статистически значимых отличий между опытами не выявлено (тест Крускала—Уоллиса, $H = 3,803$, $p = 0,149$). Средний диаметр яиц изменялся в интервале 72–86 ($78,9 \pm 0,5$ мкм). Однофакторный анализ рангов показал отсутствие статистически значимых отличий рассматриваемого показателя при 5, 8 и 10 °С ($H = 0,938$, $p = 0,626$). В табл. 1 представлены данные о массе и основных репродуктивных показателях самок, использованных

Таблица 1. Масса и репродуктивные характеристики самок *Temora longicornis* при разной экспериментальной температуре

Параметр					
T, °C	EP		m _f	m _c	SEP
5 °C	min-max	2-15	3,95-11,95	0,049-0,559	0,010-0,109
	cp.±SE	8,7±0,9	5,79±0,54	0,274±0,031	0,054±0,007
8 °C	min-max	5-28	3,95-11,95	0,132-1,004	0,021-0,218
	cp.±SE	13,7±1,5	6,34±0,51	0,447±0,054	0,074±0,010
10 °C	min-max	6-29	3,95-9,15	0,216-1,120	0,029-0,181
	cp.±SE	16,5±1,5	6,19±0,37	0,549±0,057	0,094±0,011

Примечание. T — температура воды (°C), EP — генеративная продукция (количество яиц на самку в сутки), m_f — масса самки (мкгС), m_c — средняя масса яиц (мкгС), SEP — удельная генеративная продукция (доля от массы тела самки в сутки). Min — минимальное значение, max — максимальное значение, cp. — среднее, SE — стандартная ошибка.

в экспериментах по выявлению суточной скорости генеративной продукции. Абсолютная скорость формирования яиц была статистически значимо выше при 8 °C и 10 °C при сопоставлении с результатами, полученными при 5 °C (тест Хольма—Сидьяка, $t = 4,009 - 2,576$, $p < 0,05$). В случае удельной генеративной продукции значимые отличия были выявлены при сравнении экспериментов, проведенных при 5 и 10 °C (тест Данна, $Q = 2,715$, $p < 0,05$). Усредненные показатели абсолютной и удельной генеративной продукции для всех трех опытов составили $13,1 \pm 0,9$ яиц на самку в сутки и $0,075 \pm 0,006$ массы тела самки в сутки соответственно.

Регрессионный анализ показал, что средний диаметр формируемых яиц статистически значимо возрастал с увеличением размеров самок (рис. 3). Генеративная про-

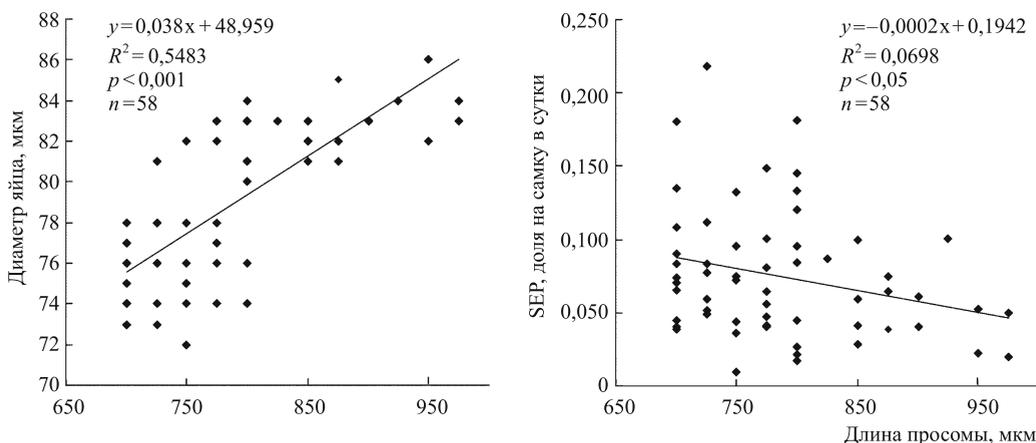


Рис. 3. Зависимость размеров яиц (средний диаметр, мкм) и удельной генеративной продукции (доля на самку в сутки) от длины просомы (мкм) самок *Temora longicornis*

R^2 — коэффициент детерминации; p — уровень значимости; n — объем выборки.

дукция была слабо скоррелирована с длиной просомы самок (однофакторный дисперсионный анализ, $F=0,201$, $p=0,655$). Удельная генеративная продукция была меньше у более крупных самок (см. рис. 3).

Обсуждение результатов исследований

Представленное исследование было проведено в середине летнего периода. В течение этого сезона средняя температура воды и соленость в пределах мурманской прибрежной водной массы изменяются от 8 до 10 °С и от 33,50 до 34,55‰ соответственно [14]. В то же время на акваториях губ и заливов соленость часто может понижаться за счет пресноводного стока, вплоть до 31–32‰ [15]. Таким образом, полученные величины температуры и солености в целом хорошо соответствуют среднеголетним показателям, характерным для прибрежных вод Восточного Мурмана.

В работе впервые получены современные данные о популяционной структуре *T. longicornis* в губе Дальнезеленецкая. Ранее в открытых водах прибрежной зоны Восточного Мурмана была исследована динамика общей численности [8]. Автор указывал на то, что в 1976–1977 гг. взрослые стадии *T. longicornis* начинали встречаться в планктоне с конца сентября, а пик их численности регистрировали в конце ноября. Согласно полученным данным в пробах были представлены все стадии *T. longicornis*. Более того, судя по возрастной структуре (см. рис. 2), в июле 2011 г. вид успешно размножился в губе Дальнезеленецкая. Подтверждением данного факта является то, что практически у всех самок в проведенных экспериментах образовывались яйца.

Скорее всего, отличия во встречаемости разных возрастных групп *T. longicornis* и времени начала размножения обусловлены особенностями термического режима. Показано, что 1970-е гг. относятся к категории холодных лет [14], в то время как в начале XXI в. в Баренцевом море теплосодержание водных масс было существенно выше за счет усиления притока теплых атлантических вод [16]. Вместе с тем в губе Чупа Белого моря половозрелые особи данного вида появляются в конце июня, а в июле-августе в верхних прогретых слоях воды отмечается пик размножения при температурах более 10 °С [17]. Таким образом, очевидно сходство протекания жизненного цикла этого тепловодного вида в губах и заливах Баренцева и Белого морей. В умеренных районах, например, в Балтийском и Северном морях размножение вида начинается гораздо раньше, что также во многом связывают с более высокой температурой воды [9, 18].

Следует отметить, что *T. longicornis* в субарктических водах (например, в Белом море) формирует как минимум две генерации: в конце весны — начале лета и во второй половине лета [17]. Вполне вероятно, что подобная картина имеет место и в южной части Баренцева моря. Ряд работ показал, что у копепод разные поколения одного и того же года могут сильно отличаться по своим физиологическим особенностям, в том числе и по скорости генеративной продукции [19]. Таким образом, наши данные могут быть отнесены только к генерации, образующейся в губе Дальнезеленецкая в конце летнего периода.

К настоящему времени накоплена достаточно обширная информация об уровнях генеративной продукции веслоногих ракообразных рода *Temora* из различных районов Мирового океана (табл. 2).

В целом средняя скорость продукции яиц в пределах рода варьирует от 0 до 55 яиц на самку в сутки (цит. по: [24]). Приведенные материалы позволяют сделать вывод

Таблица 2. Генеративная продукция представителей рода *Temora*

Вид	Район	T, °C	EP	SEP	Ссылка
<i>T. longicornis</i>	Баренцево море	5–10	2–29	0,010–0,218	Наши данные
<i>T. longicornis</i>	Фарерский шельф	10	10–40		[18]
<i>T. longicornis</i>	Норвежское море	15	38–48	–	[21]
<i>T. longicornis</i>	Северное море	12–15	30–40	–	[18]
<i>T. longicornis</i>	То же	20	18,8	0,08	[25]
<i>T. longicornis</i>	— » —	16	20–60	0,02	[27]
<i>T. longicornis</i>	Балтийское море	3–16	1,5–12	–	[23]
<i>T. longicornis</i>	Зал. Св. Лаврентия	8	4,3–12,7	–	[20]
<i>T. longicornis</i>	Пролив Лонг-Айленд, Атлантический океан	21	20–30	–	[22]
<i>T. stylifera</i>	Средиземное море	22	35	0,21	[26]
<i>T. stylifera</i>	То же	23	35	0,015	[27]
<i>T. stylifera</i>	Северное море	15	25,7	0,07	[25]

Примечание. «–» — нет данных. Условные обозначения как в табл. 1.

о значительном сходстве скорости формирования яиц самками *T. longicornis* Баренцева моря и некоторых умеренных вод (Северное и Балтийское моря). С другой стороны, нельзя не отметить, что в пределах рода прослеживаются значительные колебания показателей генеративной продукции (см. табл. 2). Как правило, в более тепловодных районах отмечены более высокие уровни абсолютной и удельной генеративной продукции [20, 25], тогда как при низких температурах плодовитость и скорость репродукции сильно снижается [24]. Другая причина, обуславливающая снижение скорости формирования яиц — это соленость. Так, в распресненных районах Балтийского моря уровни генеративной продукции были в несколько раз ниже по сравнению с акваториями, где соленость воды была относительно высокой [23]. В Баренцевом море соленость не является лимитирующим фактором для развития копепод, поскольку его значение редко опускается ниже 31‰ [14, 15].

Положительное влияние температуры воды на скорость размножения *Temora* было отмечено как в природных, так и экспериментальных условиях [21, 23, 27]. Наши результаты в полной мере соответствуют опубликованным ранее данным. Более того, анализ обширного материала показал, что и для других копепод-калянид прослеживается прямая зависимость уровней генеративной продукции от температуры воды [28].

Другой не менее важный фактор, детерминирующий процессы роста, развития и репродукции морских веслоногих рачков, — это концентрация и доступность кормовых ресурсов [1, 3, 13, 28]. Действительно, ряд экспериментальных работ показал, что у представителей рода *Temora* скорость формирования яиц сильно зависит от содержания фитопланктона [21]. Так, в серии экспериментов было установлено, что скорость продукции яиц *T. longicornis* при избытке пищи (концентрация микроводорослей 300 мкгС/л) была почти в 5 раз больше, чем при ее недостатке (<100 мкгС/л) [24].

В природных условиях максимальные значения биомассы, обилия и генеративной продукции веслоногих ракообразных отмечаются в период цветения фитопланктона или же спустя некоторое время после него [19, 22].

Заключение

Следует подчеркнуть, что наше исследование было проведено в середине лета, когда фитопланктонное сообщество прибрежной зоны Баренцева моря находится в фазе сбалансированного развития. В этот период биомасса микроводорослей не превышает 100 мкг/л, или 5 мкгС/л [29]. С учетом имеющихся данных [21, 28] можно было ожидать, что скорость продукции яиц *T. longicornis* будет сравнительно низкой. Однако сопоставление с литературными данными (см. табл. 2) показывает, что полученные величины генеративной продукции были достаточно высокими. Скорее всего, это связано с тем, что в прибрежных водах Восточного Мурмана в июне регистрируется раннелетний сукцессионный цикл фитопланктона, при этом формируется значительная биомасса микропродуцентов [29], которая активно потребляется копеподами. В дальнейшем ассимилированная энергия расходуется на рост и размножение рачков. По-видимому, этим объясняются высокие показатели генеративной продукции *T. longicornis* в губе Дальнезеленецкая. Также стоит упомянуть, что *Temora* spp. относятся к эврифагам, т.е. они способны использовать для размножения и другие источники пищи, в частности, микрозоопланктон и детрит [5], за счет чего их репродуктивный цикл в меньшей степени зависит от концентрации фитопланктона.

Можно предложить и другое объяснение наблюдаемой картины. В Северном море, например, скорость формирования яиц *T. longicornis* не зависит от содержания пищи, а определяется главным образом размерами тела самок, которые опосредовано детерминируются колебаниями температуры воды [18]. На основании этого был сделан вывод, что роль внешних факторов, ответственных за географические вариации уровней генеративной продукции вида, различается в разных районах, где встречается *T. longicornis* [24].

По всей видимости, в Баренцевом море именно температура воды играет главенствующую роль в процессах размножения *T. longicornis*, однако для подтверждения этого тезиса требуются дальнейшие исследования.

* * *

Автор благодарит рецензентов за замечания по улучшению статьи.

Литература

1. Киселев И. А. Планктон морей и континентальных водоемов. Распределение, сезонная динамика, питание и значение. Л.: Наука, 1969. Т. 1. 657 с.
2. Бродский К. А., Вышкварцева Н. В., Кос М. С., Мархасева Е. Л. Веслоногие ракообразные (Copepoda: Calanoida) морей СССР и сопредельных вод. Л.: Наука, 1983. Т. 1. 358 с.
3. Тимофеев С. Ф. Экология морского зоопланктона. Мурманск: Изд-во МГПИ, 2000. 216 с.
4. Питание и обеспеченность пищей рыб на разных стадиях развития как фактор формирования их численности, роста и скоплений / под ред. М. И. Таривердиевой. М.: ВНИРО, 1985. 145 с.

5. *Raymont J. E. G.* Plankton and productivity in the Ocean, 2. Zooplankton. Oxford; New York: Pergamon Press, 1983. 824 p.
6. *Чучукало В. И.* Питание и пищевые отношения нектона и нектобентоса в дальневосточных морях. Владивосток: ТИНРО-центр, 2006. 484 с.
7. *Зенкевич Л. А.* Биология морей СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 739 с.
8. *Фомин О. К.* Некоторые динамические характеристики зоопланктона в прибрежье Мурмана // Закономерности биопродукционных процессов в Баренцевом море. Апатиты: Изд-во Кольск. фил. АН СССР, 1978. С. 72–91.
9. Ecology of fjords and coastal waters / ed. by J. Skjodal, C. Hopkins, K. E. Erikstad, H. P. Leinaas. Amsterdam: Elsevier, 1995. 623 p.
10. Руководство по гидробиологическим работам в океанах и морях. Л.: Гидрометеиздат, 1977. 724 с.
11. *Chisholm L. A., Roff J. C.* Size-weight relationships and biomass of tropical neritic copepods off Kingston, Jamaica // *Mar. Biol.* 1990. Vol. 106. P. 71–77.
12. *Виноградов М. Е., Шушкина Э. А.* Функционирование планктонных сообществ эпипелагиали океана. М.: Наука, 1987. 240 с.
13. *Berggreen U., Hansen B., Kiorboe T.* Food size spectra, ingestion and growth of the copepod *Acartia tonsa* during development: implications for determination of copepod production // *Mar. Biol.* 1988. Vol. 99. P. 341–352.
14. *Бойцов В. Д.* Изменчивость температуры воды Баренцева моря и ее прогнозирование. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2006. 292 с.
15. Климатический атлас морей Арктики 2004: часть Базы данных Баренцева, Карского, Лаптевых и Белого морей — океанография и морская биология / Г. Г. Матишов, А. Н. Зуев, В. А. Голубев, Н. М. Адров, С. Ф. Тимофеев, О. В. Карамушко, Л. В. Павлова, А. А. Браунштейн, О. Ю. Фадякин, А. П. Бузань, Д. В. Моисеев, И. Смоляр, Р. Локарнини, Р. Татушко, Т. Бойер, С. Левитус. Вашингтон, 2004. 148 с. + DVD.
16. *Matishov G. G., Matishov D. G., Moiseev D. V.* Inflow of Atlantic-origin waters to the Barents Sea along glacial troughs // *Oceanologia.* 2009. Vol. 51. P. 321–340.
17. *Прыгункова Р. В.* Некоторые особенности сезонного развития зоопланктона губы Чупа Белого моря // Исследования фауны морей СССР. 1974. Т. 13 (21). С. 4–55.
18. *Halsband C., Hirche H. J.* Reproductive cycles of dominant calanoids copepods in the North Sea // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2001. Vol. 209. P. 219–229.
19. *Dutz J., Mohrholz V., van Beusekom J. E. E.* Life cycle and spring phenology of *Temora longicornis* in the Baltic Sea // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol. 406. P. 223–238.
20. *Evjeto J. O., Tokle N., Vadstein O., Olsen Y.* Effect of essential dietary fatty acids on egg production and hatching success of the marine copepod *Temora longicornis* // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2008. Vol. 365. P. 31–37.
21. *Halsband-Lenk C., Hirche H. J., Carlotti F.* Temperature effect on reproduction and development of congener copepod populations // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2002. Vol. 271. P. 121–153.
22. *Halsband-Lenk C., Carlotti F., Greve W.* Life-history strategies of calanoids congeners under two different climate regimes: a comparison // *ICES J. Mar. Sci.* 2004. Vol. 61. P. 709–720.
23. *Holste L., John M. A. S., Peck M. A.* The effects of temperature and salinity on reproductive success of *Temora longicornis* in the Baltic Sea: a copepod coping with a tough situation // *Mar. Biol.* 2009. Vol. 156. P. 527–540.
24. *Maps F., Runge J. A., Zakardjian B., Joly P.* Egg production and hatching success of *Temora longicornis* (Copepoda, Calanoida) in the southern Gulf of St. Lawrence // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2005. Vol. 285. P. 117–128.
25. *Peterson W. T., Kimmerer W. J.* Processes controlling recruitment of the marine calanoid copepod *Temora longicornis* in Long Island Sound: egg production, egg mortality, and cohort survival rates // *Limnol. Oceanogr.* 1994. Vol. 39. P. 1594–1605.

26. Halsband-Lenk C., Nival S., Carlotti F., Hirche H.J. Seasonal cycles of egg production of two planktonic copepods, *Centropages typicus* and *Temora stylifera*, in the north-western Mediterranean Sea // J. Plankton Res. 2001. Vol. 23. P. 597–609.

27. Debes H., Eliassen K., Gaard E. Seasonal variability in copepod ingestion and egg production on the Faroe shelf // Hydrobiologia. 2008. Vol. 600. P. 247–265.

28. Bunker A.J., Hirst A.G. Fecundity of marine planktonic copepods: global rates and patterns in relation to chlorophylla, temperature and body weight // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2004. Vol. 279. P. 161–181.

29. Макаревич П. П., Дружкова Е. И. Сезонные циклические процессы в прибрежных планктонных альгоценозах северных морей. Ростов н/Д: Изд-во ЮНЦ РАН, 2010. 280 с.

Статья поступила в редакцию 15 декабря 2011 г.