

УДК 595.344.1(268.45)

Уровни смертности двух массовых копепод в Баренцевом море

В.Г. Дворецкий, А.Г. Дворецкий

Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН

Аннотация. Для Баренцева моря впервые рассчитаны мгновенные уровни смертности массовых представителей арктического зоопланктона *Calanus finmarchicus* (Gunner, 1765) и *Calanus glacialis* Jaschnov, 1955. В летний период 2006 г. первый вид достигал наибольшего обилия на юге, где его смертность варьировала от 0,005 до 0,133 сут⁻¹. Второй вид был представлен в северной и восточной частях моря, уровни его смертности изменялись в пределах 0,001-0,540 сут⁻¹. Обсуждаются возможные причины смертности этих копепод в Баренцевом море.

Abstract. In the Barents Sea, instantaneous mortality levels have been calculated for the first time in the common Arctic zooplankters *Calanus finmarchicus* (Gunner, 1765) and *Calanus glacialis* Jaschnov, 1955. In summer 2006, the first species reach their maximum abundance in the south; there its mortality varied from 0,005 to 0,133 day⁻¹. The second species was present in the northern and eastern parts. The mortality rates ranged from 0,001 to 0,540 day⁻¹. Possible factors caused mortality of these copepods in the Barents Sea have been discussed.

Ключевые слова: Баренцево море, зоопланктон, копеподы, смертность

Key words: Barents Sea, zooplankton, copepods, mortality

1. Введение

Веслоногие ракообразные являются наиболее многочисленной группой планктонных животных в водах Мирового океана (Бродский и др., 1983; Тимофеев, 1997). Они формируют основу продукционного потенциала пелагических экосистем, связывая между собой первичных продуцентов (фитопланктон) и высшие трофические уровни (рыбы, морские млекопитающие и птицы). В арктических морях по биомассе доминируют крупные представители рода *Calanus*, некоторые черты их биологии (распределение, динамика численности, жизненный цикл) достаточно хорошо исследованы (Тимофеев, 2000).

Вместе с тем, изучение демографических аспектов веслоногих ракообразных помимо рассмотрения сезонных колебаний их обилия требует изучения процессов смертности разных возрастных групп. Эти вопросы считаются одними из наиболее актуальных в современных гидробиологических исследованиях, поскольку позволяют понять причины, контролирующие динамические процессы в популяциях копепод (Aksnes et al., 1997; Тимофеев, 2000). В южной части Баренцева моря преобладает *Calanus finmarchicus* (Gunner, 1765), тогда как в северной – *Calanus glacialis* Jaschnov, 1955 (Бродский и др., 1983; Тимофеев, 2000). Виды отличаются между собой по морфологическим признакам и специфике протекания их жизненных циклов (Тимофеев, 1997). Исследований процессов смертности в популяциях этих веслоногих рачков в Баренцевом море ранее не проводилось. Цель работы заключалась в оценке уровней смертности массовых копепод рода *Calanus* в различных районах Баренцева моря.

2. Материал и методы

Для анализа использованы пробы зоопланктона, отобранные в Баренцевом море в ходе рейса ММБИ КНЦ РАН на НИС "Дальние Зеленцы" в августе 2006 г. (рис. 1) в слое 100-0 м или дно-0 м. Для лова планктона применяли сеть Джели (размер ячеей фильтрующего полотна 168 мкм, диаметр входного отверстия 37 см). Пробы фиксировали 4 %-м раствором нейтрального формалина. Вертикальные профили температуры и солености воды регистрировали при помощи STD-зонда SBE 19plus SEACAT. Идентификацию возрастных стадий рачков проводили по морфологическим критериям (Бродский и др., 1983). Численность рассчитывали в экзemplярах на 1 м³. Для расчетов смертности использовали метод вертикальных таблиц жизни (Aksnes, Ohman, 1996; Aksnes et al., 1997), который позволяет получить мгновенные уровни смертности (m , сут⁻¹) в сопряженных парах стадий по формулам:

$$\frac{e^{m \cdot D_i} - 1}{1 - e^{-m \cdot D_{i+1}}} = \frac{N_i}{N_{i+1}} \quad (\text{для копеподитов I-V}), \quad (1)$$

$$m = \frac{\ln\left(\frac{N_{CV}}{N_{CVI}} + 1\right)}{D_{CV}} \quad (\text{для пар копеподиты V-взрослые особи}), \quad (2)$$

где D – продолжительность развития стадий (сут), которую вычисляли с учетом средней температуры воды в слое облова по (Campbell et al., 2001; Eiane, Ohman, 2004), N – численность соответствующей стадии (экз/м³). Уравнение (1) решали методом итераций.

Станции, где отмечался пульсирующий характер пополнения копеподитов, были исключены из анализа (Aksnes et al., 1997). Сравнение уровней смертности проводили при помощи теста Крускала-Уоллиса или однофакторного дисперсионного анализа. Регрессионный анализ применяли для оценки связей между показателями смертности и гидрологическими факторами. Все средние представлены с 95 %-м доверительным интервалом. В статье использованы следующие обозначения CI-CV – копеподиты I-V, F – самки, M – самцы.

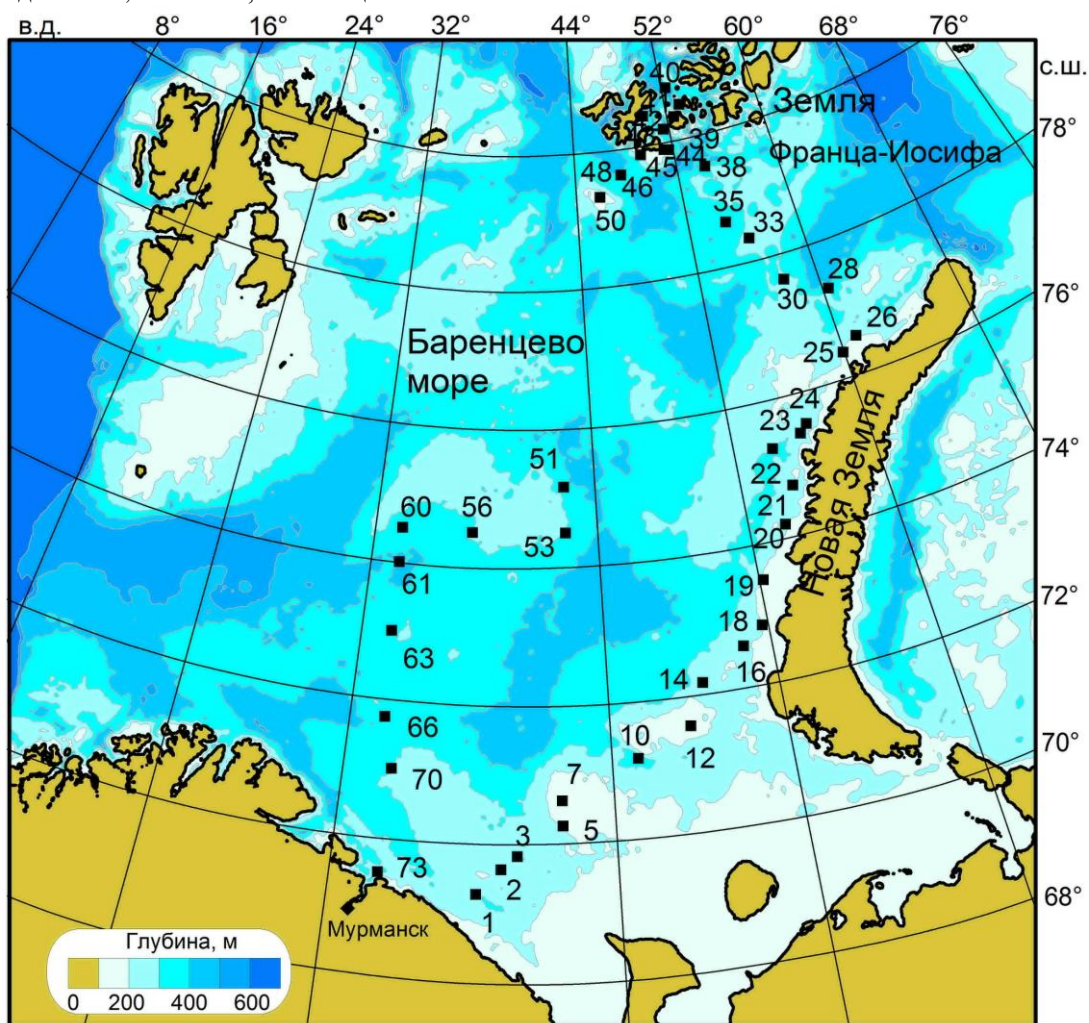


Рис. 1. Карта отбора проб в Баренцевом море в августе 2006 г.

3. Результаты

В южной части Баренцева моря температура воды между станциями колебалась в пределах 5,0-9,5 (7,2±1,0 °C). Суммарная численность *C. finmarchicus* варьировала от 13 до 1051 экз/м³, составляя в среднем 219±230 экз/м³. Возрастная структура популяции характеризовалась доминированием на большинстве станций V копеподитной стадии (рис. 2а). Только на одной станции (ст. 1) были представлены все возрастные группы.

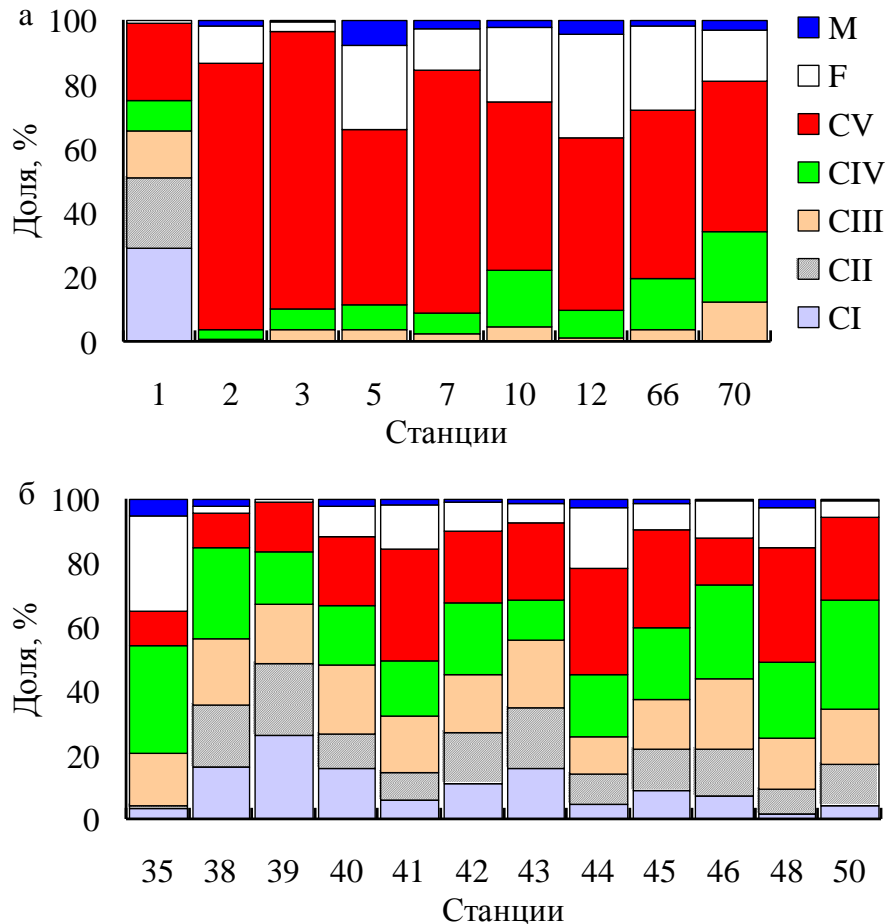


Рис. 2. Возрастная структура *Calanus finmarchicus* в южной (а) и *Calanus glacialis* в северной (б) частях Баренцева моря. CI–CV – копеподиты I–V, F – самки, М – самцы

Рассчитанная продолжительность развития колебалась от 2,4 сут (CI) до 17,9 сут (CV). Мгновенные уровни смертности изменялись в диапазоне $0,001-0,337 \text{ сут}^{-1}$. Минимальные значения были отмечены для пары CII–CIII, максимальные – для пары CVF–F (рис. 3а). В центральной части Баренцева моря, где преобладали в основном старые копеподиты *C. finmarchicus*, численность колебалась от 2 до 51 ($32 \pm 13 \text{ экз/м}^3$). Показатели смертности для пар CIII–CIV, CIV–CV, CVF–F, CVM–M соответственно составили $0,023 \pm 0,011$, $0,005 \pm 0,003$, $0,121 \pm 0,057$, $0,075 \pm 0,021 \text{ сут}^{-1}$. Уровни смертности для этих пар статистически значимо не отличались в центральной и южной частях моря (тест Крускала-Уоллиса или однофакторный дисперсионный анализ, $p = 0,245-0,904$).

В северной части Баренцева моря температура воды была существенно ниже, чем на юге (тест Крускала-Уоллиса, $H = 15,652$, $df = 1$, $p < 0,001$), варьируя от $-0,5$ до $1,5$ ($0,2 \pm 0,4 \text{ }^\circ\text{C}$). Плотность популяции *C. glacialis* достигала максимальных значений в районе архипелага Земля Франца-Иосифа (1749 экз/м^3), минимальное обилие отмечено на северо-востоке (84 экз/м^3), средняя величина составила $696 \pm 317 \text{ экз/м}^3$. Копеподиты III–V в среднем составляли 64 % популяции этого вида (рис. 2б). Время развития изменялось в интервале 7,6–48,9 сут. Мгновенные уровни смертности *C. glacialis* были ниже, чем у *C. finmarchicus*, варьируя от $0,0001 \text{ сут}^{-1}$ в паре CI–CII до $0,0695-0,0697 \text{ сут}^{-1}$ в парах CVF–F и CVM–M (рис. 3б). В восточной части моря были обнаружены только старые возрастные стадии, обилие которых было невелико ($3-53 \text{ экз/м}^3$). Смертность в паре CVF–F ($0,045 \pm 0,017 \text{ сут}^{-1}$) не отличалась от величины, рассчитанной для северной части моря (тест Крускала-Уоллиса, $H = 0,853$, $df = 1$, $p = 0,356$). В паре CVM–M средняя смертность составила $0,054 \pm 0,013 \text{ сут}^{-1}$, что статистически значимо ниже, чем на севере (тест Крускала-Уоллиса, $H = 9,095$, $df = 1$, $p < 0,05$).

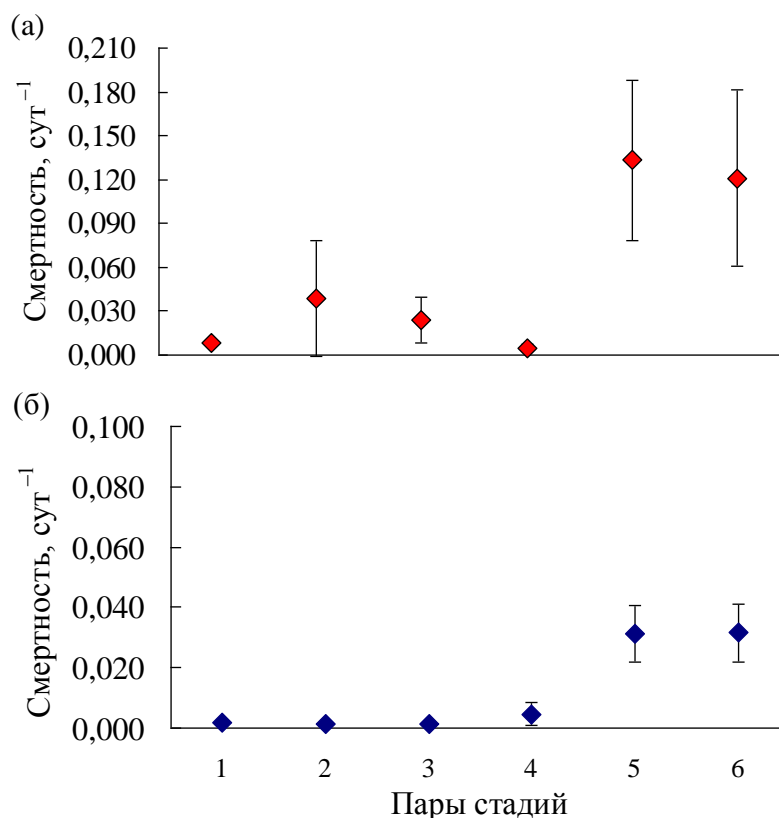


Рис. 3. Уровни смертности (\pm 95 %-й доверительный интервал) *Calanus finmarchicus* в южной (а) и *Calanus glacialis* в северной (б) частях Баренцева моря. Пары стадий: 1 – CI/CII, 2 – CII/CIII, 3 – CIII/CIV, 4 – CIV/CV, 5 – CVF/F, 6 – CVM/CM

Регрессионный анализ показал, что корреляции между гидрологическими факторами и уровнями смертности рачков не было, за исключением двух случаев: для *C. finmarchicus* была обнаружена достоверная связь между средней температурой воды (T , °C) и смертностью (m , сут⁻¹) в паре CIV–CV ($m = 0,003 \cdot T - 0,014$, $r^2 = 0,524$, $p < 0,05$), для пары CVF–F у *C. glacialis* была выявлена аналогичная зависимость с соленостью (S) воды ($m = 0,089 \cdot S - 3,027$, $r^2 = 0,340$, $p < 0,05$).

4. Обсуждение

В нашем исследовании впервые для Баренцева моря были рассчитаны мгновенные уровни смертности для двух массовых видов веслоногих ракообразных. Мы обнаружили, что картина изменения данного показателя была сходной для обоих видов – наименьшие величины смертности отмечались для копепоидитных стадий, тогда как у взрослых особей они были существенно выше. Вместе с тем, средние значения мгновенной смертности были выше у *C. finmarchicus* (рис. 3). Сравнение с опубликованными ранее данными показало, что полученные нами величины смертности *C. finmarchicus* были в целом сопоставимы с таковыми, отмеченными для данного вида в Северном море, Норвежском море, у берегов архипелага Шпицберген, в заливе Диско, а также различных водах Северной и Северо-Западной Атлантики (табл.). Показатели смертности *C. glacialis* в других арктических районах (у берегов Западной Гренландии и на акватории, прилегающей к Шпицбергену) были выше, чем наши показатели, полученные для северной части Баренцева моря (табл.). В то же время, на востоке Баренцева моря смертность рачков была существенно выше (табл.).

Более ранние исследования популяционной биологии копепод показали, что наибольшая смертность отмечается для науплиев, тогда как для копепоидитов найдено резкое снижение этого показателя (Aksnes *et al.*, 1997; Eiane, Ohman, 2004; Plourde *et al.*, 2009a, b). Данный феномен связывают с увеличением размеров тела, более высокой скоростью плавания, что позволяет постнауплиальным стадиям эффективно избегать хищников (Thor *et al.*, 2008). Рассмотрим, каковы причины смертности веслоногих ракообразных. Как правило, для решения данной проблемы рассматривают биологические

факторы, в то время как абиотическим отводится меньшая роль. Считается, что условия среды оказывают в основном опосредованное влияние на смертность, в частности, определяя время развития организмов (Eiane et al., 2002; Plourde et al., 2009b). Поскольку мы также не выявили значимых корреляций между смертностью большинства стадий и гидрологическими факторами, такой подход представляется вполне оправданным. Основными биотическими факторами, влияющими на смертность копепод, являются внутривидовая конкуренция, доступность кормовых ресурсов и наличие хищников.

Таблица. Уровни смертности (сут^{-1}) *Calanus finmarchicus* и *Calanus glacialis* в различных районах Мирового океана

Район	Период	Стадии	Смертность	Источник
<i>Calanus finmarchicus</i>				
Баренцево море (юг)	Август 2006	CI–CII–CV–CVI	0,005-0,133	1
Баренцево море (центр)	Август 2006	CIII–CIV–CV–CVI	0,005-0,121	1
Северное море	Весна (апрель–июнь 1976)	CI–CII–CIV–CV	0,01-0,11	2
СЗ Атлантика	Февраль 1995 – июнь 1999	CI–CII–CIII–CIV	0,05-0,07	3
Норвежское море	Март–июнь 1996	CI–CII–CIV–CV	0,08	4
С Атлантика	Июнь 1996	CII–CIII	0,05-0,015	5
С Атлантика	Июнь 1996	CIII–CIV	0,02-0,05	5
С Атлантика	Июнь 1996	CIV–CVI	0,08-0,25	5
Норвежское море	Март–июнь 1997	CI–CII–CIV–CV	0,10	3
СЗ Атлантика	1999–2006	CI–CII	max 0,20	6
СЗ Атлантика	1999–2006	CII–CIII	max 0,07	6
СЗ Атлантика	1999–2006	CIII–CIV	max 0,32	6
СЗ Атлантика	1999–2006	CIV–CV	max 0,30	6
СЗ Атлантика	1999–2006	CV–CVI	max 0,50	6
Гренландское море	Март–август 2001	CI–CV	0,026-0,09	7
Гренландское море	Март–август 2001	CVI	0,01	7
Зал. Диско	Июнь 2001	CI–CII–CIII–CIII	0,12-0,18	8
Воды арх. Шпицберген	Лето (сентябрь 2002)	CIV–CV	0,03-0,08	9
<i>Calanus glacialis</i>				
Баренцево море (север)	Август 2006	CI–CI–CV–CVI	0,001-0,031	1
Баренцево море (восток)	Август 2006	CV–CVI	0,450-0,540	1
Гренландское море	Март–август 2001	CI–CV	0,01-0,08	7
Гренландское море	Март–август 2001	CVI	0,06	7
Зал. Диско	Июнь 2001	CI–CI–CV–CVI	0,07-0,15	8
Воды арх. Шпицберген	Лето (сентябрь 2002)	CIV–CV	0,01-0,1	9

Примечание. 1 – наши данные; 2 – Eiane, Ohman, 2004; 3 – Ohman et al., 2004; 4 – Eiane et al., 2002; 5 – Irigoien et al., 2000; 6 – Plourde et al., 2009b; 7 – Arnkvaern et al., 2005; 8 – Thor et al., 2008; 9 – Daase et al., 2008.

Плотность популяции и концентрация микроводорослей оказывают наибольшее влияние на младшие возрастные группы. Так, было показано, что смертность ранних стадий снижается с ростом биомассы фитопланктона (Plourde et al., 2009a, b) и возрастает с ростом обилия взрослых особей (Ohman et al., 2004). Пресс хищников также воздействует на смертность рачков (Thor et al., 2008). Отметим, что в Баренцевом море на востоке в 2006 г. нами была отмечена наиболее высокая концентрация планктонных организмов, которые потенциально могут потреблять крупных копепод (гидромедузы, гребневники, амфиподы-гиперии, щетинкочелюстные) (Dvoretsky, Dvoretsky, 2009). С этим можно связать наиболее высокие уровни смертности *C. glacialis* (табл.). С другой стороны, высокая смертность *C. finmarchicus* на юге моря (табл.) не была связана с обилием хищников, поскольку их концентрация в том районе была на порядок меньше, чем на востоке моря. По всей видимости, основной пресс на популяции копепод в южной и центральной частях моря оказывают рыбы-планктофаги (прежде всего, мойва) (Тимофеев, 2000).

Наконец, высокая смертность взрослых особей может быть связана с особенностями жизненного цикла *Calanus* spp. в Баренцевом море. *Calanus finmarchicus* в южной части моря в теплые годы, к которым относился и 2006 г. (Matishov et al., 2012), формирует две генерации рачков (Тимофеев, 2000), поэтому высокая величина смертности, скорее всего, объясняется гибелью короткоживущего весеннего поколения рачков. С другой стороны, низкое обилие самцов и самок данного вида также может быть

связано с сезонной миграцией рачков на большие глубины (Тимофеев, 2000). Поскольку мы исследовали только верхний 100-метровый слой, поздневозрастная часть популяции была, скорее всего, учтена не полностью. *Calanus glacialis* в высоких широтах имеет 2-3-летний цикла развития, поэтому процесс пополнения и гибели самцов и самок в северной части Баренцева моря более сглаженный, что и привело к более низким показателям смертности. Отличия от других арктических районов (табл.) связаны, по всей видимости, с разницей в исследуемых сезонах.

5. Заключение

Проведенные в 2006 г. работы по исследованию распределения и оценке смертности массовых представителей баренцевоморского зоопланктона показали, что смертность была выше у *Calanus finmarchicus*, что связано с выеданием хищниками, доступностью кормовых ресурсов и особенностями жизненных циклов.

Благодарности. Авторы признательны к.г.н. Д.В. Моисееву (ММБИ КНЦ РАН) за данные по температуре воды.

Литература

- Aksnes D.L., Miller C.B., Ohman M.D., Wood S.N. Estimation techniques used in studies of copepod population dynamics: A review of underlying assumptions. *Sarsia*, v. 82, p. 279-296, 1997.
- Aksnes D.L., Ohman M.D. A vertical life table approach to zooplankton mortality estimation. *Limnol. Oceanogr.*, v. 41, p. 1461-1469, 1996.
- Arnkvaern G., Daase M., Eiane K. Dynamics of coexisting *Calanus finmarchicus*, *Calanus glacialis* and *Calanus hyperboreus* populations in a high-Arctic fjord. *Polar Biol.*, v. 28, p. 528-538, 2005.
- Campbell R.G., Wagner M.M., Teegarden G.J., Boudreau C.A., Durbin E.G. Growth and development rates of the copepod *Calanus finmarchicus* reared in the laboratory. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, v. 221, p. 161-183, 2001.
- Daase M., Eiane K., Aksnes D.L., Vogedes D. Vertical distribution of *Calanus* spp. and *Metridia longa* at four Arctic locations. *Mar. Biol. Res.*, v. 4, p. 193-207, 2008.
- Dvoretzky V.G., Dvoretzky A.G. Summer mesozooplankton distribution near Novaya Zemlya (eastern Barents Sea). *Polar Biol.*, v. 32, p. 719-731, 2009.
- Eiane K., Aksnes D.L., Ohman M.D., Wood S., Martinussen M.B. Stage-specific mortality of *Calanus* spp. under different predation regimes. *Limnol. Oceanogr.*, v. 47, p. 636-645, 2002.
- Eiane K., Ohman M.D. Stage-specific mortality of *Calanus finmarchicus*, *Pseudocalanus elongatus* and *Oithona similis* on Fladen Ground, North Sea, during a spring bloom. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, v. 268, p. 183-193, 2004.
- Irigoien X., Harris R.P., Head R.N., Lindley J.A., Harbour D. Physiology and population structure of *Calanus finmarchicus* (Copepods: Calanoidea) during a Lagrangian tracer release experiment in the North Atlantic. *J. Plankton Res.*, v. 22, p. 205-221, 2000.
- Matishov G.G., Dzhenyuk S.L., Denisov V.V., Zhichkin A.P., Moiseev D.V. Climate and oceanographic processes in the Barents Sea. *Ber. Polarforsch.*, v. 640, p. 63-73, 2012.
- Ohman M.D., Eiane K., Durbin E.G., Runge J.A., Hirche H.J. A comparative study of *Calanus finmarchicus* mortality patterns in five localities in the North Atlantic. *ICES J. Mar. Sci.*, v. 61, p. 687-697, 2004.
- Plourde S., Maps F., Joly P. Mortality and survival in early stages control recruitment in *Calanus finmarchicus*. *J. Plankton Res.*, v. 31, p. 371-388, 2009a.
- Plourde S., Pepin P., Head E.J.H. Long-term seasonal and spatial patterns in mortality and survival of *Calanus finmarchicus* across the Atlantic Zone Monitoring Programme region, Northwest Atlantic. *ICES J. Mar. Sci.*, v. 66, p. 1942-1958, 2009b.
- Thor P., Nielsen T.G., Tiselius P. Mortality rates of epipelagic copepods in the post-spring bloom period in Disko Bay, western Greenland. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, v. 359, p. 151-160, 2008.
- Бродский К.А., Вышкварцева Н.В., Кос М.С., Мархасева Е.Л. Веслоногие ракообразные (Copepoda: Calanoidea) морей СССР и сопредельных вод. *Л., Наука*, 358 с., 1983.
- Тимофеев С.Ф. Зоопланктон Баренцева моря. *Планктон морей Западной Арктики. Отв. ред. Г.Г. Матишов, Апатиты, КНЦ РАН*, с. 266-295, 1997.
- Тимофеев С.Ф. Экология морского зоопланктона. *Мурманск, Мурманский государственный педагогический институт*, 216 с., 2000.