

УДК 595.341.4

**РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И РЕПРОДУКТИВНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ
OITHONA SIMILIS (COPEPODA, CYCLOPOIDA)
В ЮЖНОЙ ЧАСТИ БАРЕНЦЕВА МОРЯ**

© 2008 г. В.Г. Дворецкий

Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН, Мурманск 183010

Поступила в редакцию 16.03.2007 г.

Окончательный вариант получен 26.07.2007 г.

В летние сезоны 2004-2006 гг. в южной части Баренцева моря исследовано распределение, численность и репродуктивные характеристики наиболее многочисленного вида зоопланктона *O. similis*. Средняя плотность распределения рачка достигала максимума в середине лета (100 200 экз./м²; 330 мг/м²) и снижалась к началу осени (12 000 экз./м²; 60 мг/м²). Размерные ряды рачков в начале лета были бимодальными, а в середине и конце лета – полимодальными. Средняя плодовитость составляла 22 яйца на одну кладку. Минимальная плодовитость отмечена в июле 2005 г., максимальная – в июне 2004 г. Величина кладки и диаметр яиц находились в прямой зависимости от размера самок. Обсуждается приспособительное значение популяционных характеристик *O. similis* к условиям среды.

ВВЕДЕНИЕ

Баренцево море относится к числу водоемов, обладающих высокими показателями биологической продуктивности. Важнейшим компонентом, обеспечивающим передачу энергии в пищевых цепях от микроводорослей на последующие трофические уровни, является зоопланктон. Состояние кормового планктона во многом определяет развитие рыб и других представителей нектона. Для решения задач прогнозирования запасов ценных промысловых видов необходимо знание специфики распределения количественных показателей зоопланктона (численности и биомассы). Данный вопрос довольно подробно исследован – получены данные о многолетней динамике обилия в различных районах Баренцева моря (Камшилов и др., 1958; Несмелова, 1968; Зеликман, 1966; Дегтерева, 1972, 1979). Другой важной проблемой является изучение основных черт биологии массовых форм зоопланктона. Разработке этой тематики посвящены труды многих ученых. Достаточно подробно описаны годовой цикл развития и воспроизводства баренцевоморского калянуса *Calanus finmarchicus* (Камшилов, 1955; Фомин, 1995). Другим хорошо изученным объектом являются эвфаузииды, служащие основой питания многих видов рыб. Имеется много публикаций, в которых рассмотрены их биологические особенности и распределение в Баренцевом море (Зеликман, 1964; Дробышева, 1979, 1996; Тимофеев, 1988, 1997). Вместе с тем, вопросы экологии многих других зоопланктеров, составляющих существенную долю в рационе промысловых гидробионтов, остаются малоисследованными. Одним из таких объектов является

мелкий веслоногий рачок *Oithona similis* Claus, 1866 (Copepoda, Cyclopoida). Несмотря на небольшие размеры, представители этого вида на протяжении значительной части года занимают первое место по численности в зоопланктонном сообществе Баренцева моря. Систематического изучения особенностей биологии *O. similis* практически не проводилось, можно лишь упомянуть две работы О.К. Фомина (1978, 1991), в которых описаны некоторые черты сезонного развития данного вида в прибрежных водах Восточного Мурмана. Вместе с тем, *O. similis* имеет ключевое значение в питании личинок основных промысловых рыб – мойвы, сайки, трески, пикши и сельди (Миронова, 1956; Сысоева, 1964; Сысоева, Базлова, 1967; Карамушко, 1991). Все это позволяет говорить об актуальности исследований популяционной биологии *O. similis*. Установление и детализация основных черт ее жизненного цикла позволит существенно расширить наши знания о структуре пелагических экосистем. Целью данной работы было выявление особенностей пространственного распределения количественных показателей ойтоны в южной части Баренцева моря, а также описание наиболее важных функциональных характеристик репродукционного цикла данного вида.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для приведенной работы послужили сборы зоопланктона, которые были выполнены в июне 2004 г., в июле 2005 г. и августе-сентябре 2006 г. в ходе рейсов НИС «Дальние Зеленцы» (рис. 1). Для отбора проб применялась стандартная модель сети Джели (диаметр входного отверстия 37 см, размер ячеек мельничного газа 168 мкм). Облавливали горизонт водной толщи от дна до поверхности или слой 100-0 м (в глубоководных районах). Пробы незамедлительно консервировали 40%-ным раствором нейтрального формалина. За время исследований собрано 40 планктонных проб. В ходе работы был охвачен в основном летний период. Весь материал обрабатывался в лабораторных условиях по стандартной методике под бинокулярным микроскопом МБС-10 (Руководство..., 1980). Определяли суммарное обилие и биомассу зоопланктона под 1 м² в слое 100-0 м (или дно – 0 м). Для анализа популяционных показателей *O. similis* из каждой пробы отбирали по 2 подпробы объемом 3 мл. Идентификацию отдельных возрастных стадий проводили по методике, описанной В.С. Шуваловым (1980). Измеряли общую длину тела рачков от лба до конца фурки с точностью до одного деления шкалы окуляр-микрометра ($\pm 12,5$ мкм). Подсчитывали количество яйценосных самок, число яиц в каждом яйцевом мешке, измеряли размеры отдельных икринок (с точностью ± 7 мкм). Статистическую обработку данных проводили при помощи методов описательной статистики и корреляционного анализа (Лакин, 1990). Под плодовитостью мы понимали общее число яиц, продуцируемых самкой за одну кладку (Хмелева, 1988) и рассчитывали ее как сумму икринок в правом и левом яйцевых мешках. Далее в статье используются следующие

обозначения: CVI F – взрослые самки, CVI M – взрослые самцы, CV – V копеподит, CIV – IV копеподит, CIII – III копеподит, CII – II копеподит, CI – I копеподит.

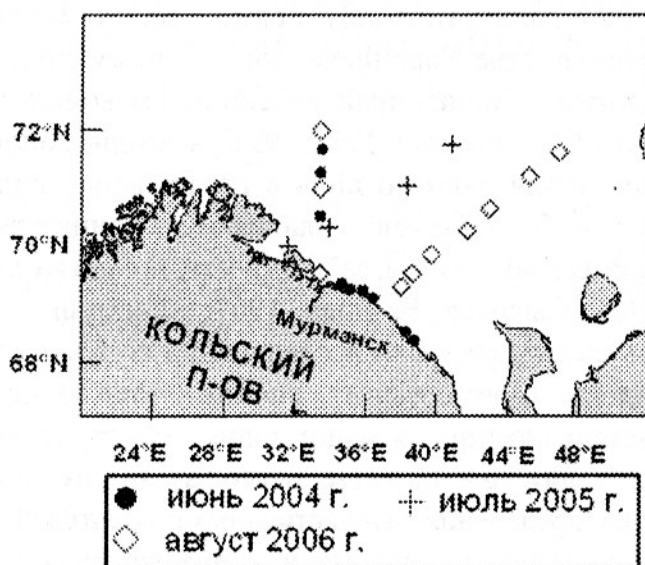


Рис. 1. Карта-схема районов исследований (2004-2006).

Fig. 1. Location of sampling stations in 2004-2006.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Плотность и возрастная структура популяции. В июне 2004 г. показатели плотности популяции *O. similis* варьировали от 3 500 до 111 600 экз./м², составляя в среднем 42 340 экз./м². Биомасса данного вида изменялась в диапазоне 15-520 мг/м², средняя величина равнялась 200 мг/м². Если соотносить с суммарными показателями всего мезозoopланктона, то оказывается, что вклад ойтаны в обилие на отдельных прибрежных участках достигал 95%, в биомассу – 97%. Минимальная доля в общей численности пелагических гидробионтов фиксировалась на открытых морских акваториях, где данная величина не превышала 23% от численности и 45% от биомассы. В составе популяции на всех станциях преобладали половозрелые особи (55-83%). Соотношение самцов и самок в среднем составляло 1 CVI M : 8 CVI F. Копеподиты были представлены V и IV стадиями. Причем первых было приблизительно на порядок больше, чем вторых. В целом структура популяции *O. similis* характеризовалась доминированием половозрелых самок (рис. 2).

В июле 2005 г. средние величины плотности и биомассы популяции *O. similis* соответственно составили 100 200 экз./м² и 330 мг/м². Максимальное обилие отмечали на акваториях, сильно удаленных от берега – 214 000 экз./м² и (40% общего количества мезозoopланктона), наименьшая плотность популяции наблюдалась в прибрежной зоне – 86 500 экз./м² (26%), вместе с тем, здесь же регистрировали наибольшую биомассу ойтаны за весь летний период – 680 мг/м², которая, однако, не превышала в среднем 3% от всей биомассы зоопланктона.

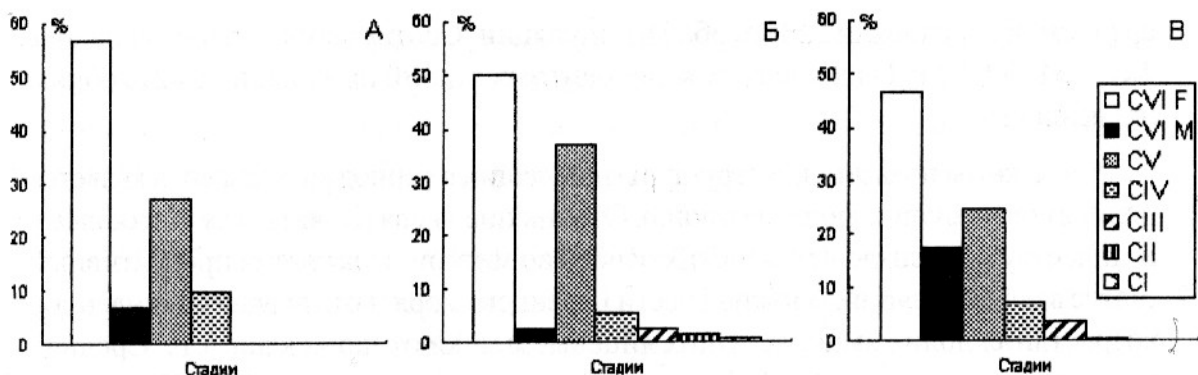


Рис. 2. Относительная численность возрастных стадий *O. similis* в июне (А), июле (Б) и августе-сентябре (В).

Fig. 2. Relative abundance of *O. similis* age stages in June, 2004 (A), July, 2005 (Б) and August-September, 2006 (В).

Характерной особенностью популяция ойтоны являлось количественное преобладание разных возрастных категорий в зависимости от географического положения станций. На глубоководных станциях, расположенных в открытом море, как и в предыдущем случае, преобладали половозрелые самцы и самки (53-59%), в прибрежной зоне – копеподитные стадии (52-55%). Соотношение полов варьировало от 1 CVI M : 8 CVI F до 1 CVI M : 15 CVI F. Среди неполовозрелых рачков больше всего было копеподитов V стадии, которые в среднем составляли 43% особей в популяции в данный период, на долю младших возрастных групп (CI-CIII) приходилось не более 13% особей (рис. 2).

В конце летнего периода 2006 г. количественные показатели существенно снизились по сравнению с июнем 2004 г. и июлем 2005 г. Так, минимальная плотность была зарегистрирована в сентябре – 800 экз./м², максимальная (39 000 экз./м²) – в середине августа. Биомасса варьировала в диапазоне от 3 до 200 мг/м², демонстрируя такое же временное распределение, что и численность популяции. Средние величины количественных показателей составили 12 000 экз./м² (30% от суммарного обилия зоопланктона) и 60 мг/м² (2% от общей биомассы). В популяции ойтоны были представлены все копеподитные стадии, а также половозрелые самцы и самки. В августе доминирующими группами оставались взрослые рачки (52-90%), тогда как в сентябре преобладали уже копеподиты (53-77%). Распределение полов варьировало от 1 CVI M : 1,5 CVI F до 1 CVI M : 8 CVI F. Тем не менее, в целом для этого периода возрастная структура характеризовалась превалированием половозрелых самцов и самок, в среднем составлявших 64% общей численности популяции *O. similis*. Существенная часть приходилась на старшие копеподитные группы (32%). Соответственно меньше всего было младших копеподитов – 4% (рис. 2).

Усредненная плотность популяции *O. similis* за весь период исследования составила 45 000 экз./м², биомасса – 170 мг/м². Летний сезон по данным 2004-2006 гг. характеризовался преобладанием половозрелых самок, которые в

среднем обеспечивали 52% особей в популяции. Соотношение полов равнялось 1 CVI M : 7 CVI F. На долю всех копеподитных стадий приходилось 42% общей численности.

Важным показателем структуры популяции в период размножения является доля самок, несущих яйцевые мешки. Отношение числа икранных самок к общему количеству половозрелых женских особей во многом отражает репродуктивный статус всей популяции. В южной части Баренцева моря нами выявлена тенденция возрастания доли самок, несущих яйцевые мешки от июня к августу. Средняя величина количества яйценосных самок составляла в июне 2004 г. 5%, в июле 2005 г. – 8% и в августе-сентябре 2006 г. – 9%.

Размерная структура популяции. Измерение отдельных особей *O. similis* показало, что в летний период размерные характеристики всех стадий варьируют незначительно. Наименьшие средние размеры для половозрелых самок характерны для июня, наибольшие – для июля. В отношении самцов ситуация несколько иная: самые крупные особи встречались в августе, самые мелкие – в июле. Распределение копеподитов по размерам изменяется в зависимости от месяца, тем не менее, рачки данных возрастных групп имели максимальные средние размеры в июле (табл. 1).

Таблица 1. Размерные показатели особей *O. similis*.

Table 1. Size characteristics of *O. similis* individuals.

Месяц	Показатели	Возрастные группы						
		CVI F	CVI M	CV	CIV	СIII	СII	CI
Июнь	Min	700	600	550	450	-	-	-
	Max	950	700	650	525	-	-	-
	Ср.±SE	770±0,3	631±0,6	624±0,2	496±0,5	-	-	-
	<i>b</i>	50,7	29,0	25,7	22,6	-	-	-
	<i>b</i> ²	2566,5	842,2	658,4	512,9	-	-	-
	<i>C_v</i>	6,6	4,6	4,1	4,6	-	-	-
Июль	Min	750	475	625	500	425	350	300
	Max	950	550	750	600	475	400	325
	Ср.±SE	825±0,3	512±0,7	689±0,3	552±0,5	450±0,5	377±0,6	377±0,5
	<i>b</i>	45,8	25,6	36,1	25,4	17,7	17,6	12,3
	<i>b</i> ²	2101,8	656,5	1300,0	645,0	312,7	309,4	151,4
	<i>C_v</i>	5,6	5,0	5,2	4,6	3,9	4,7	3,9
Август-сентябрь	Min	750	650	575	475	375	325	250
	Max	975	800	700	550	450	350	275
	Ср.±SE	800±0,6	697±0,7	621±0,6	502±0,8	405±1,0	319±2,6	252±2,3
	<i>b</i>	46,5	32,9	32,8	25,8	22,6	21,1	7,5
	<i>b</i> ²	2163,0	1085,5	1077,5	664,9	511,3	444,7	56,8
	<i>C_v</i>	5,8	4,7	5,3	5,1	5,6	6,6	3,0

Примечание: Min, Max, Ср. – минимальная, максимальная и средняя длина тела (мкм), SE – ошибка среднего (мкм), *b* – стандартное отклонение, *b*² – дисперсия, *C_v* – коэффициент вариации (%).

Note: Min, Max, Ср. – minimum, maximum and mean body length (μm), SE – standard error of mean (μm), *b* – standard deviation, *b*² – dispersion, *C_v* – coefficient of variation (%).

В целом для летнего сезона длина тела самок составляла 798 мкм, самцов – 613 мкм, I-V копепоидитных стадий – 283, 348, 428, 517 и 645 мкм соответственно. Для анализа изменчивости длины тела были построены размерные ряды ойтоны для июня 2004 г., июля 2005 г. и августа-сентября 2006 г. (рис. 3). Отмечается неоднородность размерного состава *O. similis*. Особо велико различие между началом и концом летнего периода.

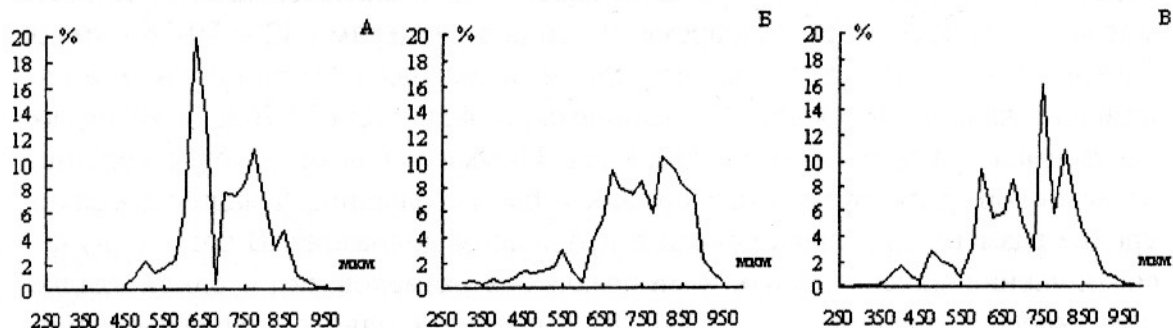


Рис. 3. Размерная структура популяции *O. similis*: А – июнь, 2004 г., Б – июль, 2005 г., В – август-сентябрь, 2006 г.

Fig. 3. Length composition of *O. similis*: А – June, 2004, Б – July, 2005, В – August-September, 2006.

В июне 2004 г. можно отчетливо выделить 2 модальных класса по длине тела рачков – 775 и 625 мкм. Первая группа полностью представлена половозрелыми самками, вторая является смешанной: более 90% приходится на V копепоидитов, остальная часть представлена половозрелыми самцами. В июле 2005 г. распределение особей *O. similis* по размерам более сложное, выделяется несколько преобладающих когорт. Среди них наибольший вклад в размерный спектр дают классы 675, 800 и 875 мкм, на которые приходится более 28% всех рачков. Следует отметить, первая когорта включает в себя V копепоидитов, а две последние только самок. Наконец, в августе-сентябре 2006 г. регистрируется 4 выраженные размерные категории рачков – 600, 675, 750 и 800 мкм. Первая группа полностью представлена V копепоидитами. В последней присутствуют только самки. Оставшиеся 2 класса включают особей различных возрастных когорт. Рачки с длиной тела 675 мкм – это преимущественно V копепоидиты, составляющие 59% этого размерного класса, другая часть приходится на половозрелых самцов. В модальной категории 750 мкм доминируют самки (более 95%), соответственно на долю самцов приходится менее 5% обилия данного размерного класса.

Внутрисезонные отличия между особями популяции *O. similis* можно охарактеризовать также еще двумя соотношениями. Первое – это отношение между средними длинами тела. Сравнение рачков, отобранных в начале летнего периода и его конце, показало, что для самок оно равно 1 : 1,15, для самцов – 1 : 1,36. Еще большая разница наблюдается в случае сравнения минимальных и максимальных размеров июньских и августовских особей; в этом случае отношение равно 1 : 1,42.

Репродуктивные показатели

Размеры яиц и их изменчивость. В ходе одного нерестового периода самки *O. similis* формируют по 2 яйцевых мешка. Прежде чем проводить анализ вариации размеров яиц *O. similis* необходимо отметить существенный момент. В кладках большинства самок очень редко наблюдалась ситуация, когда диаметры всех икринок совпадали, хотя разница между ними была небольшой. В яйцевых мешках не встречались одновременно яйца с размерами 42 и 70-76 мкм. В большинстве случаев, как правило, если значительная часть яиц у одной самки принадлежала к одному классу по длине икры: 42, 56 или 70-76 мкм, то другая часть имела размеры соседнего класса. Иными словами, разброс величин размеров яиц, формируемых каждой самкой, был небольшим. На индивидуальном уровне размеры яиц варьировали в небольшом диапазоне. В нашем случае соотношение максимальных и минимальных размеров яиц в одной кладке изменялось в пределах 1 : 1,02-1,18. В пределах одного мешка вариации практически не было. Имеющийся материал позволяет проследить изменчивость размеров яиц в южной части Баренцева моря на протяжении летнего сезона (табл. 2). В июне 2004 г. в самом начале периода массового размножения диаметр яиц, продуцируемых самками, имеет минимальные значения – 42-49 мкм. Постепенно происходит возрастание размеров яиц. К концу месяца в пробах отмечаются икринки диаметром до 56 мкм.

Таблица 2. Размерные показатели диаметра яиц и плодовитости самок *O. similis*.
Table 2. Statistics on egg diameter and fecundity in females of *O. similis*.

Характеристика	Показатель	Месяц		
		Июнь	Июль	Август-сентябрь
Диаметр яиц, мкм	Min	42	56	42
	Max	56	76	56
	Ср.±SE	46±0,1	65±0,6	48±1,2
	<i>b</i>	1,1	4,1	2,9
	<i>b</i> ²	1,4	17,0	8,7
	<i>C_v</i>	2,4	6,3	6,4
Плодовитость	Min	16	15	19
	Max	36	28	26
	Ср.±SE	26±0,2	21±0,3	22±0,8
	<i>b</i>	3,6	1,9	2,2
	<i>b</i> ²	12,9	4,1	5,1
	<i>C_v</i>	13,5	9,1	9,7

Примечание как к табл. 1.

Denotations as in tab. 1.

Соотношение размеров самых крупных и наиболее мелких яиц составляет 1 : 1,3. В июле 2005 г. икринки, развивающиеся у самок *O. similis*, становятся в среднем в 1,4 раза больше, по сравнению с июнем 2004 г. Наиболее высокие показатели (76 мкм) характерны для середины июля, минимальные (56 мкм) – для конца. Именно в июле яйца ойтоны имеют наиболее крупные размеры.

В сентябре 2006 г. диаметр яиц *O. similis* существенно понижается, его величина в среднем в 1,3 раза меньше, чем в июле 2005 г. В среднем летом (по данным 2004-2006 гг.) диаметр яиц *O. similis* равен $53 \pm 0,5$ мкм.

Важным вопросом является оценка влияния океанологических факторов на репродуктивные показатели. Связь между размерами яиц *O. similis* (D, мкм) и температурными (T, °C) и соленостными (S, ‰) характеристиками выражена следующими уравнениями:

$$D = -1,29 \times T + 73,23 \quad (r = -0,882, p < 0,05),$$

$$D = 2,33 \times S - 15,45 \quad (r = 0,987, p < 0,05),$$

где r – коэффициент корреляции, p – уровень значимости. Таким образом, диаметры икринок связаны обратной зависимостью с температурой и прямой – с соленостью.

Плодовитость и ее изменчивость. Плодовитость самок – важнейший репродуктивный параметр, определяющий стратегию выживания вида в изменчивой среде обитания. Ойтона относится к группе веслоногих ракообразных, у которых развитие оплодотворенных яиц вплоть до появления науплиусов, протекает в тесной связи с телом самки. Это обуславливает возможность получения достоверных данных по их индивидуальной плодовитости. Более 95% женских особей в популяциях ойтоны имели одинаковое количество яиц в правом и левом яйцевых мешках. Примерно у 5% самок отличия составляли 1-2 яйца. Единично встречались рачки, у которых разница в количестве икринок достигала трех и более яиц.

На протяжении всего летнего периода средняя плодовитость составляет 22 яйца на одну кладку. При этом минимальные величины этого показателя фиксируются в июле, максимальные – в июне (табл. 2).

Средняя плодовитость имеет тенденцию к понижению от начала к середине лета, после чего она снова незначительно повышается. При этом соотношение самой высокой и низкой плодовитости составляет 1 : 2,4. В июне отмечается наибольшая величина плодовитости *O. similis*: у некоторых самок насчитывалось по 18 икринок в каждом яйцевом мешке. Анализ воздействия температуры и солености воды на плодовитость ойтоны позволяет говорить об отсутствии влияния данных океанологических факторов на размер кладки. Можно лишь говорить о слабой тенденции возрастания абсолютной плодовитости при повышении температуры воды и снижении данного показателя при возрастании солености.

Взаимосвязи репродуктивных показателей и размеров половозрелых самок. В нашей работе мы рассматриваем зависимости таких показателей как общая длина тела самок, плодовитость (абсолютная и

индивидуальная) и диаметр икринок. Графическая картина соотношений между рассматриваемыми нами признаками показана на рисунке 4.

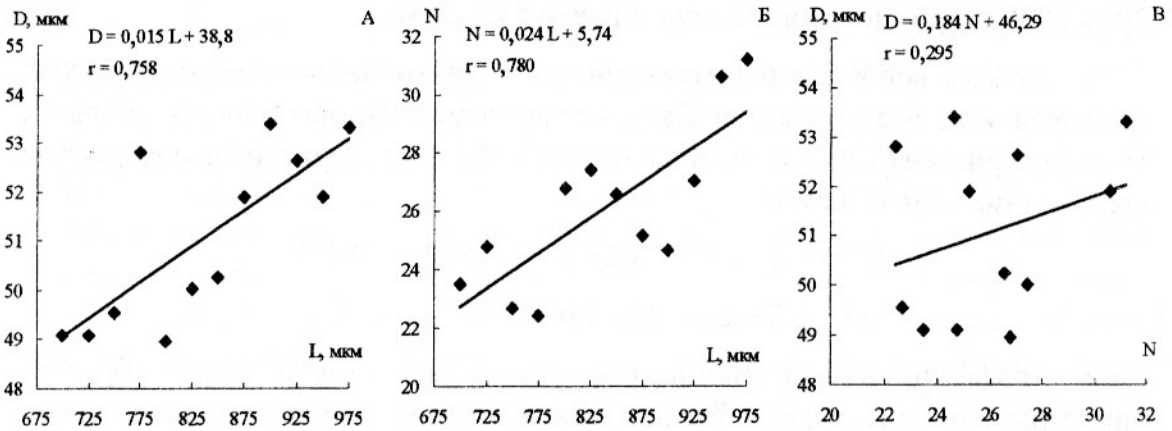


Рис. 4. Репродуктивные корреляции самок *O. similis*. А – зависимость диаметра яиц от длины тела; Б – зависимость плодовитости от длины тела, В – зависимость диаметра яиц от плодовитости.

Fig. 4. Reproductive correlations in females of *O. similis*. А – relationship between egg diameter and body length, Б – relationship between fecundity and body length, В – relationship between egg diameter and fecundity.

В южной части Баренцева моря в явном виде проявляется только прямая зависимость размеров яиц и плодовитости от длины тела самок. Слабо выражена тенденция повышения диаметра яиц от величины кладки.

ОБСУЖДЕНИЕ

Плотность распределения и возрастная структура популяции.

Согласно нашим данным, в летний период 2004-2006 гг. в южной части Баренцева моря в зависимости от месяца исследования численность *O. similis* колеблется от 800 до 214 000 экз./м², биомасса – от 3 до 680 мг/м². Подобное распределение данного вида является характерным для многих районов Баренцева моря. По значимости ойтона занимает первое место в зоопланктоне южной части Баренцева моря, лишь в мае-июне уступая по численности калянусу и личинкам эвфаузиид (Фомин, 1985).

В юго-западной части весной-летом (по данным 1965, 1968 гг.) ойтона может составлять до 700 экз./м³. В апреле в слое 0-50 м на разрезе м. Нордкап – о. Медвежий численность науплиев и копеподитов ойтону колеблется от 0,01 до 3 и от 17 до 223 экз./м³, составляя в среднем 0,03 и 100 экз./м³ соответственно. В июне обилие науплиев возрастает до 0,1-61 экз./м³ (в среднем 8 экз./м³), количество копеподитов увеличивается до 267-2 192 экз./м³ (в среднем 350 экз./м³) (Дегтерева, 1972). По многолетним данным (1959-1977 гг.), на Кольском разрезе в мае в слое 0-50 м численности науплиев и копеподитов в среднем составляет 0,15 экз./м³ (от 0,05 до 2 экз./м³) и 150 экз./м³ (29-683 экз./м³), соответственно.

В июле численность резко возрастает, максимальное обилие науплиев отмечено в 1959 г. (80 экз./м³), минимальное 0,02 – в 1970 г., среднемноголетняя величина за вышеуказанный период равнялась 2,5 экз./м³. Для копеподитов наибольшие показатели зарегистрированы в 1961 г. (6 992 экз./м³), наименьшие (169 экз./м³) – в 1971 г. (Дегтерева, 1979). Среднемноголетняя величина плотности популяции *O. similis* (с 1959 по 1983 гг.) составляет 900 экз./м³ (Дегтерева, Нестерова, 1985).

Для сравнения можно привести данные о количественных показателях численности в северо-западной части Баренцева моря. В данном районе максимальная интегрированная величина обилия *O. similis* составляла 704 633 экз./м² (в ноябре), минимальная (4 483 экз./м²) отмечалась в июне (Lischka, Hagen, 2005).

Полученные нами данные летнего распределения ойтаны хорошо соотносятся с картиной, характерной для прибрежной зоны Восточного Мурмана. По данным О.К. Фомина и Н.В. Дружкова, полученным за период с февраля 1976 г. по май 1977 г. и с декабря 1987 по май 1988 гг. (Фомин, 1978; Дружков, Фомин, 1991), среднее количество *O. similis*, начиная с конца апреля до конца июля-начала августа в верхней эпипелагиали в этой области невысокое – около 50-100 экз./м³ (10-25% общей численности зоопланктона). Однако в мае может наблюдаться некоторое увеличение ее численности (до 25-50%) в слое, расположенном ниже формирующегося в это время скачка плотности. Здесь фиксируется весенне-летний максимум *O. similis* – 200-250 экз./м³ (более 50% от общей численности). В июле с массовым опусканием взрослеющего калянуса и началом размножения половозрелой части его осенней генерации, ойтаны почти целиком вытесняется в нижние слои. К тому же часть ее популяции, предпочитающая верхние слои, выедается развивающимися к этому времени плотоядными животными (*Sagitta elegans*, *Ctenophora* spp., *Hydromedusae* spp.). В это время численность ее минимальна: в поверхностном слое 5-10%, в более глубоких – 10-25% (Фомин, 1978).

Установлено распределение *O. similis* в губе Кислой Мотовского залива Баренцева моря. Ее численность в мае 1990 г. варьировала от 0 (в слое 7,5-0 м) в кутовой части губы до 4,6 экз./м³ (в слое 36-15 м) в мористой части губы. Минимальное обилие ойтаны наблюдалось в слое 15-7,5 м (2,7 экз./м³), максимальное (10,7 экз./м³) – в слое 0-7,5 м. Характер распределения всего зоопланктона и популяции *O. similis* определялся влиянием приливо-отливной динамики водных масс (Широколобова, 1996).

Численность ойтаны в губе Ярнышной (южная часть Баренцева моря) в летний период 1987 г. зависела от местоположения отбора проб, в кутовой части губы *O. similis* не обнаруживалась, но в центральной части в июле составляла 2 400-7 150 экз./м². В открытой части в июле-августе обилие ойтаны достигало

15 440 экз./м², минимальные значения (300 экз./м²) отмечались в конце июля (Тимофеев, 1994). Как и в нашем случае, в губе Ярнышной подавляющая часть самок не имела яйцевых мешков. Причинами данного явления могут служить с одной стороны потери самками яйцевых мешков, с другой – различные условия их развития. В пользу первой говорит присутствие в пробах отделенных яйцевых мешков, наличие самок с одним яйцевым мешком, а также присутствие особей, имеющих половину или даже треть яйцевого мешка. Вторым фактором является многоаспектным, сюда относятся не только очевидная разница в комплексе океанологических факторов, но и совокупность биотических условий и взаимодействий.

Таким образом, распределение количественных показателей *O. similis* на акватории Баренцева моря зависит от сезона исследований. В отдельные годы летом средние количественные показатели распределения ойтаны превышают аналогичные показатели (численность и биомасса) в этот же период (июнь-сентябрь) в другие годы в 5-8 раз. Видимо, это свидетельствует о том, что время начала массового размножения вида изменяется в зависимости от условий каждого конкретного года. Среди главных факторов, определяющих сроки и продолжительность репродукционного цикла веслоногих ракообразных, большинство авторов отмечает температурные условия, состояние кормовой базы зоопланктона и динамику приливно-отливных течений.

Размерная структура популяции. Согласно полученным нами данным, летом (июнь 2004 г., июль 2005 г. и август-сентябрь 2006 г.) в южной части Баренцева моря размеры рачков колебались от 275 до 975 мкм. Изучение размерных рядов самок *O. similis* из различных популяций ранее показало, что этот вид является политипическим, состоящим из нескольких внутривидовых форм (Шувалов, 1972). В Белом море длина тела ойтаны варьировала в пределах 620-800 мкм (среднее значение – 705 мкм) в Северной Атлантике – 500-800 мкм (755 мкм), в центральной части Арктического бассейна – 860-1 060 мкм (985 мкм), в Охотском море 780-1 040 мкм (865 мкм). Это позволило выделить 2 формы: арктическую и бореальную.

Анализ размерных спектров половозрелых особей *O. similis* в южной части Баренцева моря позволяет отнести их к промежуточному типу между бореальной и арктической формами. Более крупные величины размеров тела *O. similis*, характерные для Арктического бассейна и Охотского моря, по сравнению с Северной Атлантикой и Белым морем, объясняются, по всей видимости, более суровым температурным режимом в этих районах (Шувалов, 1980).

Для Баренцева моря имеются данные, полученные для губы Ярнышной. Согласно данным С.Ф. Тимофеева (Тимофеев, 1994) в июле 1987 г. размерная структура популяции *O. similis* характеризовалась наличием двух размерных классов с модальными размерами 0,475 мм (класс 1) и 0,750 мм (класс 2).

Минимальная длина тела была 0,400 мм, максимальная – 0,925 мм. Первый класс состоял преимущественно из неполовозрелых особей, по-видимому, являясь результатом весеннего нереста. Среди особей второго класса присутствовали самцы и самки с яйцевыми мешками, при этом последние преобладали.

Таким образом, в южной части Баренцева моря в середине летнего периода размерная структура популяции ойтоны характеризуется наличием двух выраженных модальных классов, что, возможно, свидетельствует о наличии 2 поколений данного рачка на протяжении года.

Размеры яиц и их изменчивость. Нами установлено, что средняя величина диаметра яиц в летний период по данным 2004-2006 гг. равнялась $53 \pm 0,5$ мкм. Размеры икринок, продуцируемых самками *O. similis* в Баренцевом море сходны в различных районах Мирового океана (табл. 3). Это означает, что изменчивость размера икринок *O. similis* одинакова в репродуктивной части ареала, несмотря на различия в температуре и солености.

Таблица 3. Размеры яиц *O. similis* в различных частях ареала.

Table 3. Eggs size of *O. similis* in different parts of range.

Диаметр яиц, мкм	Район	Источник
67,2±1,5	Смит Саунд, арктические воды	Nielsen et al., 2002
58,3±0,4	Залив Диско, Канадская Арктика	
63,1±0,4	Гренландское море	
64,5±1,1	Залив Аляска	
56,9±0,9	Северное море	
55,7±0,5	Северное море	Nielsen, Sabatini, 1996
62,0±0,8	Андаманское море (Таиланд)	Satapoomin et al., 2004
52,1±0,7	Печорское море	Дворецкий, Пахомова, 2006

Найденная нами зависимость размеров яиц от океанологических факторов отмечена для многих пелагических гидробионтов. Биологический механизм, лежащий в основе этого феномена, в основных чертах является сходным у рыб и ракообразных. Температурная детерминированность размеров икринок у пойкилотермных гидробионтов в настоящее время считается доказанным фактом. При этом чаще всего наблюдается уменьшение диаметров яиц при увеличении температуры (McLaren et al., 1969; Ross et al., 1982; Imai, Tanaka, 1987).

Плодовитость и ее изменчивость. Плодовитость – одна из наиболее важных характеристик биологических систем на уровнях «особь – популяция – вид», являющейся, по сути, основной в обеспечении существования вида (Тимофеев, 2006). В нашем случае плодовитость колебалась от 15 до 36 яиц в одной кладке, в среднем составляя – 11 икринок на один яйцевом мешок. Сравнение с другими районами Мирового океана показывает, что наши данные во многом сходны с показателями плодовитости ойтоны в северных и арктических морях, существенно отличаясь от величин, фиксируемых в тепловодных районах (табл. 4).

Таблица 4. Плодовитость *O. similis* в различных частях ареала.
Table 4. Fecundity of *O. similis* in different parts of range.

Плодовитость			Район	Источник
Min	Max	Ср.		
16	24	20	Карское море	Фомин, 1989
12	24	18	Южная часть Баренцева моря	Тимофеев, 1994
14	22	16	Белое море	Шувалов, 1965
10	28	21	Белое море	Иванова, 1963
18	26	22	Северное море	Nielsen, Sabatini, 1996
16	24	19	Берингово море	Белуцова, 1977
12	28	15	Черное море	Сажина, 1974
24	34	26	Индийский океан	Сажина, 1987

Примечание как к табл. 1.
 Denotations as in tab. 1.

Анализ имеющейся информации позволяет говорить о том, что, как и в случае размеров яиц, такой важный функциональный показатель, как индивидуальная абсолютная плодовитость самок *O. similis* остается стабильным и слабо зависит от факторов среды.

Взаимосвязи репродуктивных показателей и размеров половозрелых самок. Установлено, что практически у всех ракообразных при увеличении размера самки, количество выметываемых ею икринок увеличивается (Хмелева, 1988). Размеры кладки (плодовитость) практически у всех ракообразных прямо связаны с размерами самок: у крупных особей кладка содержит больше яиц, по сравнению с мелкими особями (Численко, 1964, 1977; Ivanova, Vassilenko, 1987). Полученные нами данные подтверждают этот факт. Зависимость «размер кладки – размер яиц» менее всего подтверждена количественными данными. В имеющихся работах по размножению морских ракообразных обычно она постулируется как нечто само собой разумеющееся и не требующее доказательств, либо приводятся словесные описания без каких-либо цифр. Присутствуют и методические трудности: так как размер кладки и размер яиц часто связаны с размером самки, потому связь «размер кладки – размер яиц» может быть следствием зависимости этих параметров именно от длины тела самки (в таких ситуациях обычно наблюдается прямая зависимость между данными показателями). Именно такая картина наблюдается у эвфаузиид (Nemoto et al., 1972). Теоретически ожидаемая связь должна характеризоваться отрицательной зависимостью между плодовитостью и размером икринок. Полученные нами данные для *O. similis* в целом подтверждают этот факт, хотя в нашем случае можно говорить лишь о тенденции, т.к. достоверной корреляции между данными параметрами не наблюдается. Межпопуляционные различия в плодовитости (зависимость «размер самки – количество яиц в кладке») обнаружены практически у всех морских ракообразных, независимо от образа жизни и способа добывания пищи. Для *O. similis* получены данные по взаимосвязи

плодовитости (N) от линейных размеров самки (L , мм). Так, в море Клайд (Северная Атлантика) в летний период зависимость интересующих нас показателей описывается линейным уравнением: $N = 124,81 \times L - 56,685$ (Marshall, 1949). Сходная картина наблюдается и в южной части моря Баренцева (губа Ярншная): $N = 25,862 \times L - 10,353$ (Тимофеев, 1994). В западной части Берингова моря связь между величиной кладки и размерам самок имеет более сложный характер: $N = 30,3 \times L^{2,846}$ (Белоусова, 1977).

В нашем случае, видимо, основными факторами, обуславливающими зависимость «размер самки – количество яиц в кладке», являются температурный режим, состояние пищевых источников, а также наличие конкурентов и хищников. В большинстве работ именно эти причины выделяются в качестве главенствующих (Тимофеев, 2006; Kiorboe, Sabatini, 1994).

Суммируя данные о размерно-возрастном составе популяции *O. similis*, вариациях репродуктивных параметров в различных районах Мирового океана, можно сделать вывод, что данные показатели находятся в адаптивной взаимосвязи, и эта взаимосвязь контролируется естественным отбором.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследования биологии мелких видов кормового зоопланктона в последнее время приобретают все большее значение. Связано это с переоценкой их роли в функционировании морских экосистем и в формировании годовой продукции. В нашей работе мы провели анализ состояния наиболее многочисленного вида пелагических копепод Баренцева моря в летний период. Установленные нами особенности распределения количественных показателей (численность и биомасса) могут применяться для оценки суммарной вторичной продуктивности сообществ зоопланктона. Новые данные о специфике репродуктивных показателей *O. similis* имеют не только прикладное, но и теоретическое значение. Они необходимы для построения детализированной картины функционирования пелагических экосистем. Дальнейшие исследования в данном направлении должны быть направлены на выявление экологических и биологических свойств *O. similis* в другие сезоны и в других районах Баренцева моря. Полученная информация будет полезна при прогнозировании годовых запасов кормового зоопланктона, а следовательно, и ценных промысловых видов рыб.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Белоусова С.П. Некоторые данные о плодовитости *Oithona similis* и *Pseudocalanus elongatus* (Crustacea, Copepoda) в западной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. 1977. Т. 101. С. 29-30.

Дворецкий В.Г., Пахомова Н.А. Сравнительная характеристика популяций *Oithona similis* (Claus) в водах Печорского моря и прибрежной зоны Восточного Мурмана // Вестн. МГТУ. 2006. Т. 9. №5. С. 798-807.

Дегтерева А.А. Планктон у северо-западного побережья Норвегии и в Баренцевом море в 1965 и 1968 гг. Мат. рыбохоз. исслед. Северного бассейна. №19. Мурманск: ПИНРО, 1972. С. 101-117.

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: КФ АН СССР, 1985. С. 149-160.

Дробышева С.С. Формирование скоплений эвфаузиид в Баренцевом море // Тр. ПИНРО. 1979. Вып. XLIII. С. 54-75.

Дробышева С.С. Многолетнее распределение эвфаузиевых рачков – кормовых объектов промысловых рыб Баренцева моря (1981-1995 гг.) (справочный материал). Мурманск: ПИНРО, 1996. 27 с.

Дружков Н.В., Фомин О.К. Сезонная сукцессия зоопланктона в прибрежной зоне Восточного Мурмана // Продукционно-деструкционные процессы пелагиали прибрежья Баренцева моря. Апатиты: КНЦ АН СССР, 1991. С. 62-72.

Зеликман Э.А. К экологии размножения массовых видов Euphausiacea в юго-восточной части Баренцева моря // Тр. ММБИ АН СССР. 1964. Т. 6(10). С. 12-21.

Зеликман Э.А. Заметки о составе и распределении зоопланктона в юго-восточной части Баренцева моря в августе-октябре 1959 г. // Тр. ММБИ АН СССР. 1966. Т. 11(15). С. 34-49.

Иванова С.С. Зоопланктон губы Чупа. Мат. по комплекс. изучению Белого моря. Вып. 2. М.-Л.: АН СССР, 1963. С. 17-31.

Камшилов М.М. Материалы по биологии *Calanus finmarchicus* Gunner Баренцева и Белого морей // Тр. МБС АН СССР. 1955. Т. 2. С. 62-87.

Камшилов М.М., Зеликман Э.А., Роухиянен М.И. Планктон прибрежья Мурмана // Закономерности скоплений и миграций промысловых рыб в прибрежной зоне Мурмана. М.-Л., 1958. С. 59-102.

Карамушко О.В. Питание и пищевые взаимоотношения личинок основных промысловых видов рыб Баренцева и Норвежского морей: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ, 1991. 22 с.

Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.

Миронова Н.В. Питание и рост молоди тресковых рыб в прибрежной зоне Восточного Мурмана. М.: Наука, 1956. 100 с.

Несмелова В.А. Динамика численности зоопланктона на Дальнезеленецком разрезе (Баренцево море) в 1964 г. // Тр. ММБИ АН СССР. 1968. Т. 17(21). С. 22-29.

Руководство по методам биологического анализа морской воды и донных отложений. Л.: Гидрометеиздат, 1980. 191 с.

Сажина Л.И. Темп размножения пелагических Copepoda Черного и Средиземного морей // Биологическая продуктивность южных морей. Киев: Наукова думка, 1974. С. 175-182.

Сажина Л.И. Размножение, рост, продукция морских веслоногих ракообразных. Киев: Наукова думка, 1987. 156 с.

Сысоева Т.К. Питание личинок и пелагических мальков трески аркто-норвежского стада. Мат. сес. уч. сов. ПИНРО по рез. иссл. в 1962-1963 гг. 1964. С. 65-72.

Сысоева Т.К., Базлова Л.Г. Материалы по питанию личинок и пелагических мальков баренцевоморской пикши в 1959-1961 гг. // Тр. ПИНРО. 1967. Вып. 20. С. 65-82.

Тимофеев С.Ф. Вертикальное распределение эвфаузиид в Баренцевом море: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М.: ИО АН СССР, 1988. 24 с.

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: КНЦ РАН, 1994. С. 19-31.

Тимофеев С.Ф. Экология онтогенеза эвфаузиевых ракообразных (Crustacea, Eurhausiacea) северных морей. СПб.: Наука, 1997. 156 с.

Тимофеев С.Ф. Биология яиц эвфаузиевых ракообразных (Crustacea, Eurhausiacea). Апатиты: КНЦ РАН, 2006. 242 с.

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

Фомин О.К. Качественный состав зоопланктона // Жизнь и условия ее существования в пелагиали Баренцева моря. Апатиты: КФ АН СССР, 1985. С. 128-134.

Фомин О.К. Некоторые структурные характеристики зоопланктона. В кн.: Экология и биоресурсы Карского моря. Апатиты: КНЦ АН СССР, 1989. С. 65-85.

Фомин О.К. Сезонная динамика численности и сезонное распределение массовых видов зоопланктона в южной части Баренцева моря // Продукционно-деструкционные процессы пелагиали прибрежья Баренцева моря. Апатиты: КНЦ АН СССР, 1991. С. 72-80.

Фомин О.К. Роль баренцевоморского калянуса в трофической сети пелагиали моря. Апатиты: КНЦ РАН, 1995. 119 с.

Хмелева Н.Н. Закономерности размножения ракообразных. Минск: Наука и техника, 1988. 208 с.

Численко Л.Л. О существовании связи плодовитости с численностью у морских *Haracticoida* (Crustacea, Copepoda) // ДАН СССР. 1964. Т. 195. №2. С. 451-453.

Численко Л.Л. Гарпактициды (Copepoda, Haracticoida) с губок Земли Франца-Иосифа // Биоценозы шельфа Земли Франца-Иосифа и фауна сопредельных акваторий. Л.: Наука, 1977. С. 237-276.

Широколобова О.В. Зоопланктон губы Кислая (Баренцево море): структурно-функциональная организация сообщества // Экосистемы пелагиали морей Западной Арктики. Апатиты: КНЦ РАН, 1996. С. 84-94.

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

Шувалов В.С. Географическая изменчивость некоторых видов сем. *Oithonidae* (Copepoda, Cyclopoidea) // 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.

Imai C., Tanaka S. Effects of sea water temperature on eggs size of Japanese anchovy // Bull. Jap. Fish. 1987. V. 53.

Ivanova M.B., Vassilenko S.V. Relationship between number of eggs, brood weight, and female body weight in Crustacea // Hit. Rev. Ges. Hydrobiol. 1987. V. 72. Pp. 147-169.

Kiorboe T., Sabatini M. Reproductive and life-cycle strategies in egg-carrying cyclopoid and free-spawning calanoid copepods // J. Plankton Res. 1994. V. 16. Pp. 1353-1366.

Lischka S., Hagen W. Life histories of the copepod *Pseudocalanus minutus*, *P. acuspes* (Calanoida) and *Oithona similis* (Cyclopoida) in the Arctic Kongsfjorden (Svalbard) // Polar Biol. 2005. V. 28. Pp. 910-921.

Marshall S.M. On the biology of the small copepods in Loch Striven // J. Mar. Biol. Ass. Plymouth. 1949. V. 28. №1. Pp. 45-122.

McLaren I.A., Corkett C.J., Zillioux E.J. Temperature adaptations of copepod eggs from the Arctic to the tropics // Biol. Bull. 1969. V. 137. Pp. 486-493.

Nemoto T., Kamada K., Haza K. Fecundity of a euphausiid crustacean, *Nematoscelis difficilis*, in the North Pacific Ocean // Mar. Biol. 1972. V. 14. Pp. 41-47.

Nielsen T.G., Moller E.F., Satapoomin S., Ringuette M., Hopcroft R.R. Egg hatching rate of the cyclopoid copepod *Oithona similis* in arctic and temperate waters // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2002. V. 236. Pp. 301-306.

Nielsen T.G., Sabatini M. Role of cyclopoid copepod *Oithona* spp. in North Sea plankton communities // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1996. V. 139. Pp. 19-93.

Ross R.M., Daly K.L., English T.S. Reproductive cycle and fecundity of *Euphausia pacifica* in Puget Sound, Washington // Limnol. and Oceanogr. 1982. V. 27. Pp. 304-314.

Satapoomin S., Nielsen T.G., Hansen P.J. Andaman sea copepods: spatio-temporal variations in biomass and production, and role in the pelagic food web // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2004. V. 274. Pp. 99-122.

Stearns S.C. The evolution of life histories. Oxford e.a.: Oxford University Press. 1999. 249 p.

DISTRIBUTION AND REPRODUCTIVE CHARACTERISTICS OF *OITHONA SIMILIS* (COPEPODA, CYCLOPOIDA) IN THE SOUTHERN PART OF THE BARENTS SEA

© 2008 y. V.G. Dvoretzky

Murmansk Marine Biological Institute, Murmansk

Distribution, abundance and reproductive characteristics of *O. similis* were investigated in summer seasons 2004-2006 in the southern part of the Barents Sea. Average density was maximal in mid-summer (100 200 ind./m²; 330 mg/m²) decreasing by fall (12 000 ind./m²; 60 mg/m²). Size distribution was bimodal in early summer becoming polymodal in mid-summer and fall. Average fecundity was 22 eggs per one clutch. The lowest fecundity was recorded in July, the highest in June. The clutch size and egg diameter correlated positively with the size of female. Adaptive significance of population characteristics of *O. similis* is discussed.