

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
КОЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
Мурманский морской биологический институт

На правах рукописи

Берченко Игорь Васильевич

МЕЗОЗООПЛАНКТОН ВОД ЗАПАДНОГО ШПИЦБЕРГЕНА

Специальность 25.00.28 – Океанология

АВТОРЕФЕРАТ
Диссертации на соискание ученой степени
Кандидата биологических наук

Мурманск
2009

Работа выполнена в Мурманском морском биологическом институте Кольского научного центра Российской академии наук

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор
Макаревич Павел Робертович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук Э.Л. Орлова
доктор биологических наук В.Ф. Брызгин

Ведущая организация:
Санкт-Петербургский Государственный Университет (СПбГУ), г. Санкт-Петербург

Защита состоится « 21 » декабря 2009 г. в _____ час _____ мин на заседании диссертационного совета Д 002.140.01 при Мурманском морском биологическом институте Кольского научного центра Российской академии наук по адресу: 183010, г. Мурманск, ул. Владимирская, 17

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ММБИ КНЦ РАН

Автореферат разослан « ____ » _____ 2009 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
кандидат географических наук

Е.Э. Кириллова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования

Территория арх. Шпицберген и прилегающие акватории традиционно представляли огромный интерес для многих поколений людей. Об этом свидетельствуют последние археологические данные, проливающие свет на быт и хозяйственную деятельность в данном регионе (Старков, 2005). Большое внимание данному сектору Арктики уделяется и со стороны научного сообщества. Степень важности арх. Шпицберген для науки выражается в том значительном количестве исследователей из различных областей знания от физики до биологии, осуществляющих свою деятельность на архипелаге.

С точки зрения морской биологии наиболее интересным представляется западное побережье о. Западный Шпицберген в связи со значительным влиянием на него водных масс различного происхождения.

Зоопланктонная составляющая фьордов и прилегающего шельфа характеризуется большим видовым разнообразием, включающим в себя представителей как арктической, так и атлантической фауны. Причем полный видовой список еще предстоит составить, поскольку новые виды зоопланктонных организмов продолжают открываться (Shultz, Kwasniewski, 2004).

Несмотря на значительные усилия, прилагаемые в последнее время к решению вопроса о пространственном распределении видов на данной акватории, эта тема остается далекой от завершения. Более или менее подробно описаны особенности северной и южной частей пелагиали региона, тогда как центральная ее часть и прилегающий шельф остаются до сегодняшнего дня практически неизученными. Подобные пробелы не позволяют составить общую картину распространения зоопланктонной группировки во фьордах западного побережья и прилегающих акваторий. Не менее важным вопросом является исследование особенностей сезонной динамики зоопланктонного сообщества в целом и отдельных его представителей в частности в связи со специфическими условиями обитания. Наиболее разработанным аспектом в рамках данной темы является описание жизненных циклов обитателей пелагиали, хотя и здесь присутствуют белые пятна. Так, основной акцент в исследованиях подобного типа делается на массовых представителях мезозоопланктона, к которым традиционно относятся виды рода *Calanus* ввиду своей важности как основного компонента питания ихтиофауны. Более мелким представителям, также играющим значительную роль в функционировании экосистемы региона, уделяется намного меньше внимания, на что уже указывалось ранее (Turner, 2004). Другой стороной данного вопроса является определение влияния атлантических водных масс на распространение и развитие зоопланктона. Работа в этой области может дать ответы на ряд вопросов, связанных с прогнозированием возможного отклика со стороны экосистемы данного региона на происходящие климатические изменения в Арктике.

Цели и основные задачи исследования

Целью данной работы является исследование сообщества мезозоопланктона вод Западного Шпицбергена, особенностей его распространения и развития, а также определение степени влияния на него абиотических факторов.

Для выполнения поставленной цели нами были определены следующие задачи:

1. Сравнительный анализ океанографических условий различных участков исследуемой акватории.
2. Изучение таксономического разнообразия и особенностей формирования структуры сообщества зоопланктона.
3. Сравнительный анализ особенностей биологии, которые определяют различия в жизненных циклах доминирующих видов и способствуют их распространению в высоких широтах.
4. Выявление особенностей пространственного распределения зоопланктона на шельфе и во фьордах Западного Шпицбергена.

5. Описание общей картины сезонного развития доминирующих видов и установление различий в реализации жизненных стратегий на акваториях с разными океанографическими условиями.
6. Построение схемы сезонной изменчивости вертикального распределения доминирующих видов и установление различий в проявлении данного типа миграций на акваториях с разными условиями обитания.

Научная новизна и теоретическая значимость

В данной работе обобщен и систематизирован материал по видовому разнообразию зоопланктонного сообщества фьордов западного побережья арх. Шпицберген, составлен общий видовой список с указанием географической принадлежности отдельных видов. Впервые получены данные об особенностях пространственного распределения зоопланктона центральной части западного побережья. Выявлен ряд различий в сезонном развитии и изменении вертикального распределения массовых видов мезозоопланктона, обусловленных влиянием различных водных масс.

Практическая значимость

Результаты исследований могут быть использованы, как фоновый материал при проведении морского мониторинга изменений антропогенного и естественного характера в среде, при построении прогностических динамических моделей морских экосистем, а также при разработке мероприятий по рациональному природопользованию и охране природных ресурсов арх. Шпицберген.

Защищаемые положения:

1. Сообщество зоопланктона вод Западного Шпицбергена имеет отличительные черты, характерные для сообществ полярных поверхностных вод, и состоит преимущественно из арктических и аркто-бореальных видов, доминирующими среди которых являются представители копепод. Локальная циркуляция вод определяет современный облик зоопланктонной составляющей экосистемы, выражающийся в композиции видов и пространственной структуре сообщества.
2. В районе исследований выделяется 3 участка, отличающиеся по структурным и функциональным характеристикам зоопланктонного сообщества
3. Общая картина сезонной динамики массовых видов определяется доступностью пищевых ресурсов, тогда как воздействие абиотических факторов обуславливает сроки и продолжительность отдельных этапов жизненного цикла и особенностей вертикального распределения популяций.

Публикация результатов исследования

По теме диссертации опубликовано 8 работ.

Апробация работы

Результаты исследований были представлены на конференциях молодых ученых ММБИ КНЦ РАН (2007, 2008); на международных конференциях: «Естественные и инвазийные процессы формирования биоразнообразия водных и наземных экосистем» (Ростов-на-Дону, июнь 2007), «Большие морские экосистемы в эпоху глобальных изменений (климат, ресурсы, управление)» (Ростов-на-Дону, октябрь 2007), «Природа шельфа и архипелагов европейской Арктики» (Мурманск, ноябрь 2008), «Polar Research – Arctic and Antarctic perspectives in the International Polar Year» (Санкт-Петербург, июль 2008).

Структура и объем работы

Диссертация изложена на 127 страницах, включает 9 таблиц, 48 рисунков, состоит из введения, семи глав, заключения, выводов, трех приложений, списка литературы, включающего 129 источников, из которых 94 иностранных.

Благодарности

Автор выражает глубокую признательность директору ММБИ академику Г.Г. Матишову за создание условий, позволивших провести наши исследования. Научному руководителю д.б.н. П.Р. Макаревичу за ценные советы и всестороннюю помощь в

написании диссертации и поддержании у автора высоких темпов работы. Сотрудникам ведущей организации – СПбГУ, оппонентам д.б.н. Э.Л. Орловой и д.б.н. В.Ф. Брызгину за конструктивную критику результатов.

Автор бесконечно благодарен сотрудникам лаборатории планктона ММБИ, оказавшим посильную помощь в сборе и обработке материала, интерпретации полученных данных и обсуждении результатов. В особенности хотелось бы отметить к.б.н. Е.И. Дружкову и к.б.н. В.В. Ларионова, чей опыт и поддержка помогали автору всегда держаться в русле поставленных целей.

Отдельно хотелось бы поблагодарить сотрудников ПИНРО и UNIS (Университетский центр Шпицбергена) за значительный вклад в обсуждение данной работы и предоставление ряда материалов.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. История исследований зоопланктона западного побережья арх. Шпицберген и прилегающих вод.

В данной главе произведен литературный обзор зоопланктонных исследований со второй половины позапрошлого века (экспедиции Сарса и Кюкенталя) по наши дни. Отмечены основные направления научных изысканий, а также полученные в ходе них результаты. Обзор условно разбит на три группы исследований, описывающие различные уровни организации живой материи (организменный, популяционный, уровень сообществ). К первой категории относятся работы, посвященные изучению липидного состава планктонных организмов, функций отдельных соединений в метаболической активности, а также видоспецифичность липидного синтеза отдельных представителей зоопланктона. Другим направлением является изучение жизненных циклов планктонных животных.

Ко второй группе относятся исследования на популяционном уровне организации, включающие определение особенностей пространственного распределения популяций пелагических животных и установление закономерностей их сезонного развития.

Исследования планктонного сообщества вод Западного Шпицбергена охватывает такие направления как изучение видового разнообразия, количественных показателей, а также их изменения в зависимости от сезона года. Не менее важным аспектом является сравнительный анализ населения пелагиали на участках акватории с различными океанографическими условиями.

В завершении обзора приведен ряд работ, имеющих гидрологическую направленность, а также исследований биоты сопредельных акваторий, способствующих изучению биологических и экологических особенностей функционирования зоопланктона пелагиали Западного Шпицбергена.

Глава 2. Материалы и методы

Материалом для исследований послужили зоопланктонные ловы, проведенные у западного побережья архипелага Шпицберген.

Всего в работе использовались данные обработки 183 проб, отобранных в 1983 г., 2005 - 2008 гг.

Для описания вертикального распределения зоопланктонного сообщества, а также сезонных изменений в глубине обитания массовых видов копепод были использованы 63 пробы со станций расположенных на акватории Ис-фьорда (ст. 1 – 4).

Сезонное развитие популяций доминирующих видов изучалось на двух сезонных станциях, расположенных в ктовой части Ис-фьорда (ст. 1) и на выходе из него (ст. 4) в период с мая по декабрь (53 пробы).

Для описания пространственного распределения зоопланктона использовался материал, отобранный в верхнем 50-метровом слое в июле-сентябре 1983, 2005, 2006 гг, а

также в верхнем 25-метровом слое в июле 2007 г.. В 2006 г. для этой цели послонные ловы 0-25 м и 25-50 м на акватории Ис-фьорда объединялись в один слой 0-50 м.

Отбор проб производился планктонными сетями Джели с диаметром входного отверстия 37 см и величиной ячеи 168 мкм (1983, 2005, 2008 гг.), а также сетью WP 2 с входным отверстием 50 см и размером ячеи 180-200 мкм (2005, 2006, 2007). Пробы фиксировались 4 % - ым раствором формалина.

Обработка первичного материала производилась по общепринятой методике (Методические рекомендации..., 1989) с использованием камеры Богорова и стереоскопического микроскопа МБС – 10. Из предварительно сконцентрированной до объема 50 мл пробы, отбиралось по 2-5 мл в трех-пяти повторностях в зависимости от количества зоопланктонных организмов с целью подсчета наиболее массовых видов. Полученные данные усреднялись и пересчитывались на объем пробы. После этого просматривалась вся проба с целью учета редких и малочисленных организмов.

Идентификация осуществлялась по возможности до вида, для *Oithona similis*, *Calanus finmarchicus*, *C. glacialis*, *C. hyperboreus*, *Pseudocalanus sp.*, *Metridia longa* определялись также возрастные стадии.

Параллельно проводилось измерение длины цефалоторакса у представителей рода *Calanus* с целью их разделения до вида. В среднем в каждой пробе измерялось 140 особей (по 20 каждой копеподитной стадии). Всего в исследуемом материале было промерено около 5000 особей. Разделение проводилось по размерным классам, соответствующим каждому виду, приведенным в работе Г. Аркварн с соавторами (Arkværn et al., 2005). Идентификация водных масс проводилась по классификации, приведенной Ф. Коттиер с соавторами (Cottier et al., 2005).

Статистическая обработка данных проводилась с использованием программного обеспечения PRIMER 5 и STATISTICA 6. Для построения дендрограмм пространственного распределения зоопланктона проводился кластерный анализ. В качестве критерия сходства использовался коэффициент Брэя-Куртиса (Bray, Curtis, 1957):

$$s_{jk} = 100 \frac{\sum_i^p 2 \cdot \min(y_{ij}, y_{ik})}{\sum_i^p (y_{ij} + y_{ik})}, \text{ где}$$

S_{jk} - процент сходства между 2 пробами, y_{ij} и y_{ik} – количество видов (численность или биомасса) в пробах j и k , $\min(y_{ij}, y_{ik})$ – минимальное значение количества между 2 пробами, p – число видов.

Для уменьшения значимости наиболее обильных видов, данные предварительно были трансформированы в корень квадратный из показателя численности.

Для построения 3d-поверхностей вертикального распределения массовых видов использовался метод сплайнового моделирования. Для уменьшения колебаний диапазона значений в течение года данные численности отдельных копеподитных стадий были прологарифмированы по основанию 10.

Глава 3. Океанографическая характеристика района исследования.

Фьорды западного побережья архипелага Шпицберген и прилегающий шельф подвержены существенному влиянию различных водных масс, определяющих современный облик экосистемы данного региона. Западно - Шпицбергенское течение несет с юга атлантические воды, характеризующиеся высокой температурой и соленостью, превышающей 3°C и 35⁰/₀₀, соответственно (Quadfasel et al., 1987; Aagaard et al., 1987), и являющиеся важным источником поступления тепла в Полярный бассейн.

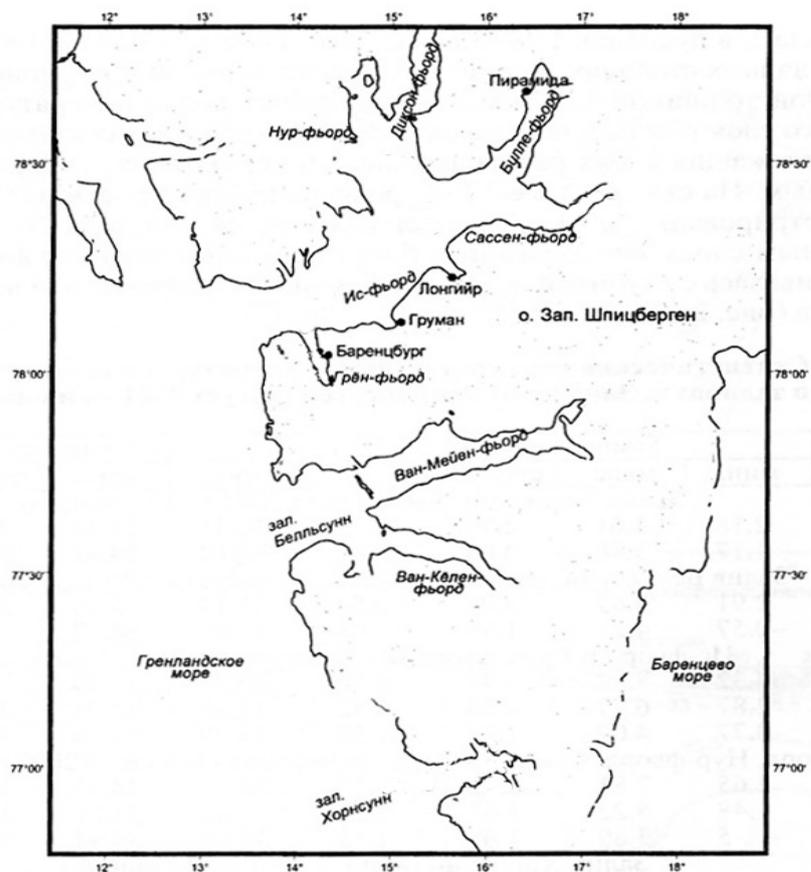


Рис. 1 Район исследований

В целом, у фьордов западного побережья (рис. 1), центральный и прилегающий к морской акватории участки имеют сходную структуру водной толщи и могут быть описаны следующей схемой.

Верхний 10 - 20-ти метровый слой представлен поверхностными водами. Для них характерна низкая соленость, обусловленная таянием ледников в кутовых частях фьордов, а также значительная сезонная изменчивость в показателях температуры в связи с воздействием солнечной радиации. Ниже следует переходный слой, образованный смешением вод поверхностного горизонта и атлантических водных масс. Данный слой характеризуется большей соленостью и меньшей изменчивостью температурного показателя. Далее следует слой атлантических, либо трансформированных атлантических водных масс. Последним из представленных типов водных масс является слой локальных вод с близкой к нулю или отрицательной температурой и высокой соленостью. Он расположен в придонном горизонте.

Кутовые части фьордов, за исключением Конгс-фьорда и Грен-фьорда, имеют структуру, отличную от центральной части фьордов. 3-в Белльсунн характеризуется наличием подводного порога, располагающегося довольно близко к выходу и отделяющего Ван-Кёлен-фьорд от остальной акватории. Вследствие этого, в Ван-Кёлен-фьорде присутствует большой объем воды (40 м – дно) с высокой соленостью и отрицательными значениями температуры даже в летние месяцы практически на всем протяжении фьорда. Конгс-фьорд, напротив, открыт для поступления вод из прилегающей морской акватории, вследствие чего атлантические водные массы присутствуют на всей акватории фьорда от выхода до кута (MacLachlan et al., 2007). Подобная картина отмечена и для Грен-фьорда. Локальные объемы воды в Конгс-фьорде располагаются в большинстве своем в центральной глубоководной части акватории. Холодных зимних вод, подобных таковым в 3-ве Белльсунн, не обнаружено.

В 3-ве Хорнсунн слой воды с отрицательной температурой и высокой соленостью значительно меньше, чем в 3-ве Белльсунн и представлен в придонном горизонте кутовой части. Над ним располагается слой вод локального происхождения, характеризующийся меньшей соленостью и температурой.

Отдельного внимания заслуживает Ис-фьорд. Сложная береговая линия формирует в кутовой части несколько фьордов, таких как Булле-фьорд, Сассен-фьорд, Нур-фьорд, Диксон-фьорд. Некоторые из них отделены от остальной акватории подводным порогом (Булле-фьорд, Сассен-фьорд). На данных акваториях формируется и присутствует в течение всего года слой воды с отрицательными значениями температуры и высокой соленостью, практически не смешиваемый с водами центральной части акватории Ис-фьорда. Однако, следует отметить, что на акватории Нур-фьорда, не имеющего подводного порога, также обнаруживаются водные массы подобного типа. И, как было отмечено выше, подобная картина характерна для 3-ва Хорнсунн. Логично предположить, что на формирование подобной структуры оказывают влияние такие факторы, как ледниковая активность в кутовой части фьордов и степень смешения поступающих атлантических водных масс с локальными объемами. В то время как топографические особенности строения донной поверхности обеспечивают стабильность существования вод данного типа в кутовой части в течение года.

Сезонные изменения океанографических условий во фьордах изучены в значительно меньшей степени в связи с труднодоступностью акватории в большую часть года. В литературе встречаются лишь фрагментарные данные об особенностях структуры водной толщи в зависимости от сезона (Cottier et al., 2005; Weslawski et al., 1991b). Полученные нами STD-данные позволяют дополнить имеющиеся представления о характере сезонных изменений водной толщи западного побережья. Следует отметить, что отсутствие в наших сборах данных по зимнему и весеннему сезону также не позволяют составить полноценной картины происходящих изменений, однако делают возможным сравнение акваторий Конгс-фьорда и Ис-фьорда в данном аспекте и интерполяцию полученных результатов на акватории со сходными топографическими условиями.

В Булле-фьорде в период с мая по сентябрь наиболее значительным изменениям подвергался поверхностный горизонт. В течение исследованного периода температура данного слоя изменялась от $-0.5\text{ }^{\circ}\text{C}$ в мае до $7.4\text{ }^{\circ}\text{C}$ в августе. Соленость напротив уменьшалась от весны к лету, что, очевидно, вызвано таянием льда и увеличением пресного стока на акваторию фьорда. В августе - сентябре начинается постепенное снижение температуры поверхностного слоя и наблюдается увеличение солености. В сентябре данные параметры составляют $3\text{ }^{\circ}\text{C}$ и $32.5\text{ }‰$.

Слой, располагающийся в пределах 30-70 м – дно, демонстрирует относительную стабильность в течение всего исследованного периода и согласно выбранной нами классификации характеризуется как слой холодных зимних вод, с температурой ниже $-0,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ и соленостью $34.4\text{--}35\text{ }‰$.

По нашему мнению, подобная картина сезонных изменений свойственна также Сассен-фьорду и 3-ву Белльсунн ввиду их значительного сходства. Сезонная динамика в кутовой части 3-ва Хорнсунн, а также Нур-фьорд (Ис-фьорд) может отличаться от выше описанных акваторий, несмотря на значительное сходство в летние месяцы.

На выходе из Ис-фьорда структура водной толщи в зависимости от сезона выглядит следующим образом. В начале мая поверхностный горизонт 0 – 50 м занимают холодные воды с температурой от $-0.5\text{ }^{\circ}\text{C}$ и соленостью, не превышающей $34.85\text{ }‰$. Далее следует слой трансформированных атлантических вод, менее соленых и имеющих более низкую температуру, нежели воды атлантического происхождения. В течение июля и августа большую часть водной толщи от 40-50 м практически до дна занимали атлантические водные массы. В сентябре атлантические и трансформированные атлантические воды находились в слое 100 м - дно, а к октябрю верхняя граница опустились до 160 м. Остальную часть водной толщи занимали поверхностные воды и водные массы

переходного типа, образованные смешением поверхностных вод и атлантических водных масс, с температурой более 1 °С и соленостью от 34 до 34.65 ‰. Следует отметить, что в сентябре, на глубине 50 – 100 м, находился слой холодной воды с температурой и соленостью 0.65-0.9 °С и 34.1-34.4 ‰ соответственно. Поверхностный горизонт в течение года прогревался до 5.7 °С в июле, а минимальной температурой поверхности было -0.3 - -0.5 °С в мае.

Глава 4. Мезозoopланктонное сообщество Западного Шпицбергена

Анализ имеющихся литературных данных (Носова, 1964; Koszteyn, Kwasniewski, 1989; Kwasniewski, 1990; Weslawski et al., 1991a; Walkusz et al., 2003; Walkusz et al., 2004; Daase, Eiane, 2007) и наших сборов показал наличие в составе зоопланктонного сообщества животных принадлежащих к 10 типам: Cnidaria, Ctenophora, Nemertea, Bryozoa, Echinodermata, Annelida, Mollusca, Arthropoda, Chaetognatha, Chordata. Количество таксонов более низкого порядка и их распределение по типам представлено в таблице 1. Следует отметить, что представители Nemertea, Bryozoa, Echinodermata, Annelida являются меропланктонными формами и присутствуют в планктоне преимущественно в личиночном виде. Вследствие этого, их идентификация, как в литературных данных, так и в наших сборах ограничивается определением типа (за исключением Polychaeta). Общее же количество видов, обнаруженных во фьордах западного побережья Шпицбергена составляет 72 (Приложение 2).

Таблица 1

Таксономический состав сообщества зоопланктона западного побережья Шпицбергена

	Тип	Класс	Семейство	Вид
1	Cnidaria	2	9	11
2	Arthropoda	1	29	53
3	Chaetognatha	1	2	2
4	Chordata	1	2	2
5	Mollusca	2	2	2
6	Ctenophora	2	2	2
7	Nemertea	-	-	-
8	Bryozoa	-	-	-
9	Echinodermata	-	-	-
10	Annelida	1	-	-
	Итого	10	48	72

Наибольшим количеством видов были представлены гидромедузы и ракообразные, причем последние значительно выделялись по видовому разнообразию. Внутри данного класса доминировали копеподы, составляя около 60 % от общего числа семейств и видов данного типа.

Доминирующая группа Copepoda включает в себя три подотряда: Calanoidea, Cyclopoidea, Harpacticoida. Наиболее многочисленными являются Calanoidea, включающие 13 семейств и 26 видов (два представителя определены только до семейства). Cyclopoidea представлены двумя семействами и 3 видами: *O. similis*, *O. atlantica* и *Oncaea borealis*. Подотряд Harpacticoida составляют три семейства, представленные тремя видами: *Microsetella norvegica*, *Harpacticus inuremis*, *Tisbe furcata*.

Представители зоопланктона исследованного района имеют различные зоогеографические характеристики. В его состав входят виды-космополиты, распространенные практически повсеместно, широко распространенные виды, бореальные, аркто-бореальные и арктические. Наибольший вклад в видовой состав сообщества вносят арктические и аркто-бореальные виды, составляя более 65 % от общего числа видов (рис. 2). Бореальные виды представляют 18 % сообщества, широко распространенные - 8 %, космополиты – 7 %.

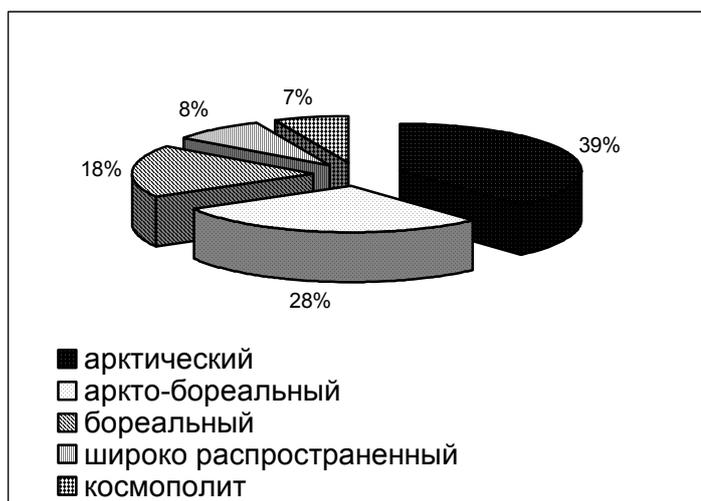


Рис. 2 Соотношение количества видов с различными зоогеографическими характеристиками.

Немаловажную роль в описании планктонных сообществ также играют его количественные характеристики, такие как общая численность зоопланктонных организмов и обилие отдельных видов.

На акватории южной части побережья показатель общей численности сообщества составлял в среднем около 750 экз./м³. Разброс значений был максимальным для всего побережья - минимальная численность была отмечена в декабре 1982 г. и составляла 25 экз./м³, а максимальная – в августе 1987 г. – 4500 экз./м³. Для центральной (Ис-фьорд) и северной (Конгсфьорд) части побережья показатель обилия планктонного сообщества был несколько выше и составлял около 2350 экз./м³ (для Ис-фьорда данный показатель включает только совокупную численность доминирующих видов *C. finmarchicus*, *C. glacialis*, *O. similis*, *Pseudocalanus sp.*, *M. longa*, *C. hyperboreus*) (рис. 3).

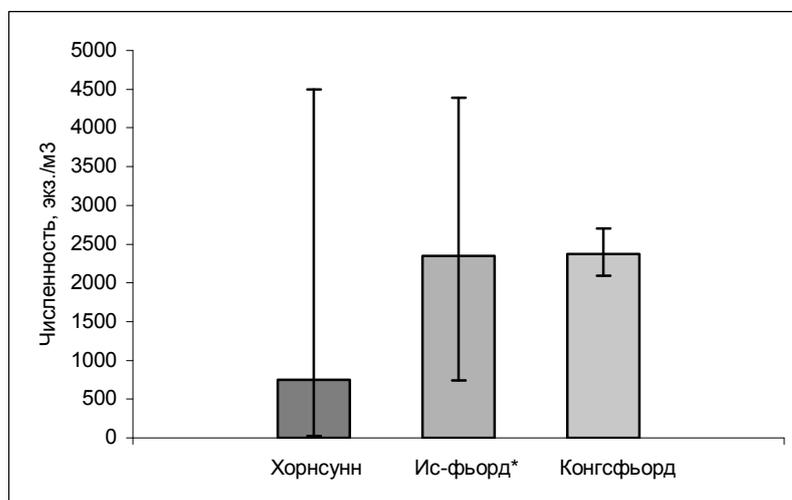


Рис. 3 Средние значения общей численности во фьордах западного побережья Шпицбергена (*- суммарная численность *C. finmarchicus*, *C. glacialis*, *O. similis*, *Pseudocalanus sp.*, *M. longa*, *C. hyperboreus*).

В южной части (Хорнсунн) западного побережья доминирующий комплекс видов включает: *C. finmarchicus*, *C. glacialis*, *Pseudocalanus sp.*, *O. similis*. Менее обильны, однако, имеющие значительные показатели численности – *M. longa*, *Microcalanus sp.*, *Acartia longiremis*. В весенние и летние месяцы также довольно обильны и меропланктонный комплекс, включающий в себя личиночные формы донных беспозвоночных: *Polychaeta larvae*, *Bivalvia larvae (veliger)* и науплии *Cirripedia*.

Центральная часть западного побережья (Ис-фьорд) характеризуется схожим комплексом видов, включающим *C. finmarchicus*, *C. glacialis*, *Pseudocalanus sp.*, *O. similis*,

M. longa, *Microcalanus sp.*, *A. longiremis*. Из меропланктонных форм следует отметить ювенильные стадии Polychaeta, Bivalvia, Gastropoda и Cirripedia.

В северной части побережья (Конгсфьорд) преобладают *C. finmarchicus*, *C. glacialis*, *Pseudocalanus sp.*, *O. similis*, *M. longa*, *Microcalanus sp.*, *Limacina helicina* larvae, а также более широко, по сравнению с центральной частью, представлен *C. hyperboreus*. Из меропланктонных форм отмечают *Bivalvia* larvae.

Доля указанных видов на различных акваториях западного побережья Шпицбергена составляет от 86 % до 95 % от общей численности зоопланктона.

Данный комплекс видов является характерным не только для фьордов побережья, но и всего прилегающего шельфа, что было отмечено в ранее проведенных исследованиях (Носова, 1964; Кузьмина, 1964; Нор et al., 2006).

Рассмотрим более детально распределение основных массовых видов копепод вдоль западного побережья.

C. finmarchicus – бореальный океанический вид. Встречается в значительных количествах как в южной и центральной, так и в северной частях побережья. Месторасположением ядра популяции считается область северо-западнее Конгсфьорда в водах Западно-Шпицбергенского течения. По данным С. Квасневски (Kwasniewski, 1990) среднегодовая численность *C. finmarchicus* в 1981-1984 гг. в 3-ве Хорнсунн составляла 20,7 экз./м³. В наших сборах в 2005-2006 гг. этот вид присутствовал в Ис-фьорде в количестве 120,8 экз./м³ в кутовой части (Буллефьорд) и 395 экз./м³ на выходе из Ис-фьорда, в среднем составляя 258 экз./м³. Однако, исследования Г. Арнкварн с соавторами (Arnkvarn et al., 2005), проведенные в 2001-2002 гг., свидетельствуют о меньших численностях в Буллефьорде (максимальное значение – 51,1 экз./м³, минимальное – 2,8 экз./м³). В Конгсфьорде численность *C. finmarchicus* составляет 80-207 экз./м³, что сопоставимо с таковой в Ис-фьорде. Необходимо заметить, что приведенные для Конгсфьорда значения наблюдались в августе-сентябре. Среднегодовых значений в литературных данных нам обнаружить не удалось. По другим данным численность *C. finmarchicus* в Конгсфьорде в августе составляла в среднем по акватории фьорда 385 экз./м³. Однако, в данной работе разделения между *C. finmarchicus* и *C. glacialis* не проводилось (личное сообщение S. Kwasniewski), вследствие чего объективная численность данного вида должна быть несколько ниже. Для сравнения, в августе в Ис-фьорде нами были отмечены значения 100 экз./м³ и 173 экз./м³ в куту и на выходе соответственно.

Таким образом, наименьшая численность *C. finmarchicus* характерна для южной части побережья, тогда как центральная и северная части имеют более или менее схожие значения.

C. glacialis – арктический, неритический вид. Встречается в южной, центральной и северной части западного побережья. Количественное распределение этого вида для северной и центральной частей выглядит следующим образом. В Буллефьорде (кутовая часть Ис-фьорда) *C. glacialis* более обилен, нежели *C. finmarchicus*. Процентное соотношение между тремя видами рода *Calanus* выглядит следующим образом: 59%-*C. glacialis*, 30%-*C. finmarchicus*, 11%-*C. hyperboreus*. По нашим данным, это соотношение выглядит несколько иначе и составляет: 77%-*C. glacialis*, 12%-*C. finmarchicus*, 11%-*C. hyperboreus*. На выходе из фьорда, данное соотношение меняется и составляет 38%-*C. finmarchicus*, 56%-*C. glacialis*, 6%-*C. hyperboreus*. Конгсфьорд, напротив, характеризуется преобладанием *C. finmarchicus*. Соотношение между этими видами составляет 5:1. В кутовой части 3-ва Хорнсунн соотношение видов сопоставимо с Булле-фьордом и составляет 77:12:11 для *C. glacialis*, *C. finmarchicus*, *C. hyperboreus*. В центральной части залива относительное количество *C. finmarchicus* значительно ниже, чем в Ис-фьорде и составляет 17-27% от общего числа данных видов (Weydmann, Kwasniewski, 2008).

Pseudocalanus sp. (включает в себя *P. minutus* и *P. acuspes* (Frost, 1989), по более ранней классификации – *Pseudocalanus elongatus* Voeck) – аркто-бореальный вид. В

исследованном районе *Pseudocalanus sp.* обилие на всем протяжении западного побережья. Южная часть отличается наибольшим показателем численности данного вида по сравнению с центральной и северной, где значения численности популяции *Pseudocalanus sp.* практически равны.

Максимальные значения обилия для данного вида в Конгс-фьорде составляли 1050 экз./м³, в 3-ве Хорнсунн - 2870 экз./м³, в Ис-фьорде - 2300 экз./м³. Согласно другим данным обилие данного вида в северной и южной частях побережья было значительно ниже и колебалось в пределах 100 – 400 экз./м³. Резюмируя, отметим, что численность *Pseudocalanus sp.* по различным источникам изменяется в пределах от 100 до 2900 экз./м³.

O. similis – вид-космополит, широко распространенный по всему Мировому океану (Шувалов, 1980).

На исследованной акватории представители данного вида распределяются вдоль всего побережья более или менее равномерно. Так, для южной части побережья отмечаются среднегодовые значения, равные 37 экз./м³, однако в некоторые сезоны достигающие 550 экз./м³. Для Ис-фьорда среднегодовое значение численности составляет 600-1100 экз./м³, максимальное значение, отмеченное на данной акватории равно 3755 экз./м³, а минимальное – 56 экз./м³. Для северной части побережья значения численности находятся в пределах от 30 до 2000 экз./м³.

Microcalanus sp. (включает в себя *M. pusillus* и *M. pygmeus*) – холодноводный океанический вид. Распространение данного вида на исследованной акватории, очевидно, приурочено к локальным объемам холодных вод присутствующих в рассматриваемых фьордах. На всем протяжении западного побережья численность *Microcalanus sp.* имеет схожие значения. Среднее значение для Хорнсунн фьорда равно 16 экз./м³, минимальное значение, отмеченное для данного фьорда – 2,6 экз./м³, максимальное – 42 экз./м³. Численность *Microcalanus sp.* в Конгсфьорде составляет около 26 экз./м³. Для Ис-фьорда характерны следующие показатели: 18,8 экз./м³ на выходе из фьорда и 137,6 экз./м³ в кутовой его части (Буллефьорд). Подобные высокие значения отмечались для Буллефьорда и ранее, и связываются с уникальностью его акватории по ряду гидрологических и топографических характеристик.

M. longa – арктический, океанический, батипелагический вид. Максимальные численности на исследованной акватории приурочены к слою, располагающемуся ниже 100 м. В Хорнсунн значения численности находятся в пределах от 3,3 экз./м³ до 40 экз./м³. В Ис-фьорде – 1,2-200 экз./м³, в Конгсфьорде от 0,06 экз./м³ в поверхностных слоях до 102 экз./м³ в придонных.

A. longiremis – аркто-бореальный неритический вид. *A. longiremis* составляет незначительную часть сообщества, однако присутствует в зоопланктонных ловах постоянно. В южной части побережья отмечены следующие значения: от 1,73 экз./м³ до 187 экз./м³. Ряд авторов не включают *A. longiremis* число массовых видов в Конгсфьорде, однако данные Я. Веславски с соавторами (Weslawski et al., 1991a) свидетельствуют об относительно больших показателях обилия этого вида на данной акватории – от 18 до 61 экз./м³. В Ис-фьорде численность *A. longiremis* составляет 0,31 – 8,04 экз./м³.

В таблице 2 представлены обобщенные сведения о массовых видах копепод обитающих в данном районе.

Таблица 2

Характеристики основных массовых видов западного побережья Шпицбергена

Вид	Размеры, мм	Зоогеографические характеристики	Тип питания	Численность, экз./м ³
<i>Calanus finmarchicus</i>	2.3-3.9	Бореальный, океанический, эпипелагический	фитофаг	2.8 - 870
<i>Calanus glacialis</i>	3.6-5.4	Арктический, неритический, эпипелагический	фитофаг	7.1 - 1871*

<i>Pseudocalanus sp.</i>	1.1-2.0	Аркто-бореальный, океанический	фитофаг	100 - 2900
<i>Oithona similis</i>	0.64-1.04	Космополит, океанический, эпипелагический	эврифаг	30 - 3760
<i>Metridia longa</i>	3.5-4.5	арктический, океанический, батипелагический	эврифаг	0.06 - 200
<i>Microcalanus sp.</i>	0.7-0.88	Аркто-бореальный, глубоководный	фитофаг	2.6 - 137
<i>Acartia longiremis</i>	0.9-1.25	Аркто-бореальный, неритический, эпипелагический	фитофаг	0.31 - 187

Подобная композиция сообщества и соотношение различных видов (табл. 2), по мнению Ауэл и Хаген (Auel, Hagen, 2002), является типичным для полярных поверхностных вод с низкими температурами и соленостью. Доминирование в подобных водных массах бореального *C. finmarchicus* представляется сомнительным. По-видимому, высокие биомассы *C. finmarchicus* в исследуемом районе обусловлены адвекцией атлантических водных масс, вследствие чего данный тип сообщества может быть охарактеризован как сообщество полярных поверхностных вод, подверженных значительному влиянию Западно-Шпицбергенского течения. Поскольку *C. finmarchicus* является видом-индикатором присутствия атлантических вод, можно сделать вывод, что из трех рассмотренных акваторий 3-в Хорнсунн наименее подвержен влиянию вод Западно-Шпицбергенского течения, далее следуют Ис-фьорд и Конгс-фьорд.

На основании сравнения данных по биологии доминирующих видов можно заключить, что для адаптации к условиям высоких широт, виды используют два направления: сокращение затрат на реализацию жизненного цикла и увеличение энергоемкости потребляемых ресурсов. К первому направлению относятся увеличение линейных размеров тела, растянутость жизненного цикла, а также характер вынашивания яиц. Ко второму – изменения в спектре питания. Эти особенности, а также их комбинации, и позволили описываемым нами организмам занять доминирующие позиции в мезозоопланктонном сообществе Западного Шпицбергена.

Глава 5. Пространственное распределение зоопланктона

С помощью кластерного анализа, проведенного нами для оценки сходства между станциями, было выделено 4 кластера с коэффициентом сходства (Брэя-Куртиса) ~70 %. Две станции «выпадают» из общей картины (ст. 166 и 142).

Первый кластер включает в себя станции 155, 158-164 и располагается у северной оконечности о. Зап. Шпицберген. Второй – прибрежная область вдоль всего побережья, включая акваторию Ис-фьорда (ст. 1-5, 145, 147, 150, 154, 156, 157, 165). Третий также располагается в прибрежной области вдоль всего побережья (ст. 22-28). Четвертый кластер включает в себя три станции (ст. 145, 154, 165), располагающиеся в центральной и южной области побережья на границе шельфа (рис. 4).

Для описания и сравнения выделенных областей мы объединили планктонные формы, входящие в состав сообщества, в следующие группы: арктические виды, аркто-бореальные, бореальные, меропланктонные формы, науплии копепод, прочие виды (не идентифицированные до видового уровня или не идентифицированные вообще). В дальнейшем мы будем использовать средние значения численности данных групп по выделенным районам.

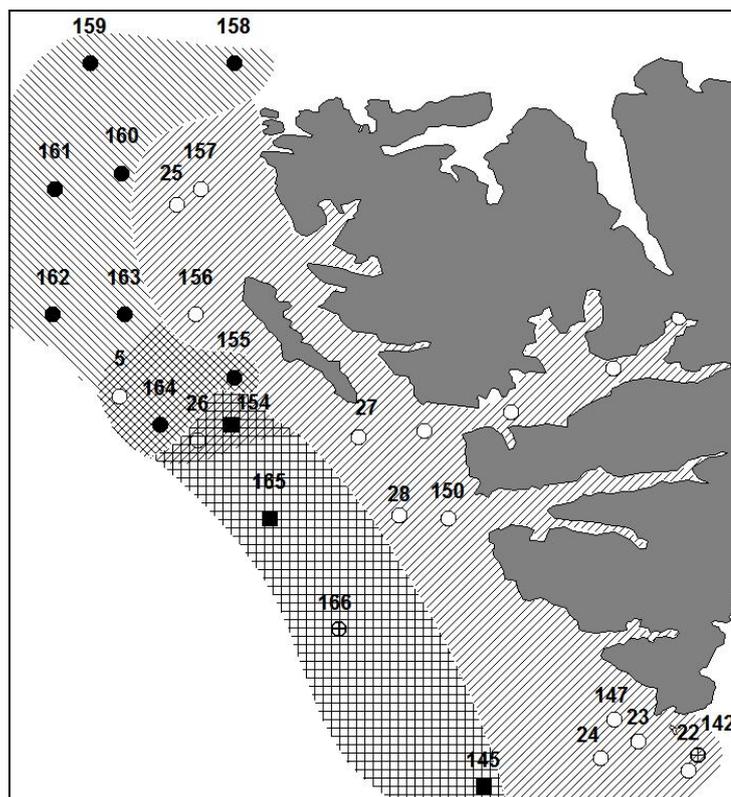


Рис. 4 Карта станций

Различия между кластерами 2 и 3, занимающими сходную акваторию, обусловлены сезонными изменениями в сообществе, поскольку время отбора проб было несколько различно. Материал, входящий в кластер 2, был отобран в период с середины июля по середину августа, тогда как станции кластера 3 относятся к началу сентября. Сезонный аспект проявляется: во-первых, в уменьшении количества меропланктонных форм, являющемся следствием их развития и дальнейшего оседания; во-вторых, в уменьшении количества науплиев, обусловленном переходом организмов на копеподитные стадии развития, и как следствие, в увеличении аркто-бореальных и бореальных видов, основную массу которых составляют копеподы. Причем, соотношение между этими двумя группами остается практически неизменным. Изменение численности в группе арктических видов, в которой преобладают личиночные стадии крылоногих моллюсков и *C. glacialis*, можно объяснить взрослением первых, и их способностью к избеганию планктонной сети ввиду своих размерных характеристик. Уменьшение численности *C. glacialis* также связано с его сезонным развитием и опусканием зимующих стадий в нижележащие слои, что косвенно подтверждается данными о сезонном развитии популяции данного вида, приведенными в главе 6.

Необходимо отметить также, что доля видов – космополитов приблизительно одинакова во всех кластерах и не является фактором, важным для сравнения.

Таким образом, можно предположить, что в остальном выделенные кластеры 2 и 3 не имеют значительных различий и могут быть объединены в один – «прибрежную зону», включающую в себя, в том числе, и часть акватории фьорда. Данная область имеет следующие характеристики (для лета) – наличие меропланктонной составляющей (~7%), сходное количество аркто-бореальных и бореальных видов (на уровне 12-15%), наличие науплиев копепод и арктических видов в пределах 8%.

Кластер 4 включает в себя станции расположенные в районе материкового склона. Отличительной чертой данной области является полное отсутствие меропланктонных форм. Доля бореальных видов (24%) заметно выше, чем в прибрежной области, также как и количество науплиальных стадий копепод, составляющих 18% от общей численности зоопланктона (против 8% в прибрежной области). Вклад арктических и аркто-бореальных

видов в данном кластере несколько ниже (на 5 % меньше арктических и на 3 % аркто-бореальных по сравнению с описанной первой областью). Обозначим условно данную область как «открытую зону».

Кластер 1, рассматриваемый нами последним в силу особенностей зоопланктонного состава, является, по нашему мнению, наиболее интересным, поскольку включает в себя черты как прибрежной акватории, так и открытой части. Назовем его «смешанной зоной», что, на наш взгляд, отражает его структурные качества.

Так, с «открытой зоной» его объединяют сопоставимые показатели относительной численности арктических и аркто-бореальных видов, которые меньше отмеченных в «прибрежной зоне». Однако это отличие не является основным ввиду незначительности разброса значений. Также, количество науплиев копепод значительно превышает таковое в «прибрежной зоне». Соотношение между аркто-бореальными и бореальными видами, практически равное в прибрежной части акватории, в «смешанной зоне» больше соответствует «открытой части», и выражается в преобладании бореальных видов. Главным сходством с кластером 2 является наличие, причем в сопоставимых количествах, меропланктонных форм, отсутствующих в «открытой зоне». Доля бореальных видов уменьшается в ряду «открытая зона» - «смешанная зона» - «прибрежная зона», что, очевидно, отражает степень влияния атлантических водных масс на исследованную акваторию.

Оценка пространственного распределения зоопланктона в меньшем масштабе (центральная часть Ис-фьорда, расстояние между станциями ~ 200 м) выявила относительную гомогенность сообщества на данной акватории. Из сколько-нибудь весомых различий следует отметить большее количество старших копеподитных стадий *C. finmarchicus* и *C. glacialis* в центральной части фьорда, и уменьшение обилия данных жизненных форм по направлению к берегу.

Следует отметить, что пробы зоопланктона на данном участке акватории отбирались исключительно из поверхностного горизонта 0 -25 м. По нашему мнению, полученная картина с некоторыми допущениями может быть экстраполирована на нижележащий слой 25-50 м, поскольку на всей акватории фьорда вышеуказанные горизонты имеют значительное сходство в качественном и количественном составе зоопланктона. Подтверждением этому может служить картина вертикального распределения зоопланктона на разрезе от кутовой части до выхода из фьорда. Проведение кластерного анализа позволило выделить 2 области, имеющие сходство более 70 % по коэффициенту Брэя-Куртиса. К первой относятся пробы, отобранные в поверхностном 50-метровом слое, исключая станцию в кутовой части фьорда. Вторая область представлена слоем 50 м – дно на всем протяжении фьорда, а также не вошедшим в первый кластер слоем 0-50 м в куту. «Выпадение» поверхностного слоя на ст. 1 вполне объяснимо и связано, по-видимому, с ограниченным влиянием вод, поступающих из открытой части моря, на акваторию фьорда (см. главу 3).

Первый кластер (поверхностный 50-метровый слой) характеризуется большим значением общей численности, нежели второй (50 м – дно и 0-50 м на ст. 1). Также, выделенные области имеют противоположные тенденции в изменении этого параметра по мере продвижения от кута фьорда к выходу.

Данная особенность пространственного распределения обусловлена постепенным увеличением численности океанических видов и жизненных форм, обитающих преимущественно в поверхностном 50-метровом слое. Среди них наиболее многочисленны *O. similis*, науплии *Calanus sp.*, а также пятая копеподитная стадия *C. finmarchicus*. Менее значимым, но также имеющим место, является общее уменьшение количества холодноводных видов в указанном направлении.

Глава 6. Сезонное развитие популяций массовых видов западного побережья Шпицбергена

Представители рода *Calanus* являются наиболее изученными объектами зоопланктонного сообщества арктических морей в настоящее время.

В нашей работе мы не могли обойти вниманием данные виды, являющиеся ключевыми в зоопланктонном сообществе западного побережья арх. Шпицберген.

C. finmarchicus

Поскольку виды рода *Calanus* довольно хорошо изучены для данного района (Scott et al., 2000; Arkvårn et al., 2005; Willis et al., 2006; Wold et al., 2007; Daase et al., 2007), мы остановимся лишь на описании ключевых особенностей жизненного цикла и различиях двух исследованных участков акватории.

Изменение численности *C. finmarchicus* на обеих станциях в исследуемый период обнаруживает некоторую тенденцию к увеличению от весны к лету и снижению этого показателя к зиме. Максимальное значение обилия во внутренней части составляло 343 экз./м³ (июль), на выходе из фьорда – 1480 экз./м³ (сентябрь). В куту минимумы наблюдались в октябре и мае – 7 и 9.65 экз./м³ соответственно, на выходе – в сентябре (2005), октябре – 62.8 и 4.8 экз./м³.

В течение всего исследуемого периода численность *C. finmarchicus* была значительно больше во внешней части, что обусловлено значительным влиянием на данный участок акватории вод Западно-Шпицбергенского течения.

Анализ возрастного состава популяции показал, что пик размножения популяции приходится на июнь, что согласуется с ранее проведенными исследованиями (Arkvårn et al., 2005). Однако, по данным тех же авторов, науплиусы *C. finmarchicus* могут быть встречены в планктоне Ис-фьорда уже в начале марта.

Максимальные значения численности науплиусов *Calanus sp.* составляли более 950 экз./м³. Также высокие значения были отмечены для мая и июля (47-550 экз./м³). В остальное время их обилие не превышало 2 экз./м³, за исключением сентября 2006 г., когда на выходе из фьорда наблюдалось увеличение численности науплиев до 90 экз./м³.

Начиная с августа в куту фьорда в популяции отмечается практически полное доминирование четвертой и пятой копеподитных стадий, тогда как на выходе из фьорда присутствие младших копеподитных стадий наблюдается до октября.

Напротив, в кутовой части, репродуктивный период более узкие рамки, вследствие чего большая часть популяции достигает зимующих стадий практически одновременно. Пролонгирование периода размножения отмечается также и для более северных акваторий западного побережья (Scott et al., 2000; Willis et al., 2006).

C. glacialis

Динамика численности *C. glacialis* на исследуемой акватории в значительной степени сходна с таковой у *C. finmarchicus*. Главное отличие заключается в характере распределения по акватории фьорда. Так, на протяжении всего периода исследований, *C. glacialis* был более обилен во внутренней части фьорда. Исключение составляет только май, когда численности данных организмов были практически равны.

Также следует отметить, что среди представителей рода *Calanus* в Ис-фьорде преобладал именно *C. glacialis*, значительно превышая численность *C. finmarchicus* в кутовой части, в среднем составляя 77 % от общей численности трех видов этого рода. На выходе из фьорда в большую часть года также доминировал *C. glacialis*, однако лишь не на много превышая таковую у *C. finmarchicus*, а в некоторые месяцы и уступая ему. Средние значения численности видов на данном участке акватории соотносились следующим образом: *C. finmarchicus* – 38 %, *C. glacialis* – 56 %, *C. hyperboreus* – 6 %.

Согласно проведенным ранее исследованиям, во фьордах Западного Шпицбергена и ряде других районов, *C. glacialis* имеет смешанный одно- и двухгодичный цикл развития. Во втором случае в первый год особи зимуют преимущественно на четвертой копеподитной стадии, во второй – на пятой.

Полученные нами данные, подтверждают данный факт, о чем свидетельствует возрастная структура популяции, а именно копепоидитный состав зимующего фонда популяции *C. glacialis*, который представлен в большинстве своем четвертой и пятой стадией. Причем, принимая во внимание соотношение этих стадий на станциях, на выходе из фьорда и прилегающем шельфе *C. glacialis* имеет преимущественно однолетний цикл развития, а в кутовой части – двухлетний.

Важным отличием от *C. finmarchicus* является отсутствие видимых различий в продолжительности репродуктивного цикла между двумя участками акватории.

C. hyperboreus

В наших сборах данный вид был представлен в гораздо меньших количествах, нежели другие представители рода *Calanus*. Поэтому, детальное и достоверное описание сезонной динамики численности, возрастной структуры и характера вертикального распределения в рамках представленной работы не представляется возможным. Отметим лишь, что численность *C. hyperboreus* в исследуемый период на обеих станциях не превышала 30 экз./м³. Исключением является лишь июнь, когда значения обилия данного вида были значительно выше.

Pseudocalanus sp.

В течение исследуемого периода численность *Pseudocalanus sp.* на станциях колебалась в пределах 128 – 3300 экз./м³ в среднем составляя 944 экз./м³ для ст. 1 и 684 экз./м³ для ст. 4.

Сезонное развитие популяции в кутовой части проходит по следующему сценарию. В начале мая в планктоне большую часть популяции составляют старшие копепоидитные стадии IV–V и науплиусы. Количество половозрелых особей невелико, и очевидно, представлено развившимися в течение весны организмами, поскольку в декабре в планктоне самки и самцы практически полностью отсутствовали. К концу мая – началу июня переход старших стадий на стадию половозрелых особей продолжается, что следует из уменьшения их вклада в общую численность и увеличения количества взрослых особей. Последние имеют максимальные значения в течение всего года. Увеличивается и количество науплиев. В планктоне появляются I–II копепоидитные стадии. К июлю процесс размножения заканчивается, подавляющая часть науплиев переходит на I–II копепоидитные стадии развития, большинство самок и самцов, вероятно, отмирает, составляя менее 1 % от общей численности популяции, тогда как количество организмов младших возрастов достигает 73 %. В августе доминирующей становится III возрастная стадия, сохраняя наибольшее значение численности среди других до самого декабря. Показатели численности стадий II и IV также имеют высокие значения. Часть особей, очевидно появившихся в самом начале периода размножения, успевают достичь к этому времени пятой стадии развития. Однако, для того же месяца предшествующего года подобного увеличения отмечено не было. С сентября по декабрь популяция *Pseudocalanus sp.* практически полностью представлена копепоидитными стадиями III–V, которые составляют от 93 % в сентябре до 99,5 % от общей численности в декабре.

Картина развития *Pseudocalanus sp.* на выходе из фьорда в целом соответствует таковой в Булле-фьорде (кутовая часть), но имеет ряд отличий. Так, максимальное для исследованного периода количество науплиев отмечается для начала мая, далее их доля уменьшается с 27 % в июне до 15 % в сентябре. Следует отметить, что для августа 2005 г. (в отличие от 2006 г.), значительного количества науплиев отмечено не было, что говорит о некоторых колебаниях в сроках размножения у *Pseudocalanus sp.*. Более продолжительный период размножения обуславливает наличие младших копепоидитных стадий на протяжении всего периода исследования.

Наибольшее значение численности первой стадии достигается в июле, отражая, очевидно, развитие основной массы особей, появившихся в мае. К августу доминирующими стадиями становится II и III, имея приблизительно равные значения. Лишь к октябрю подавляющее большинство особей переходят на третью и четвертую

копеподитные стадии, однако II стадия все еще имеет довольно высокое значение численности.

Процесс размножения на данной акватории, по нашему мнению, начинается несколько ранее, нежели на ст. 1, о чем свидетельствует уменьшение количества науплиев с начала мая до конца мая-начала июня, тогда как на ст. 1 мы видим обратную тенденцию. Однако, в связи с отсутствием материала в более ранние месяцы, установить точный период начала размножения не представляется возможным. Сам период размножения также занимает более продолжительный отрезок времени, в связи с чем в планктоне с мая до октября присутствуют первая и вторая копеподитные стадии. Лишь к октябрю доминирующими стадиями становятся III и IV, а науплии в значительных количествах присутствуют с начала мая по сентябрь.

M. longa

M. longa также входит в основной комплекс видов, широко распространенных у западного побережья Шпицбергена, хотя в Ис-фьорде *M. longa* менее обильна по сравнению с другими массовыми видами. Для всего исследуемого периода средние значения численности составляют 21.8 и 37 экз./м³ на выходе из фьорда и в его кутовой части соответственно. Максимальные значения были отмечены в декабре (ст. 1) – 87.9 экз./м³, и в августе (ст. 4) – 54.6 экз./м³. Минимумы обилия наблюдались в мае и июле – 1.2 и 3.8 экз./м³ - в куту и на выходе соответственно. Ярко выраженных закономерностей в динамике общей численности *M. longa* в кутовой части не прослеживается, тогда как на выходе из фьорда можно отметить постепенное увеличение численности с мая по сентябрь. Следует отметить, что нулевые значения численности в сентябре 2007 г. обусловлены не пропуском планктонных ловов в данный месяц, а полным отсутствием данного вида в отобранном материале.

Согласно ранее проведенным исследованиям, *M. longa*, благодаря широкому спектру питания, способна к размножению и сохранению активного состояния в течение всего года. Однако данные Гренвик и Хопкинса (Gronvick, Hopkins, 1984) для фьордов северной Норвегии свидетельствуют о наличии у вида ограниченного периода размножения с начала до середины мая.

Согласно нашим данным возрастная структура популяции *M. longa* не обнаруживает четких периодов размножения или формирования зимующего фонда. Являясь эврифагом, как и *O. similis*, данный вид представлен всеми возрастными стадиями в течение всего исследуемого периода как в кутовой части фьорда, так и на выходе из него. Данный факт свидетельствует о круглогодичном размножении вида. Однако на некоторых промежутках времени можно выделить стадии, преобладающие по численности. В период с мая по сентябрь в кутовой части и с мая по июль на выходе доминировали половозрелые особи, составляя большую часть популяции. В октябре на обеих станциях преобладали особи пятой копеподитной стадии.

O. similis

Распространение данного вида на акватории Ис-фьорда обнаруживает преобладание особей данного вида на выходе из фьорда в течение практически всего исследованного периода. Во внутренней части фьорда численность особей *O. similis* в среднем составляла 613 экз./м³, на выходе из фьорда - 1095 экз./м³.

Максимальные значения численности были отмечены в декабре на ст. 1 и в сентябре на ст. 4 и составляли 1695 экз./м³ и 3754 экз./м³ соответственно. Минимальные значения наблюдались в сентябре 2005 в кутовой части фьорда (56.36 экз./м³) и в начале июня на выходе из него (192.23 экз./м³).

Следует отметить, размеры науплиусов *O. similis* лежат в пределах от 0.11 до 0.23 мм (Сажина, 1985; Шувалов, 1980). Максимальное значение соответствует размеру ячеи мельничного газа орудия лова (см. Материалы и методы). Вследствие чего, в отобранном материале практически полностью, за исключением нескольких единичных особей, отсутствуют науплиальные стадии. Низкая уловистость сети, очевидно характерна и для

младших копеподитных стадий (I – II). Несмотря на это, полученные данные позволяют выявить ключевые моменты в развитии популяции.

Репродуктивный период длится с июня по октябрь с двумя слабо выраженными пиками в июне и сентябре-октябре. В эти периоды доля младших копеподитных стадий максимальна по отношению с другими месяцами.

Половозрелые особи *O. similis* присутствовали в планктоне в течение всего исследуемого периода в значительных количествах. В среднем доля самцов в течение года составляла 8 % и 12 % на ст. 1 и 4 соответственно. Самки были более многочисленны и имели в среднем около 45 % на обеих станциях. Также, большие значения на протяжении всего года имела и пятая копеподитная стадия, в среднем составляя 35-40 % в зависимости от района.

В целом, картина жизненного цикла *O. similis* в исследуемом районе выглядит следующим образом. Репродуктивный период популяции (когда подавляющая часть половозрелых особей размножается) продолжается с июня по октябрь с двумя слабо выраженными пиками в июне и сентябре-октябре. Размножение идет и в остальное время, однако осуществляется лишь небольшой частью популяции, о чем свидетельствует наличие половозрелых особей в течение всего года и незначительное количество младших копеподитных стадий.

Подобная схема сезонной динамики *O. similis* отмечена и для других фьордов Шпицбергена (Lischka, Hagen, 2005) и, очевидно характерна для всего западного побережья архипелага. Косвенным подтверждением такого сценария жизненного цикла также являются данные о сезонном изменении в липидном составе *O. similis* (Lischka, Hagen, 2006).

Анализ особенностей сезонной динамики видов в контексте океанографических различий между сравниваемыми станциями позволяет сделать вывод о существенном влиянии абиотических факторов, основным из которых является температура, на изменение в возрастной структуре популяций рассмотренных видов. Проявляется данное воздействие в более продолжительном периоде размножения у *Pseudocalanus sp.* и *C. finmarchicus* и сокращении цикла развития у *C. glacialis* на станции с более высокими средними температурами водной толщи (выход из фьорда). На станции, где в течение всего исследованного периода доминировали воды с отрицательными температурами, наблюдается противоположная тенденция. Ввиду круглогодичного размножения, оценить степень влияния абиотических факторов на виды *M. longa* и *O. similis* по изменению в возрастном составе популяции практически невозможно.

Глава 7. Сезонные вертикальные миграции массовых видов копепоид

Вертикальные миграции планктонных организмов разделяют на 2 типа. К первому относятся суточные миграции, выражающиеся в изменении глубины обитания видов в течение суток, ко второму - сезонные миграции, также называемые онтогенетическими, связанные с изменением вертикального распределения видов в течение года. Данный вид миграций четко выражен в высоких широтах и проявляется в опускании в глубоководные слои организмов в зимнее время и подъеме к поверхности с наступлением весны.

Мы рассмотрим только сезонные вертикальные миграции для видов, чьи особенности развития были описаны в предыдущей части работы. Сравнение станций с различными океанографическими характеристиками позволило выявить возможные изменения в совершении миграций видами на различных участках исследованной акватории. Науплиальные стадии рассматриваемых копепоид были исключены из анализа ввиду отсутствия данных по их обилию для некоторых видов.

Для каждой возрастной стадии вида и популяции в целом нами были построены графики зависимости численности особей от времени года и глубины обитания.

У видов – фитофагов *C. finmarchicus*, *C. glacialis* и *Pseudocalanus sp.* схема онтогенетических миграций в значительной степени сходна и представлена несколькими

этапами. Первым этапом условно можно назвать формирование поверхностной группировки в весенний период, включающей в свой состав перезимовавших особей V-VI копепоидитных стадий. Постепенно численность организмов у поверхности увеличивается за счет появившихся в процессе размножения особей младших возрастов (I – II копепоидиты). Второй этап характеризуется преобладанием III-IV копепоидитных стадий. В этот период (июль – август) численность популяции распределена равномерно во всей водной толще. К концу данного периода происходит постепенное укрупнение глубоководной фракции и начинается формирование зимующего фонда. Третий этап (сентябрь – декабрь) - ядро популяции представлено зимующими стадиями (III – V копепоидиты, в зависимости от вида) и локализуется в слоях 50-150 м и 150-дно. Четвертый – подъем с глубины перезимовавших особей и дальнейшее их развитие до половозрелого состояния.

Основные различия в сезонных вертикальных миграциях указанных видов проявляются в возрастном составе зимующего фонда и глубине его залегания. Так, *Pseudocalanus* sp. зимует на III-IV копепоидитных стадиях в слое 50-150 м. Основу зимующего фонда у *C. glacialis* составляют IV-V копепоидитные стадии, у *C. finmarchicus* – V стадия, зимующие на глубине 150-дно и 50-150 м соответственно.

У видов – эврифагов *M. longa* и *O. similis* сезонные вертикальные миграции отмечены не были. Наибольшие численности данных видов в течение всего исследованного периода были приурочены к определенному слою. Ядро популяции *O. similis* локализовалось в поверхностном 50-метровом слое, тогда как предпочтительной глубиной у *M. longa* являлся слой ниже 50 м.

Сравнительный анализ вертикальной структуры популяций на двух участках акватории позволил выявить ряд особенностей в проявлениях сезонных миграций, обусловленных различной степенью влияния атлантических водных масс на акваторию фьорда.

Так, у *C. finmarchicus* и *Pseudocalanus* sp. на выходе из Ис-фьорда (в структуре водной толщи присутствуют атлантические и трансформированные атлантические воды) была отмечена менее четкая картина миграций по сравнению с кутовой частью фьорда (практически полное отсутствие влияния вод атлантического происхождения). Это явление обусловлено более продолжительным периодом размножения (как отмечалось в предыдущей главе) и как следствие – менее дифференцированной возрастной структурой популяции в большую часть исследованного периода, что обуславливало большую «размытость» границ перехода популяции от доминирования младших копепоидитных стадий, обитающих у поверхности, к старшим (IV-V стадии), зимующим на глубине. Данный факт является отражением опосредованного влияния абиотических факторов на особенности вертикального распределения популяций в исследованный период. Примером прямого действия, очевидно, может служить изменение глубины обитания популяции *M. longa* выходе из Ис-фьорда по сравнению с кутовой частью (на обоих участках акватории большая часть популяции локализуется в слое 50 м – дно, однако в куту в течение года данный вид более обилен в слое 50-150 м, на выходе – 150-дно).

Заключение

На основе анализа таксономического состава мезозoopланктона, а также его количественных характеристик, в нашей работе была получена общая картина структуры, пространственного распределения и особенностей функционирования сообщества на всем протяжении западного побережья арх. Шпицберген в зависимости от океанографических условий. Основу данного сообщества как по видовому разнообразию, так и по количественным показателям, составляли представители копепод, наиболее массовым из которых являлись *C. finmarchicus*, *C. glacialis*, *Pseudocalanus* sp., *O. similis*, *M. longa*, *Microcalanus* sp.. Гидрологический фактор является одним из основополагающих в формировании современного облика сообщества мезозoopланктона и проявляется в

композиции видов, пространственной структуре сообщества, а также вариациях реализации жизненных стратегий отдельных представителей зоопланктона.

Различия в репродуктивной стратегии планктонных ракообразных показаны на основе анализа сезонного развития основных массовых видов – *C. glacialis*, *Pseudocalanus sp.*, *M. longa*, *O. similis*, *C. finmarchicus* на двух участках акватории Ис-фьорда с отличной структурой водной толщи. Изменения в возрастной структуре популяций четко прослеживаются на исследованных станциях у видов-фитофагов, тогда как у эврифагов, размножающихся круглогодично, различия проявляются в вертикальном распределении.

В свою очередь, специфическая структура водной толщи акватории фьордов обусловлена влиянием ледниковой активности и смешением поступающих атлантических водных масс с локальными водами. Топографические особенности строения донной поверхности обеспечивают стабильность существования формирующихся вод в течение года. Сравнение полученных нами данных выявило ряд сходных черт с другими акваториями Западного Шпицбергена. Сассен-фьорд и Булле-фьорд (Ис-фьорд) по своим условиям сопоставим с Ван-Кёллен-фьордом з-ва Бельсунн, Нур-фьорд сопоставим с кутовой частью з-ва Хорнсунн, центральная часть акватории Ис-фьорда как в пространственном, так и временном аспекте имеет много общего с Конгс-фьордом. В целом, по мере продвижения с юга на север влияние атлантических водных масс на акватории фьордов усиливается, что подтверждается как гидрологическими, так и гидробиологическими данными.

Сопоставление ключевых особенностей функционирования планктонного сообщества с ранее проведенными исследованиями мезозоопланктона позволяет интерполировать полученные нами результаты на акватории со сходными условиями обитания.

Выводы

1. Сообщество зоопланктона Западного Шпицбергена характеризуется как сообщество полярных поверхностных вод, включающее 72 вида, принадлежащих к 10 типам. Наибольший вклад в видовое обилие вносят арктические и аркто-бореальные виды. Представители копепод составляют более 60 % от общего количества видов и формируют доминирующий комплекс, в который входят *Calanus finmarchicus* (2.7 – 870 экз./м³), *C. glacialis* (7 – 1870 экз./м³), *Pseudocalanus sp.* (100 – 2900 экз./м³), *Oithona similis* (30 – 3760 экз./м³), *Metridia longa* (0.6 – 200 экз./м³), *Microcalanus sp.* (2.6 – 137 экз./м³), *Acartia longiremis* (0.3 – 187 экз./м³).

2. Гидрологический фактор является одним из основополагающих в формировании современного облика сообщества мезозоопланктона и проявляется в композиции видов, пространственной структуре сообщества, а также реализации жизненных стратегий отдельных представителей зоопланктона.

3. Шельфовая область западного побережья Шпицбергена представлена тремя зонами, отличающимися по вкладу основных зоогеографических групп в суммарную численность сообщества.

4. Зоопланктон на акватории Ис-фьорда формирует две фракции – поверхностную (верхний 50-метровый слой) и локализирующуюся в нижележащих слоях. В поверхностных слоях зоопланктон распределен в значительной степени гомогенно за исключением различий в количественных показателях *C. finmarchicus* и *C. glacialis* в направлении от центра к периферии.

5. Виды, по типу питания являющиеся преимущественно фитофагами в своем развитии имеют четкую привязанность к весенней вспышке фитопланктона, что проявляется в сроках начала репродуктивного периода и опускания зимующих стадий. Всеядные организмы (*M. longa*, *O. similis*) размножаются круглогодично, формируя слабовыраженные пики размножения в определенные промежутки времени.

6. Воздействие абиотических факторов проявляется в более продолжительном периоде размножения у *Pseudocalanus sp.* и *C. finmarchicus* и сокращении цикла развития у *C. glacialis* на участке с более высокими средними температурами водной толщи (выход из фьорда).

7. У *Pseudocalanus sp.* и *C. finmarchicus* отмечена менее дифференцированная картина вертикального распределения, нежели у *C. glacialis*, что вызвано растянутым периодом размножения особей на выходе из фьорда.

Список публикаций по теме диссертации

1. Берченко И.В. Состав и распределение зоопланктонного сообщества Ис-фьорда (Шпицберген) // Материалы XXV юбилейной конференции молодых ученых ММБИ (Май, 2007г.). Мурманск. 2007. С. 19-23.

2. Тимофеев С.Ф., Берченко И.В., Олейник А.А. Личинки моллюсков и полихет в зимнем планктоне Карского моря // Биология моря, 2007. Т. 33. № 3. С. 229-231.

3. Берченко И.В. Межгодовые колебания численности *Pseudocalanus elongatus* Воеск в Баренцевом море // Естественные и инвазийные процессы формирования биоразнообразия водных и наземных экосистем: Тез. Докл. Межд. Конф. Ростов-на-Дону, 5-8 июня 2007 г. Ростов-на-Дону: Изд. ЮНЦ РАН, 2007. С. 54.

4. Берченко И.В. Сравнительный анализ сезонных изменений половой структуры популяций *Pseudocalanus elongatus* Воеск Восточного Мурмана и западного побережья арх. Шпицберген // Большие морские экосистемы в эпоху глобальных изменений (климат, ресурсы, управление): Тез. Докл. Межд. Конф. Ростов-на-Дону, 10-13 октября 2007 г. Ростов-на-Дону: Изд. ЮНЦ РАН, 2007. С. 132-134.

5. Берченко И.В. Сезонное развитие популяции *Pseudocalanus elongatus* на акватории Ис-фьорда (Шпицберген) // Материалы XXVI конференции молодых ученых ММБИ (Май, 2008 г.). Мурманск. 2008. С. 14-20.

6. Berchenko I., K. Eiane, D. Vogedes. Seasonal development of the most abundant mesozooplankton species in Isfjorden (Svalbard)// Polar Research – Arctic and Antarctic perspectives in the International Polar Year: Abstract Volume. Saint-Petersburg, Russia, July 8-11, 2008. P. 242.

7. Берченко И.В. Зоопланктон западного побережья Шпицбергена// Природа шельфа и архипелагов европейской Арктики: Материалы международной конференции (Мурманск, 9-11 ноября 2008 г.), вып. 8. М.:ГЕОС, 2008. С. 37-42.

8. Stige L. Chr., Lajus D. L., Chan K.-S., Dalpadado P., Basedow S. L., Berchenko I., Stenseth N. Chr. Climatic forcing of zooplankton dynamics is stronger during low densities of planktivorous fish // Limnol. Oceanogr., 2009. v. 54. № 4. P. 1025–1036.