

ДИПЛОМНАЯ РАБОТА

**Пространственно-временная структура зимующего фонда копепоид в
северо-западной части Баренцева моря**

Выполнила: Евсева Е.В.

Мурманск

2016

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	3
1 ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР.....	5
1.1 Краткий очерк истории изучения зимующего фонда копепоид.....	5
1.2 Общие особенности биологии копепоид Баренцева моря.....	9
1.3 Физико-географическая и океанографическая характеристики Баренцева моря в районе исследования.....	13
1.4 Океанографические условия Баренцева моря на период исследований в 2009-2013 гг.....	15
2 МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ.....	18
3 РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ.....	21
3.1 Видовая и возрастная структура зимующего фонда копепоид в Баренцевом море в 2009 г.....	22
3.2 Видовая и возрастная структура зимующего фонда копепоид в Баренцевом море в 2010 г.....	28
3.3 Видовая и возрастная структура зимующего фонда копепоид в Баренцевом море в 2011 г.....	35
3.4 Видовая и возрастная структура зимующего фонда копепоид в Баренцевом море в 2012 г.....	42
3.5 Видовая и возрастная структура зимующего фонда копепоид в Баренцевом море в 2013 г.....	50
3.6 Основные закономерности распределения зимующего фонда копепоид в 2009-2013 гг.....	58
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	64
ВЫВОДЫ.....	66
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	68

ВВЕДЕНИЕ

Ученым хорошо известен факт сезонного изменения распределения планктонных организмов, как по горизонтали, так и по вертикали. Если пространственное распределение различных видов в значительной степени связано с океанографическими и климатическими факторами, то вертикальное распределение – с прекращением питания животных и защитой от хищников в неблагоприятный сезон. Впервые явление опускания зоопланктона в нижние слои воды и формирования зимующего фонда осветил Б.П. Мантейфель (1960). Заложенное им направление в настоящее время успешно разрабатывается.

Однако основное количество работ по изучению копепод посвящено жизненным циклам, а также различным типам их адаптаций к условиям существования в высоких широтах. Вопрос о механизмах ухода некоторых представителей мезопланктона в нижние горизонты водных масс и образовании зимующего фонда остается недостаточно изученным.

Данные исследования пространственного и количественного распределения разных видов копепод зимующего фонда весьма актуальны для рыболовства и науки в целом. Результаты исследований могут служить основой для совершенствования методов оценки кормовой базы рыб-планктофагов, а также для анализа потоков энергии в пелагических экосистемах. Применительно к Баренцеву морю, полученные знания дают большие перспективы в прогнозировании распределения мойвы – ценного объекта промысла Баренцева моря в период ее нагула и связанным с этим образованием ею промысловых концентраций, а также для установления квот на вылов основных видов пелагических рыб.

Научная новизна работы заключается в том, что впервые представлены данные о видовом составе зимующего фонда массовых видов копепод (*Calanus finmarchicus*, *Metridia longa*, *C. glacialis*, *C. hyperboreus* и *Pareuchaeta norvegica*) в Баренцевом море, проведен анализ численности и возрастной структуры их

популяций в период зимовки и исследованы особенности распределения отдельных видов в течение пяти лет.

Цель настоящего исследования – рассмотреть океанографические аспекты формирования зимующего фонда копепоид, его пространственную и возрастную структуру в районе Западного Шпицбергена по данным пяти лет (2009-2013г.)

Для достижения цели были поставлены следующие **задачи**:

1. Изучить видовой состав зимующего фонда Баренцева моря, выявить доминирующие виды;
2. Определить видовой состав копепоид северо-западной части Баренцева моря;
3. Изучить пространственное распределение основных видов в северо-западной части Баренцева моря;
4. Выявить закономерности, в распределении зимующего фонда копепоид;
5. Определить возрастную структуру массовых видов зимующего фонда.

Автор выражает благодарность и глубокую признательность ведущему научному сотруднику лаборатории трофологии ПИНРО, доктору биологических наук Орловой Эмме Львовне за помощь в подготовке материалов, научному сотруднику лаборатории Нестеровой Валентине Николаевне за предоставленный материал и консультации при анализе исследуемого материала.

1 ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

1.1 Краткий очерк истории изучения зимующего фонда копепоид

Зимующий фонд зоопланктонных организмов Баренцева моря в большинстве своем представлен различными видами копепоид (отряд Copepoda). Копепоиды составляют от 60 до 90% всего зоопланктона (Яшнов, 1940; Дегтерева, 1987). Можно выделить некоторые общие черты жизненных циклов у представителей, обитающих в Северном Ледовитом океане и северных морях. Виды рода *Calanus* (*C. finmarchicus*, *C. glacialis* и *C. hyperboreus*) – интерзональные, населяющие в разные периоды своей жизни различные слои воды от поверхности до глубины 1000-1500 м (Виноградов, 1968; Воронина и др., 1978). Ранние стадии копепоид обитают в поверхностном слое весной-летом в период вегетации фитопланктона, развиваются и накапливают жировые запасы. Осенью, накопив достаточное количество липидов, организмы опускаются на дно и впадают в диапаузу, прекращая питание и развитие, и формируют зимующий фонд (Богоров, 1941).

Однако данные виды различаются по срокам размножения и как следствие связанными с ними структурными особенностями формирования зимующего фонда в придонных слоях (Pasternak et al., 2001; Falk-Petersen et al., 2009).

Как установлено А.Ф. Пастернак (2010), начало миграции в глубину у разных видов копепоид происходит в разное время.

C. hyperboreus характеризуется ранним, еще до наступления максимума развития фитопланктона, началом периода питания. Этот период относительно короткий – уже в начале лета, когда концентрация пищи максимальна, самки *C. hyperboreus* уходят из поверхностных слоев, в то время как старшие копепоиды (CIV и CV) – на месяц позже. По сравнению с *C. hyperboreus* у *C. finmarchicus* питание менее интенсивное, однако значительно растянуто во времени. Питание начинается с увеличением концентрации фитопланктона и пик потребления приходится на максимум «цветения» или слегка запаздывает

(Пастернак, 2010). Предполагается, что уход в глубину у этих копепод также происходит позднее, чем у *C. hyperboreus*.

Наиболее пластичным по сравнению с другими каланоидами является *C. glacialis*. Этот вид при минимуме пищи способен питаться ледовыми водорослями уже в марте-апреле в период их доступности, по мере таяния льда переходит на питание пелагическими водорослями с наступлением пика развития фитопланктона, а в периоды низкой численности водорослей становится всеядным. Гибкость в стратегии питания у *C. glacialis* увеличивает продолжительность сезона его роста, что может объяснить высокие биомассы данного вида в относительно экстремальной среде на северо-востоке арх. Шпицберген (Falk-Petersen et al., 2009).

Однако сведения о структуре и распределении зимующего фонда копепод немногочисленны. В большинстве публикаций обсуждаются данные, полученные накануне зимовки или по выходу из нее. Районы исследования ограничивались данными по Норвежскому морю или фьордами Шпицбергена, где объектом изучения являлся *C. finmarchicus* (Tande and Hopkins, 1981; Heath, 1999; Heath et al., 2004; Halvorsen et al., 2003; Slagstad and Tande, 2007; Rabindranath et al., 2010).

Лишь в последние годы была рассмотрена популяционная структура зимующих скоплений *C. finmarchicus*, *C. glacialis*, *C. hyperboreus* и *M. longa* в западной части Баренцева моря (Rabindranath et al., 2010; Hirche and Kosobokova, 2011).

Наиболее полно изученным можно считать зимующий зоопланктон Белого моря, где исследования в зимний период проводились неоднократно (Перцова, 1962, 1984; Прыгункова, 1974; Арашкевич, Кособокова, 1988; Кособокова и др., 2003). Наблюдения на постоянных станциях выполняли на глубинах 20, 60 и 100 м в губе Чупа, в проливе Великая Салма и побережье Кандалакшского залива (Иванова, 1963; Перцова, 1970; Перцова, Сахарова, 1967; Прыгункова, 1970, 1974, 1987). В побережье Белого моря на постоянной станции с глубиной 100 м проводились исследования состава зоопланктона и суточных миграций массовых видов (Перцова, 1974, 1981, 1984). Однако на глубинах свыше

100 м исследования были немногочисленны (Камшилов, 1955). Таким образом, несмотря на то, что динамика видового состава, численности и биомассы рачков в зимний период на небольших глубинах арктических морей довольно хорошо описана (Перцова, 1962; Прыгункова, 1974), сведения из глубоководных районов за 4 месяца (с декабря по март) практически отсутствуют.

Для восполнения этого пробела большое значение имела комплексная экспедиция НИС «Сергей Кравков», проводившаяся Институтом океанологии РАН в Белом море в апреле 2003 г. В этот период были проведены наблюдения за биологическими процессами в толще воды в конце зимы. Исследование состоялось благодаря аномально благоприятной для этого года ледовой обстановке (Кособокова и др., 2004; Кособокова, Перцова, 2005). Наибольшее внимание уделялось исследованиям на больших глубинах – более 100 и 200 м (Кособокова, Перцова, 2005).

В ходе многолетних наблюдений за планктонными сообществами на постоянных станциях по данным за апрель-август были выявлены характерные сезонные особенности, связанные со спецификой распределения зоопланктона (Кособокова, Перцова, 2011). По мнению этих авторов, именно районы с глубинами, превышающими 200 м (Бассейн и Кандалакшская впадина), являются местами, где в результате осеннего опускания основная часть популяции калянуса скапливается в зимний период под действием течений. Основу зимующего фонда представляют рачки IV копеподитной стадии, явно доминирующие по сравнению с остальными стадиями развития. Низкая доля рачков V стадии также позволила сделать авторам вывод о том, что наиболее типичной для *C. glacialis* в Белом море является зимовка на IV, а не на V стадии развития.

В Баренцевом море данные о составе фонда зимующих рачков и его структуре крайне ограничены и упоминаются лишь при описании сезонных локальных изменений в питании рыб, в частности, молоди сельди (Мантейфель, 1941; Болдовский, 1941). Одной из проблем в изучении процессов, протекающих в зимний период с впадающими в диапаузу и опускающимися на дно рачками, являются трудности сбора материала. Поскольку на данный момент

универсальной и специфичной методики для получения данных о зимующем фонде копепод не существует, а имеющиеся способы сбора материала несовершенны, в большинстве исследований используют стандартные орудия лова, облавливающие толщу воды. Такой способ не дает полной и точной информации о структуре мезопланктона.

Более детально связь сезонного пространственного распределения предзимних скоплений с факторами среды рассмотрена в океанологических работах прошлых лет. Главным фактором горизонтального распределения зимующего фонда является перемещение в осенний период (октябрь) рачков во впадины и котловины охлажденных на мелководьях вод, уносящих за собой на глубину зимующих рачков. Весной, по выходе из диапаузы, зоопланктеры поднимаются с глубины и дрейфуют в противоположном направлении в поверхностном слое воды для размножения (Кашкин, 1962). В соответствии с концепцией этого автора, ареал *C. finmarchicus*, использующего на разных этапах своего жизненного цикла течения противоположного направления, остается практически постоянным, на основании чего можно предположить, что места разноса рачков являются определяющим фактором формирования их зимовальных скоплений. Помимо этого, велико влияние условий развития рачков на разных этапах их жизненных циклов (до 1 года у *C. finmarchicus*, 2-3 года у *C. glacialis* и 3-4 года у *C. hyperboreus*). Локализация и мощность зимующего фонда являются главными структурами, позволяющими судить о дальнейших изменениях в распределении и репродукционном потенциале популяций, сроках размножения и обилии различных видов.

1.2 Общие особенности биологии копепод Баренцева моря

К основным представителям отряда Copepoda, входящим в состав мезопланктона Баренцева моря и составляющих его зимующий фонд, относятся следующие виды: *Calanus finmarchicus*, *C. glacialis*, *C. hyperboreus*, *Pseudocalanus elongatus*, *Metridia longa*, *M. lucens*, *Pareuchaeta norvegica* и другие.

Представители этого отряда имеют членистое тело, вытянутое в длину, разделенное на сегменты. Тело веслоногих раков подразделяется на два отдела, подвижно сочлененных между собой. Передний отдел (торакс) включает один головной сегмент и несколько грудных. Задний (абдомен) состоит из нескольких сегментов, обычно 4-5. Количество этих сегментов варьирует и является характерным видовым и/или возрастным признаком. На головном сегменте находятся шесть пар придатков: антеннулы, антенны, мандибулы, максиллулы, максиллы и максиллярные ноги. Помимо данных придатков, у некоторых видов имеются специфические парные рostrальные нити или непарный рострум. У самцов некоторых видов антеннулы преобразованы в хватательный орган (геникулирующие антеннулы), дистальная часть которых может складываться и зажимать при этом во время копуляции различные придатки тела самок. Торакс состоит из пяти сегментов, однако число их может уменьшаться в результате слияния. Торакальные ноги обычно имеют вид двуветвистой конечности и состоят из двучленистого базиподита и трехчленистого экзопозита, на котором, помимо щетинок по наружному краю, расположены шипы. Количество торакальных ног никогда не превышает пяти пар. Ноги пятой пары сильно отличаются от остальных пар конечностей. В редких случаях они могут полностью отсутствовать. Абдомен содержит до пяти сегментов, из которых первый является генитальным, а последний – анальным сегментом. Абдомен оканчивается двумя придатками – фуркальными ветвями, несущими хорошо развитые фуркальные щетинки (Гаевская, 1948).

Все копеподы размножаются половым путем. Оплодотворение происходит посредством сперматофоров. Яйца в большинстве случаев откладываются в яйцевые мешки, прикрепляемые к генитальному сегменту. Характерной формой первых стадий развития является науплий, более взрослых – копеподитные стадии. В типичном случае образуется шесть науплиальных и шесть копеподитных стадий. Шестая копеподитная стадия соответствует половозрелой особи.

C. finmarchicus характеризуется типичным для копепод строением тела. Последний сегмент торакса несколько закруглен. Тело его прозрачно, на стенках кишечника и в задней части тела бывают пятна оранжево-красного или темно-красного цвета. Жировая капля чаще окрашена в оранжево-красный цвет; характерна также темно-красная полоска на границе всех торакальных сегментов. Размеры зоопланктона варьируют в зависимости от копеподитной стадии и являются возрастным признаком. Для половозрелой особи размеры тела составляют 3,0-3,7 мм (самки) и 3,1-3,3 мм (самцы). *C. finmarchicus* Баренцева моря моноциклический в своем развитии. По способу питания – фильтратор, главным образом, фитофаг. Массовый нерест знаменуется началом периода интенсивного развития фитопланктона. Максимум численности и биомассы достигается приблизительно через месяц после вегетации фитопланктона. *C. finmarchicus* - океанический, аркто-бореальный вид, широко распространенный во всех морях Северной Атлантики. Встречается при температурах минус 1,8-2,2 °С. Оптимальной температурой для развития является 5-6 °С. Данный вид распространен в Норвежском, Гренландском, Баренцевом морях и в Северной Атлантике. Доминирующий вид в зоопланктоне Баренцева моря (Линко, 1907).

C. glacialis по внешнему виду сходен с *C. finmarchicus*: тело его также прозрачно, последний торакальный сегмент закруглен. Отличается более крупными размерами (длина тела самки: 5,2 мм, самца: 4,5-4,7 мм), более глубокой выемкой на пятой паре ног у взрослых копеподитов и распространением. *C. glacialis* – арктический вид, характерный для вод с низкой температурой (минус 0,8-10 °С). Массовое развитие связано с температурным оптимумом для

размножения (при температуре от минус 1,8 до минус 1,0 °С). Цикл развития составляет 2 года. Нерест растянутый, продолжается около двух месяцев (конец июля – начало сентября). Поколение этой генерации, достигшее III-IV стадий развития копепод, проводит зиму в придонных горизонтах и к лету следующего года развивается до V копеподитной стадии. На этой стадии рачок проводит все лето, в осенне-зимний период происходит образование половозрелых особей. Данный вид встречается в Арктическом бассейне, в Белом, Гренландском морях и в северных районах Баренцева моря.

C. hyperboreus в отличие от *C. glacialis* и *C. finmarchicus* имеет значительно более крупные размеры тела (6,5 мм – самки; 5,0-7,0 мм – самцы). Задний край последнего сегмента торакса с вытянутыми заостренными краями. Данный вид арктический, характерный для вод низкой температуры. Более плотные его скопления встречаются на акваториях с большими глубинами (1000-2000 м), к поверхности этот вид поднимается весной в период размножения. Копуляция происходит при температуре 3 °С. Цикл развития составляет 2,0-2,5 года. В массе своей населяет Арктический бассейн, в меньшем количестве – все арктические моря (отсутствует в Белом море). Большие скопления образует в весенне-летний сезон на западе Норвежского и Гренландского морей.

M. longa, по сравнению с *C. finmarchicus*, имеет более тонкий торакс и более длинный абдомен. Пятая пара ног у самки частично редуцирована, у самца, наоборот, хорошо развита. Это сравнительно крупный зоопланктер (самка длиной 4,1-4,5 мм, самец - 3,5-3,7 мм). Цикл развития составляет около одного-двух лет. Нерестится летом на втором году развития. Дифференцировка полов и размножение протекает в последующий зимне-весенний период. Это арктический, океанический вид; обитает в нижних слоях воды (от 50 до 200 м), где достигает наибольшей численности. Способен с холодными водами распространяться далеко в умеренные районы, где обычно встречается вместе с *C. hyperboreus* и *C. glacialis*. Для смешанных вод северной части *M. longa* довольно типична и за счет крупных размеров может составлять большую долю в биомассе планктона.

Вид широко распространен в Северной Атлантике, в Гренландском, Норвежском и Баренцевом морях (Бродский и др., 1983; Дробышева, 1994).

P. norvegica – самый крупный представитель из встречающихся в Баренцевом море копепод (самка: 7-11 мм, самец 6-8 мм). Имеет abdomen ярко-красного цвета и развитые максиллипеды, снабженные щетинками. *P. norvegica* хищник, вследствие чего не связана с периодом развития фитопланктона и размножается круглогодично. Холодноводный, океанический батипелагический вид (Дробышева и др., 1987).

1.3 Физико-географическая и океанографическая характеристики Баренцева моря в районе исследования

Особенности гидрологического режима совместно с атмосферной циркуляцией обуславливают в Баренцевом море более высокую температуру воды и воздуха относительно других арктических морей, а также являются причиной умеренных зим и обильных атмосферных осадков. Активный ветровой режим и обширная открытая акватория провоцируют ветровые течения в поверхностном слое воды. Находясь под влиянием поступления теплых масс воды и воздуха из Атлантического океана и холодных – из Арктического бассейна, климат Баренцева моря весьма неоднороден и очень изменчив, это одно из наиболее штормовых морей в мире.

Особенности температурного режима Баренцева моря оказывают первостепенную роль в разнообразии и распределении биоты. Температура водных масс подвержена резким изменениям за счет взаимодействия комплекса явлений в гидросфере и атмосфере. В связи с этим, биологические и океанологические процессы имеют ярко выраженную сезонную цикличность. Для Баренцева моря удобным способом установления границ гидрологических сезонов является учет параметров стратификации вод: величины и глубины залегания максимального вертикального градиента температуры воды как характеристики существования квазиизотермии или сезонного термоклина (Бойцов, 1985).

За счет особого географического положения акватория архипелага Шпицберген представляет пограничную зону, на участке которой взаимодействуют воды Баренцева, Норвежского, Гренландского морей и Арктического бассейна, что делает ее уникальной зоной биопродуктивности (Филин и др., 2004). Арктические элементы фауны здесь дополняются приносными тепловодными видами, поступающими с притоком теплых вод, что создает скопления планктона высокой численности.

Рельеф дна в районе архипелага сложен. Здесь присутствует значительный уклон профиля, достигающий до глубины 1200 м.

Период гидрологической зимы наступает на акватории Западного Шпицбергена в ноябре. Над районом становится преобладающим восточный и северо-восточный ветер, усиливается повторяемость штормовых условий. При переходе к весеннему сезону здесь формируется локальная область повышенного атмосферного давления. В марте наблюдается сезонный минимум температуры воздуха. В июне формируется летний режим погоды. В течение всего теплого периода температура воды поверхностного слоя Баренцева моря ниже температуры воздуха. Сентябрь является переходным месяцем от лета к осени. В октябре происходит окончательное замещение локального антициклона барической ложбиной (Шевелев и др., 2004).

1.4 Океанографические условия Баренцева моря на период исследований в 2009-2013 гг.

Значительное влияние на погодные и климатические условия данного района оказывает теплое Шпицбергенское течение и холодные Зюйдкапское и Медвежинское. За счет отдачи большого количества тепла мощной ветвью Западно-Шпицбергенского течения у западного побережья архипелага, температура воздуха зимой здесь обычно выше, чем в других районах Баренцева моря.

Благодаря теплой Южно-Шпицбергенской ветви, практически весь год, за исключением июля-сентября, температура воды в слое 50-200 м выше, чем в верхнем 50-метровом слое. Это связано с тем, что атлантические воды, поступающие на участки шельфа, в верхнем слое смешиваются с холодными прибрежными водными массами, которые прогреваются только в летние месяцы. Минимум сезонного хода температуры воды в слое 0-200 м наступает в апреле (Шевелев и др., 2004).

При анализе данных за 2009 г., рассматриваемый период зимовки копепоид (ноябрь-декабрь) соответствовал наступлению максимума температуры воды в придонном слое. В северо-западной части моря отмечались максимальные положительные аномалии (около 1,0-1,5 °С) на локальных участках Шпицбергенской банки, Зюйдкапского желоба и Западного склона Медвежинской банки.

В январе-апреле 2009 г. положительные аномалии температуры воды слоя 0-50 м составляли 0,9-1,2 °С. В последующие месяцы положительные аномалии температуры воды уменьшались, и в августе, когда наблюдается ее сезонный максимум в слое 0-50 м, превышение составило только 0,1 °С, что является внутригодовым минимумом превышения нормы среднемесячного теплового состояния вод. В дальнейшем наблюдалось увеличение аномалии теплосодержания атлантических водных масс, величина которой в октябре-декабре составила 0,9-1,1 °С. В августе-сентябре температура поверхностного

слоя на большей части акватории Баренцева моря превышала уровень 2008 г. на 0,5-1,0 °С. При этом воды Западно-Шпицбергенского течения имели самую высокую температуру по Баренцеву морю. Севернее архипелага Шпицберген температура превышала 5-6 °С. В придонном слое изотерма была меньшей, чем на горизонтах 50 и 100 м. Однако и здесь наблюдались положительные аномалии, превышающие 1 °С. В среднем, годовая температура вод в районе арх. Шпицберген в 2009 г. была несколько ниже таковой предыдущего года.

В августе-сентябре 2010 г. температура воды поверхностного слоя была ниже нормы. Отрицательные аномалии температуры воды наблюдались на большей части Баренцева моря, в районе Западного Шпицбергена отмечался их максимум – минус 1,5-2,0 °С. В придонном слое в августе-сентябре воды с отрицательной температурой распределялись на отдельных участках района Западного Шпицбергена. На большей акватории района распределение температуры у дна было на уровне, соответствующем теплым годам. Среднегодовая температура вод в 2010 г. была равна таковой 2009 г. (рис. 1).

В августе-сентябре 2011 г. на большей акватории моря теплосодержание поверхностного слоя было на 1,0-2,0 °С выше среднемноголетнего уровня. Однако на локальных участках к западу от арх. Шпицберген отмечались значения температур ниже климатической нормы (аномалии достигали минус 0,5 °С). В целом в 2011 г. термическое состояние вод в районе Западного Шпицбергена превышало среднемноголетний уровень, а также уровень 2010 г. на 0,5 °С.

Температура поверхностных вод в августе-сентябре 2012 г. была выше нормы на 2,0 °С и более, но меньше в сравнении с предыдущим годом. Изотерма придонных вод имела положительную аномалию (на 0,8-1,9 °С) и являлась выше уровня прошлого года (на 0,4-1,6 °С). В 2012 г. на протяжении почти всего года течения Баренцева моря были более интенсивными, чем обычно. Их ослабление наблюдалось только в октябре. В 2012 г. также сохранялась тенденция потепления. Среднегодовая температура вод в районе арх. Шпицберген аналогично предыдущим годам превышала как среднемноголетний, так и уровень 2009-2011 гг.

В 2013 г. на акватории арх. Шпицберген сохранялся повышенный тепловой фон, характерный для теплых и аномально теплых лет. Для данного района были характерны наибольшие положительные аномалии температуры воздуха (более 4,0 °С) среди всей акватории Баренцева моря. В августе-сентябре температура поверхностного слоя была в среднем на 2,0-3,5 °С выше нормы. Температура у дна – на 0,5-1,0 °С. По сравнению с предыдущим годом, теплосодержание придонных вод в 2013 г. почти повсеместно было ниже в среднем на 0,5-1,3 °С. Термическое состояние вод основных течений Баренцева моря в 2013 г. превышало среднемноголетний уровень (Карсаков и др., 2014).

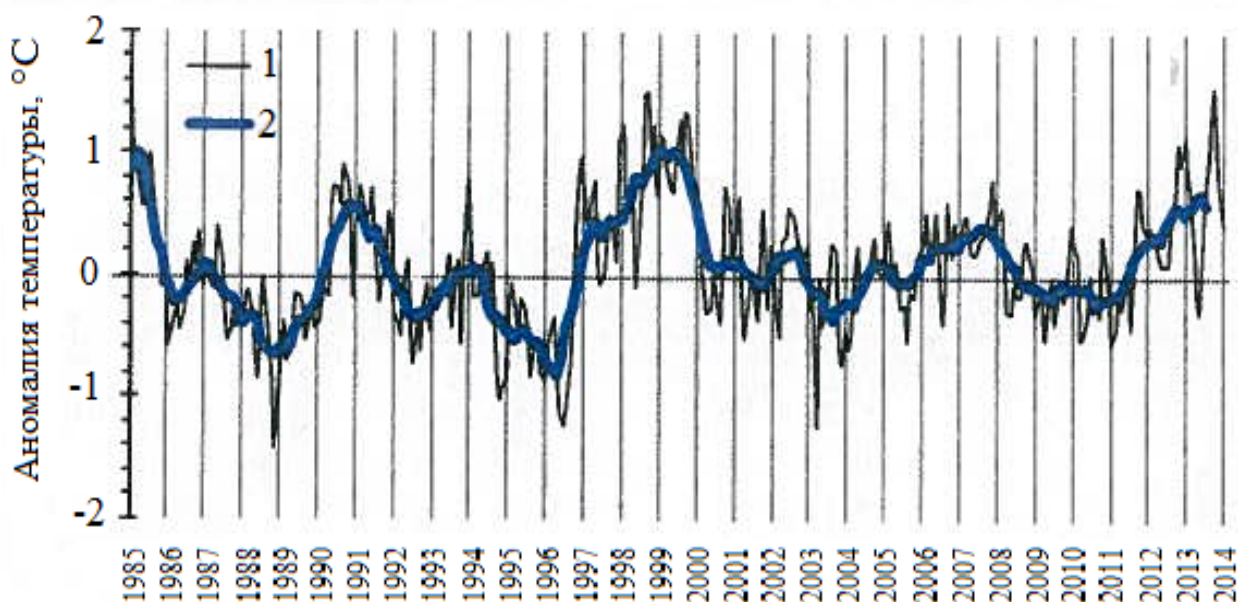


Рисунок 1. Аномалии среднемесячной ТПСМ (1) и их скользящие 11-месячные средние (2) в районе арх. Шпицберген Баренцева моря в 1985-2013 гг. (Карсаков и др., 2014)

Таким образом, рассмотрев гидрологические условия в 2009-2013 гг., по всему Баренцеву морю и отдельно по району арх. Шпицберген наблюдается тренд к увеличению теплосодержания водных масс, стабильному превышению среднемноголетнего уровня и явлению теплой и аномально теплой климатической обстановки.

2 МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сбор материала по зимующему фонду копепод в 2009-2013 гг. проводился на научно-исследовательских судах ФГБНУ «ПИНРО» при ежегодном мониторинге численности и распределения макропланктонных организмов (эвфаузииды, гиперииды, хетогнаты) в период проведения российской осенне-зимней тралово-акустической съемки донных рыб в Баренцевом море.

Объектом исследования в настоящей работе были наиболее массовые виды отряда Copepoda — *C. finmarchicus*, *M. longa*, *C. glacialis*, *C. hyperboreus* и *P. norvegica*.

Всего за этот период в районе исследований было собрано и обработано 55 проб планктона (рис. 2).

Орудием лова служила притраловая сеть, представляющая собой модифицированную икорную сеть (площадь входного отверстия 0,2 м²; размер ячеей сита 564 мкм), которая крепится к верхней подбуре донного трала и облавливают рачков в слое 4-5 м от дна.

После траления, вертикально расправленная сеть оmyвается водой из шланга, а содержимое сливается в ведро. Процедура повторяется до полного удаления с сети обловленных организмов. Далее производится процеживание улова через газ № 140, с целью довести объем пробы до 0,5-1,0 л (в зависимости от величины улова). Живые организмы переливают в емкость, фиксируют 40% формалином с получением 10% раствора. Затем оформляют этикетку, на которой указывается название судна, номер рейса, дата и время траления, номера станции и трала, координаты района, глубина места, горизонт траления.

В лабораторных условиях обработка проб проводится стандартными методами (Шевелев и др., 2004), (количественный учет, определение видового и возрастного состава), рассчитываются индексы численности планктонных организмов.

Использование притраловой сети с большим размером ячеей было направлено на сбор и изучение макропланктонных организмов, при этом мезопланктон в этих

пробах не учитывался и не анализировался. Лишь с недавнего времени, для определения районов массовых концентраций мойвы в период ее летне-осеннего нагула копеподами, стал проводится анализ мезопланктона. Впервые притралоная сеть успешно использовалась при облове мезопланктона в зимний период в Карском море, где была показана возможность ее использования для учета зимующего фонда копепод (Нестерова, Орлова, 2007).

Возможность эффективного лова копепод обуславливается сроками проведения указанной съемки, когда происходит переход планктонных организмов в предзимнее состояние и их опусканием в нижние слои воды, сопровождающееся снижением их двигательной и физиологической активности и началом диапаузы.

Для предоставления данных были использованы компьютерные программы Corel Draw, Map Viewer, пакет программ Microsoft Office.

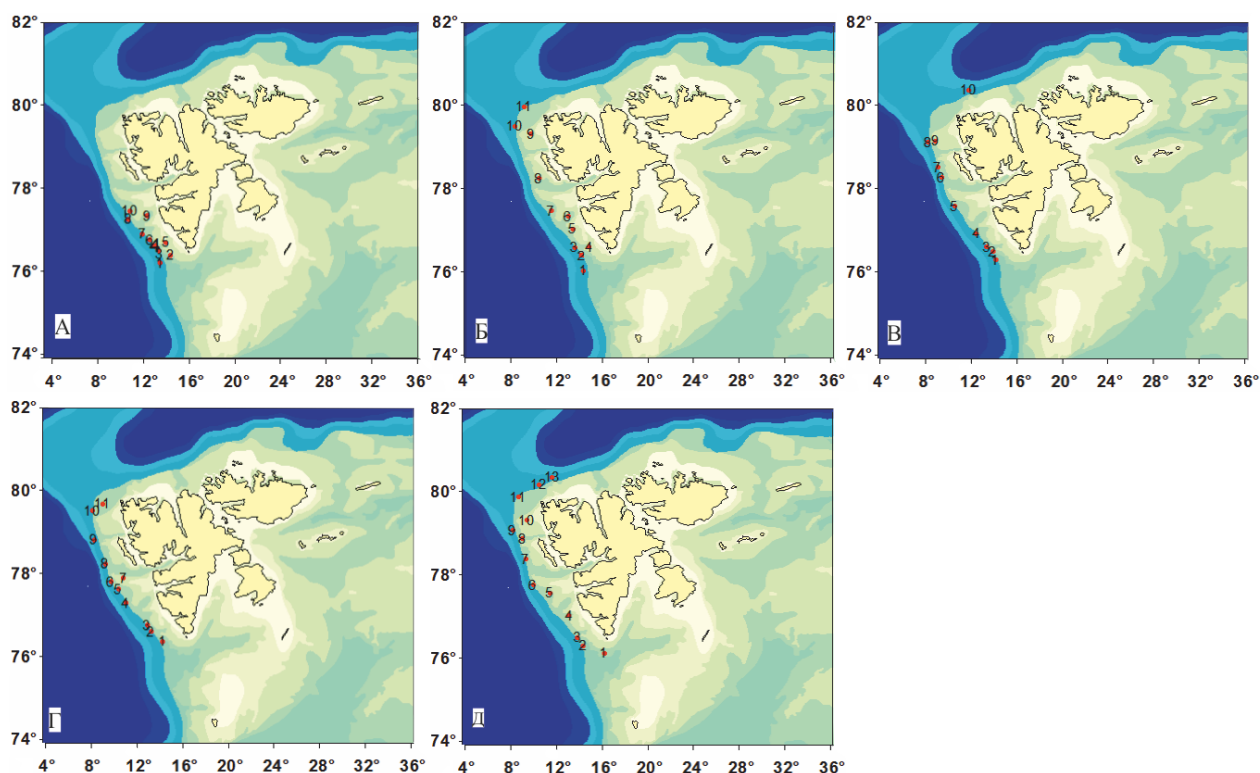


Рисунок 2. Расположение станций отбора проб мезопланктона в период проведения осенне-зимней съемки : А — 2009 г.; Б — 2010 г.; В — 2011 г.; Г — 2012 г.; Д — 2013 г.

3 РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате проведения биологического анализа материала за 2009-2013 гг., в сообществе мезопланктона было идентифицировано 12 видов копепод. При количественном учете среди них были выявлены виды-доминанты, массово встречающиеся на акватории исследования повсеместно, и виды, которые встречались локально и в единичных экземплярах. К последним относились следующие виды, которые были объединены в группу «Прочие»: *Gaidius tenuispinus*, *Oithona atlantica*, *Heterorhabdus norvegicus*, *Metrdia lucens*, *Pleuromamma robusta* и *Chiridius obtusifrons* (табл.1). Данные виды не относятся к ценным кормовым объектам гидробионтов, встречаются единично.

Таблица 1 - Видовое разнообразие и численность зимующего фонда копепод Баренцева моря в районе арх. Западного Шпицбергена в 2009-2013 гг.

Вид	Средняя численность, экз./1000 м ³				
	2009 г.	2010 г.	2011 г.	2012 г.	2013 г.
<i>C. finmarchicus</i>	95585	43433	77228	27483	23062
<i>M. longa</i>	10528	4149	7767	1576	3697
<i>C. glacialis</i>	574	800	431	256	246
<i>C. hyperboreus</i>	632	667	262	179	311
<i>P. norvegica</i>	403	77,7	136	85,5	84,7
<i>G. tenuispinus</i>	9,0	463	29,2	71,8	19,4
<i>H. norvegicus</i>	107	63,4	67,2	119	54,7
<i>M. lucens</i>	0,0	6,9	3,0	38,4	34,8
<i>Ch. obtusifrons</i>	0,4	7,5	0,0	15,9	11,2
<i>Pl. robusta</i>	0,0	1,9	1,4	4,1	2,1
<i>O. atlantica</i>	0,0	1,0	0,0	0,2	0,7
<i>Pseudocalanus sp.</i>	0,0	3,4	0,0	0,0	0,0

3.1 Видовая и возрастная структура зимующего фонда копепод в Баренцевом море в 2009 г.

Одну из определяющих ролей в структуре и характере размещения зимующего фонда копепод играют океанографические особенности среды. В зависимости от рельефа дна, температурных условий, солёности водных масс, наличия теплых и холодных течений, а также от темпов смещения ледовой кромки, распределение копепод зимующего фонда характеризуется сезонными и локальными особенностями. Проанализировав особенности условий среды за данные годы и связав их с полученными результатами численности и структуры зимующего фонда, возможно установить некоторые закономерности их количественного распределения. Полученные знания о связи факторов среды с колебаниями численности организмов способны внести большой вклад в изучение сезонной динамики копепод, а также в прогнозировании мест откорма промысловых видов рыб.

Численность. Численность мезопланктонных организмов зимой 2009 г. в районе Западного Шпицбергена в среднем была равна 107838 экз./1000 м³ (рис. 3). Минимум численности составлял 34178 экз./1000 м³ или 3,17% от общего числа мезопланктона этого года. Максимум – 206514 экз./1000 м³ (19,15%). В сообществе доминировал интерзональный вид *C. finmarchicus*, встречавшийся на всей акватории исследований. Минимальные его концентрации составляли 24800 экз./1000 м³ или 2,30% от общего числа мезопланктона – на станции 9 (77°20'с.ш. 12°59'в.д.). Максимальные значения 201750 экз./1000 м³ (18,71 %) отмечались на 1 станции наблюдений (76°12'с.ш. 14°10'в.д.)

Вторым по численности видом (средние значения — 10528 экз./1000 м³ — 9,8%) являлась арктическая копепода *M. longa*. Ее концентрации изменялись в диапазоне от 273 экз./1000 м³ — 0,03% на станции 8 (77°15'с.ш. 11°22'в.д.) до 40500 экз./1000 м³ — 3,76% на станции 2 (76°23'с.ш. 15°03'в.д.).

Численность других холодноводных видов, таких как *C. glacialis*, *C. hyperboreus* и *P. norvegica*, была значительно ниже. *C. glacialis* в среднем по району исследований составлял 574 экз./1000 м³ — 0,5% от общего числа мезопланктона. Максимальная численность *C. glacialis* отмечалась на станции 5 (76°42'с.ш. 14°39'в.д.) на глубине 170 м и составляла 4242 экз./1000 м³ — 0,39%, в

то время как на станциях 7 (76°54'с.ш. 12°36'в.д.) и 8 данный вид отсутствовал. Численность *C. hyperboreus* варьировала от 40 (0,02%) до 1400 экз./1000 м³ (0,13%), составляя в среднем 632 экз./1000 м³ — 0,6%. *P. norvegica* образовывала скопления со средней плотностью 403 экз./1000 м³, что составляло 0,4 % от общего числа организмов. Минимум численности *P. norvegica* составлял 126 экз./1000 м³ — 0,01% и наблюдался в районе глубин 574 м. Максимум достигал 870 экз./1000 м³ — 0,08% на глубине 211 м.

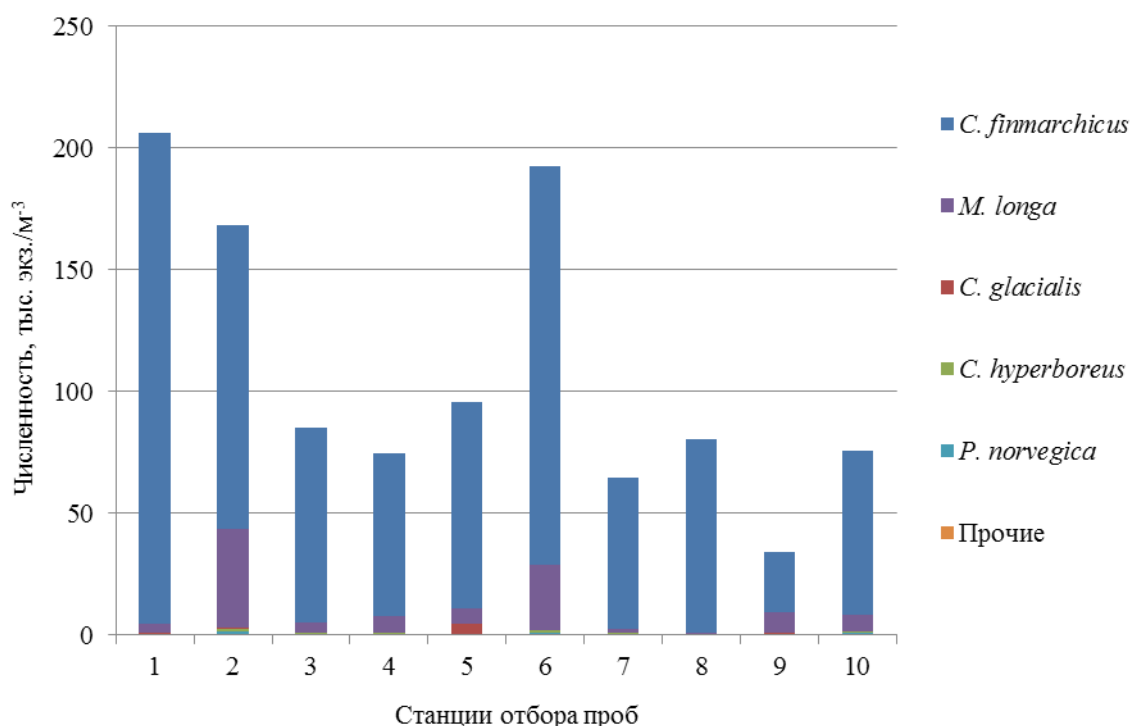


Рисунок 3. Видовая структура зимующего фонда копепод в районе Западного Шпицбергена в ноябре-декабре 2009 г.

Возрастная структура. Популяция *C. finmarchicus* состояла преимущественно из рачков V копеподитной стадии (в среднем 75535 экз./1000 м³ — 78,9% от общего числа особей вида), а также IV стадии (в среднем 19685 экз./1000 м³ — 20,6%) (рис. 4). Половозрелые особи встречались значительно реже, численность самок составляла 442 экз./1000 м³ — 0,5%. За счет рачков этих возрастных групп формировались основные биомассы. В силу

специфических особенностей жизненных циклов, рассмотренных выше, копеподы ранних стадий развития (CI - CII) практически не встречались.

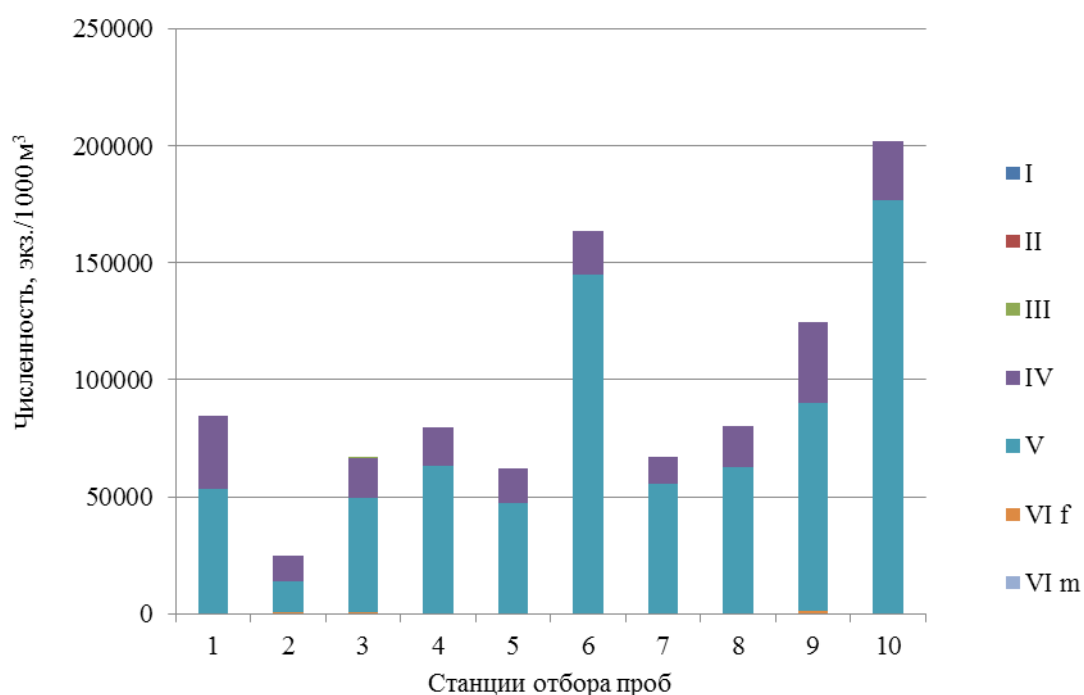


Рисунок 4. Возрастная структура зимующего фонда *C. finmarchicus* в районе Западный Шпицберген в ноябре-декабре 2009 г.

Зимующий фонд арктической копеподы *M. longa* была представлена особями стадий с IV по VI (самки и самцы) (рис. 5). Численность копеподитов V стадии была в среднем 3961 экз./1000 м³, что составляло 36,3% от общего числа организмов вида. Среди половозрелых особей преобладали самки — 5152 экз./1000 м³ — 47,2%, численность самцов составляла 1809 экз./1000 м³ — 16,6%. Копеподиты IV стадии встречались только на станции 2 — 8 экз./1000 м³. Эти данные отражают ускоренное развитие и формирование нерестовой части популяции этого вида копепод.

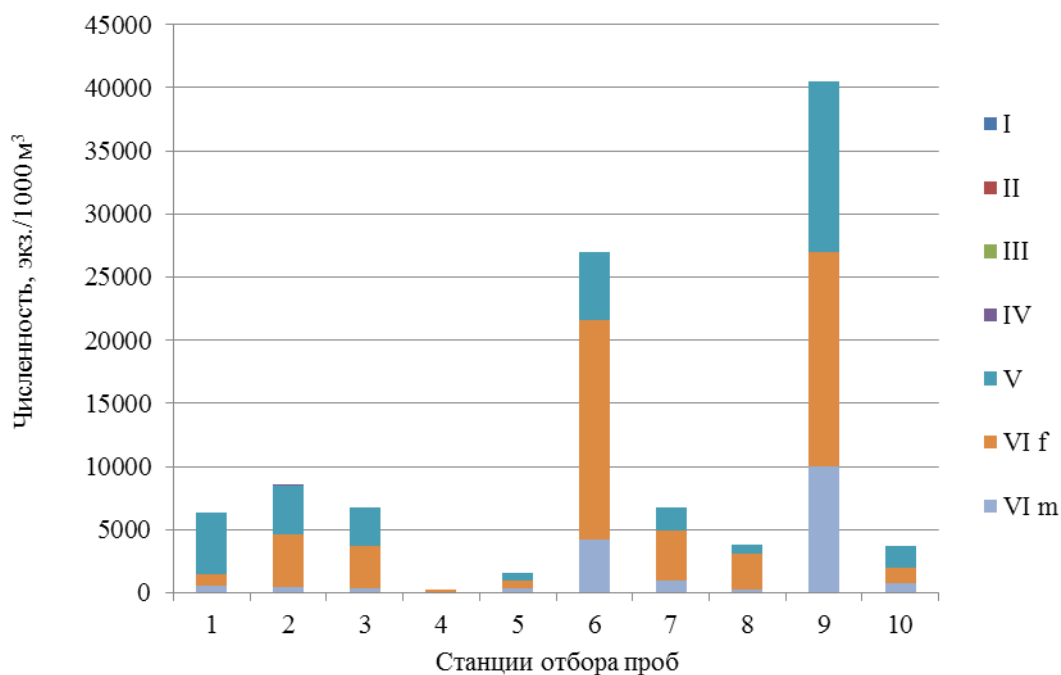


Рисунок 5. Возрастная структура зимующего фонда *M. longa* в районе Западный Шпицберген в ноябре-декабре 2009 г.

Популяция менее многочисленного на данной акватории *C. glacialis* состояла из особей V и VI стадий развития (рис. 6). Основную долю биомассы формировали рачки V стадии, численность которых в среднем составляла 708 экз./1000 м³ (97,1%). Половозрелые особи встречались редко. Самки были отмечены лишь на станциях 1, 3, 9 и 10 (17,5 экз./1000 м³ или 2,4% от общего числа особей), численность самцов, отмеченных на станциях 1 и 3, была значительно ниже — 6 и 2 экз./1000 м³ (по 0,5%) соответственно.

Возрастная структура популяции *C. hyperboreus* была представлена рачками IV-VI копеподитных стадий (рис. 7). Для данного вида отмечалось преобладание копеподитов IV стадии, численность которых в среднем составляла 407 экз./1000 м³ (60,4%). Численность рачков V стадии в среднем равнялась 171 экз./1000 м³ (25,4%). Среди половозрелых особей доминировали самки, средняя численность которых составляла 90,5 экз./1000 м³ (13,4%). Самцы встречались на 7 станциях из 10 в единичных экземплярах. Исключение составила станция 6 (76°45'с.ш. 13°14'в.д.), где численность самцов достигала

16 экз./1000 м³. Присутствие в популяции половозрелых особей свидетельствует о том, что генеративный цикл для этого вида не привязан к периоду обеспеченности пищей, а развитие происходит за счёт липидных резервов.

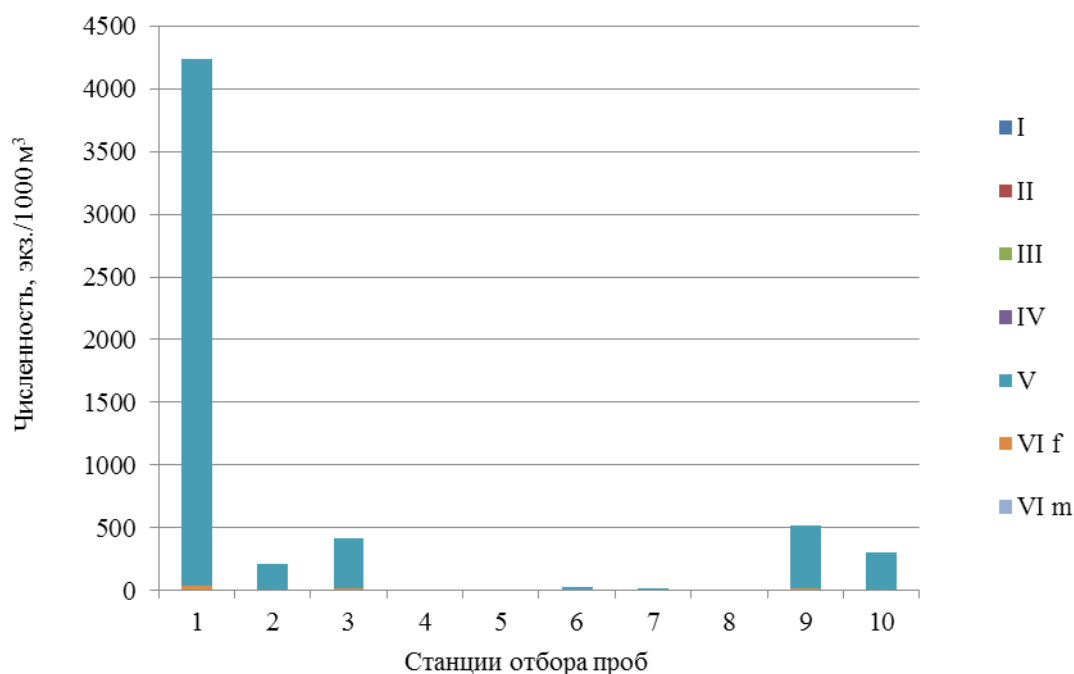


Рисунок 6. Возрастная структура зимующего фонда *C. glacialis* в районе Западный Шпицберген в ноябре-декабре 2009 г.

Популяция арктического вида *P. norvegica* также состояла из особей поздних стадий развития. Большинство рачков находилось на V и VI стадиях жизненного цикла (рис. 8). Также как и у других арктических видов, в популяции среди половозрелых особей доминировали самки, численность которых в среднем составляла 198 экз./1000 м³ (48,3%) против 24,7 экз./1000 м³ (6,0%) у самцов. Численность копеподитов IV стадии была наиболее низкой (15,2 экз./1000 м³ — 3,7%).

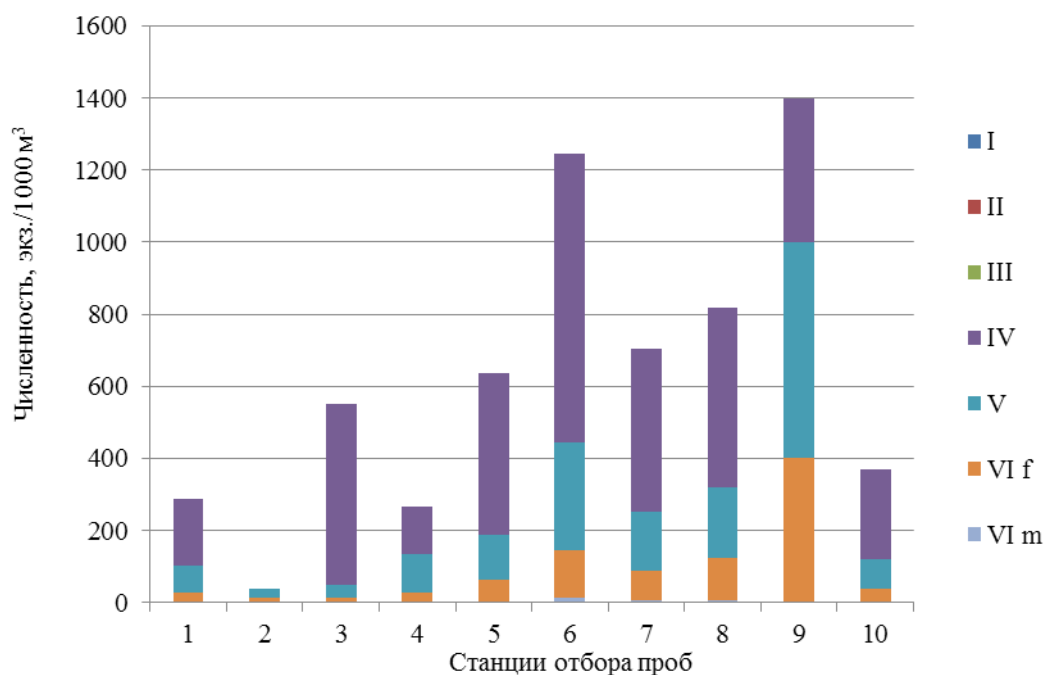


Рисунок 7. Возрастная структура зимующего фонда *C. hyperboreus* в районе Западный Шпицберген в ноябре-декабре 2009 г.

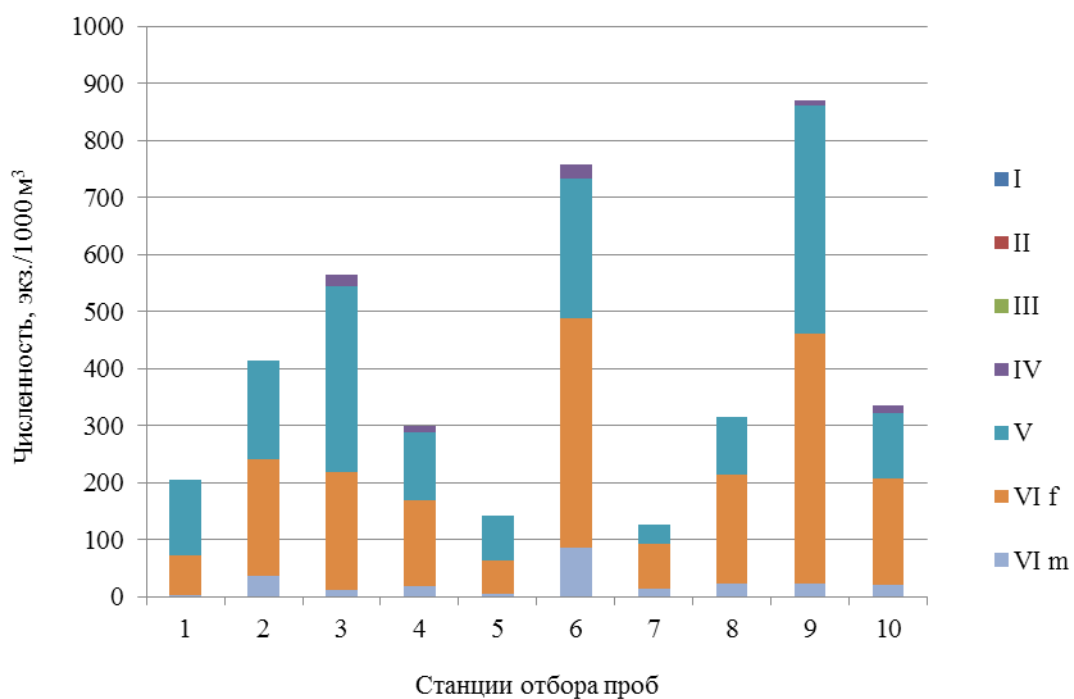


Рисунок 8. Возрастная структура зимующего фонда *P. norvegica* в районе Западный Шпицберген в ноябре-декабре 2009 г.

3.2 Видовая и возрастная структура зимующего фонда копепод в Баренцевом море в 2010 г.

Численность. В северо-западной части Баренцева моря распределение копепод в ноябре-декабре 2010 г. было относительно равномерным. Численность рачков изменялась в диапазоне от 27459 экз./1000 м³ – 5,03% от общего числа мезопланктона (минимальное значение численности) до 100878 экз./1000 м³ – 18,47% (максимальное значение) и в среднем составляла 107837 экз./1000 м³ (рис. 9).

На всех станциях этого района наблюдалось преобладание *C. finmarchicus*. Максимальная численность этого вида была отмечена на станции 2 (76°35'с.ш. 13°33'в.д.) на глубине 781 м и составляла 96430 экз./1000 м³ – 17,65% от общей численности мезопланктона. Минимальная численность этого вида (14774 экз./1000 м³ – 2,70%) была зарегистрирована на станции 8 (78°15'с.ш. 10°46'в.д.) на глубинах 95-97 м. Вероятно, такая низкая концентрация была обусловлена небольшой глубиной данного участка. Как и *C. finmarchicus*, *M. longa* встречалась на всех станциях, однако ее численность была заметно ниже, в среднем – 149 экз./1000 м³ – 0,8% от всего числа организмов. Максимальная численность – 12858 экз./1000 м³ (2,35% от общего числа копепод) была отмечена на глубине 394 м. Участки с глубинами 400-750 м характеризовались низкой численностью этого вида (618-754 экз./1000 м³); минимум (618 экз./1000 м³ – 0,11%) наблюдался на станции 1 (76°02'с.ш. 14°18'в.д.) на глубине 463 м.

Значительно реже в пробах встречались *C. glacialis* и *C. hyperboreus*. В целом численность *C. glacialis* была невысокой и составляла 800 экз./1000 м³ – 0,1% от мезопланктона в целом – в широком диапазоне глубин (300-800 м). Максимальная численность *C. glacialis* отмечалась на станции 4 (76°36'с.ш. 14°48'в.д.) на глубине 394 м и составляла 2964 экз./1000 м³ (0,54%). Минимальная численность *C. glacialis* (28 экз./1000 м³ – 0,01%) была отмечена на южной границе района на станции 3 (76°35'с.ш. 13°33'в.д.) на достаточно больших глубинах (734-781 м). Численность этого вида возрастала от южных границ района к северо-западу.

C. hyperboreus в районе Западного Шпицбергена составлял от 40 экз./1000 м³ (0,01%) на станции 4 при глубине 394 м, до 2932 экз./1000 м³ (0,54%) на станции 8 на глубине 95-97 м.

Численность *P. norvegica* была наиболее низкой среди исследованных видов копепод. Высокая плотность скоплений этого вида наблюдалась в северо-западной части исследуемой акватории (78-79°с.ш.) на глубинах 300-500 м) и снижалась в южном направлении. Максимальная численность этого вида (192 экз./1000 м³ – 0,04%) отмечалась на станции 11 (79°58'с.ш. 09°07'в.д.) на глубине 478 м, минимальная численность (2 экз./1000 м³) – на станции 5 (77°02'с.ш. 13°22'в.д.) на глубине 394 м.

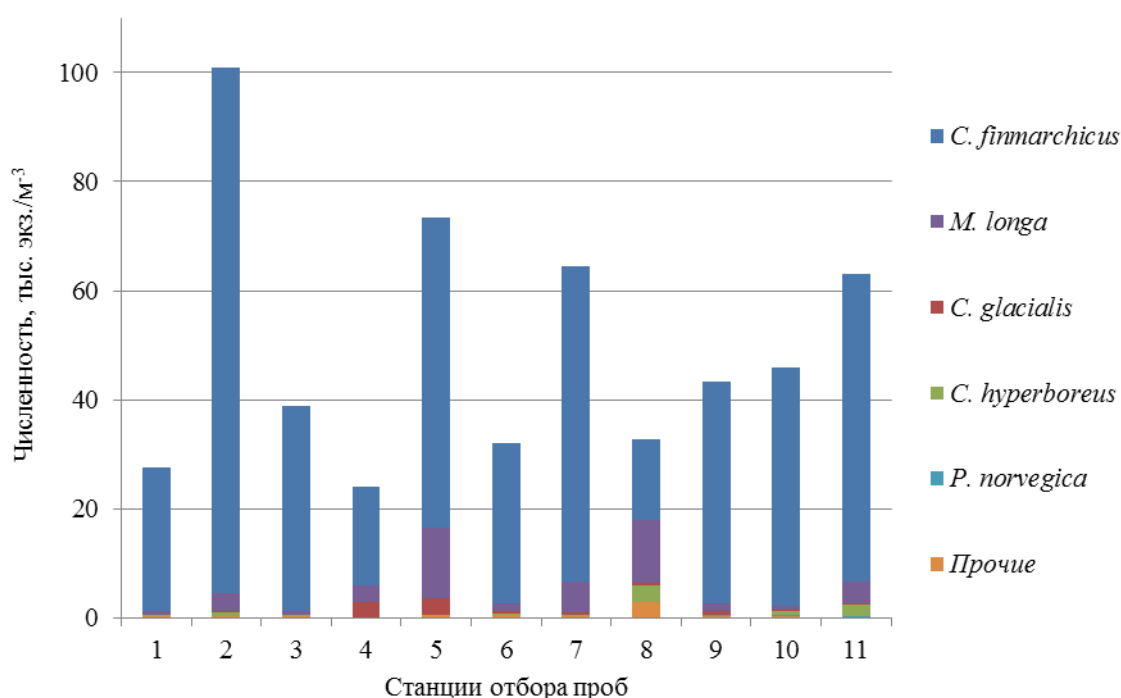


Рисунок 9. Видовая структура зимующего фонда копепод в районе Западного Шпицбергена в ноябре-декабре 2010 г.

Возрастная структура. Основу популяции *C. finmarchicus* в районе Западного Шпицбергена в ноябре-декабре 2010 г. составляли рачки IV-V стадий развития (рис. 10). В популяции доминировали копеподиты V стадии, численность которых составляла в среднем 29820 экз./1000 м³ (68,7% от общего числа *C. finmarchicus*).

Рачки IV копеподитной стадии также встречались повсеместно, хотя их доля в сравнении с рачками V стадии ниже. В среднем их скопления составляли 13170 экз./1000 м³ (30,32%).

Численность половозрелых особей VI стадии, которые были представлены только самками, была невелика и составляла в среднем 439 экз./1000 м³ или 1,01% от общей численности *C. finmarchicus*. Отсутствие в популяции половозрелых самцов связано с более поздним их появлением в популяции в виду гендерного различия сроков созревания. Следует также отметить присутствие в популяции *C. finmarchicus* копеподитов III стадии. Численность этой группы была крайне мала и составляла всего 5,57 экз./1000 м³ (0,01%) на станции 3.

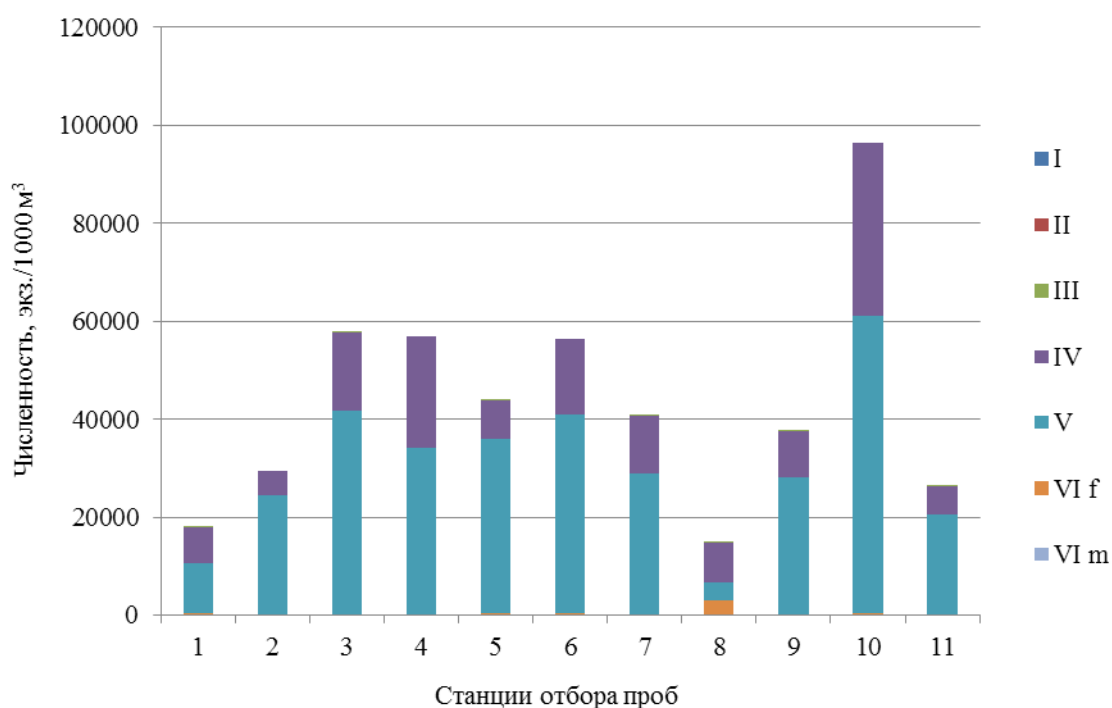


Рисунок 10. Возрастная структура *C. finmarchicus* в районе Западный Шпицберген в ноябре-декабре 2010 г.

Популяция *M. longa* в районе Западного Шпицбергена состояла из трех возрастных групп: копеподитов IV и V стадии и взрослых половозрелых особей (стадия VI: самцы и самки) (рис. 11). В популяции преобладали особи V стадии. Численность этих копеподитов составляла 2832 экз./1000 м³ (68,2%), максимум

отмечался на станции 4 — 11300 экз./1000 м³ (24,75%). Рачки этой группы распределялись на всей акватории исследований.

Половозрелые самки и самцы также присутствовали на всей акватории района Западного Шпицбергена. Их средняя численность составляла 750 экз./1000 м³ (18,1%) самок и 548 экз./1000 м³ (13,2%) самцов. Минимальная численность самок (66 экз./1000 м³) и самцов (100 экз./1000 м³) была зарегистрирована на станции 2.

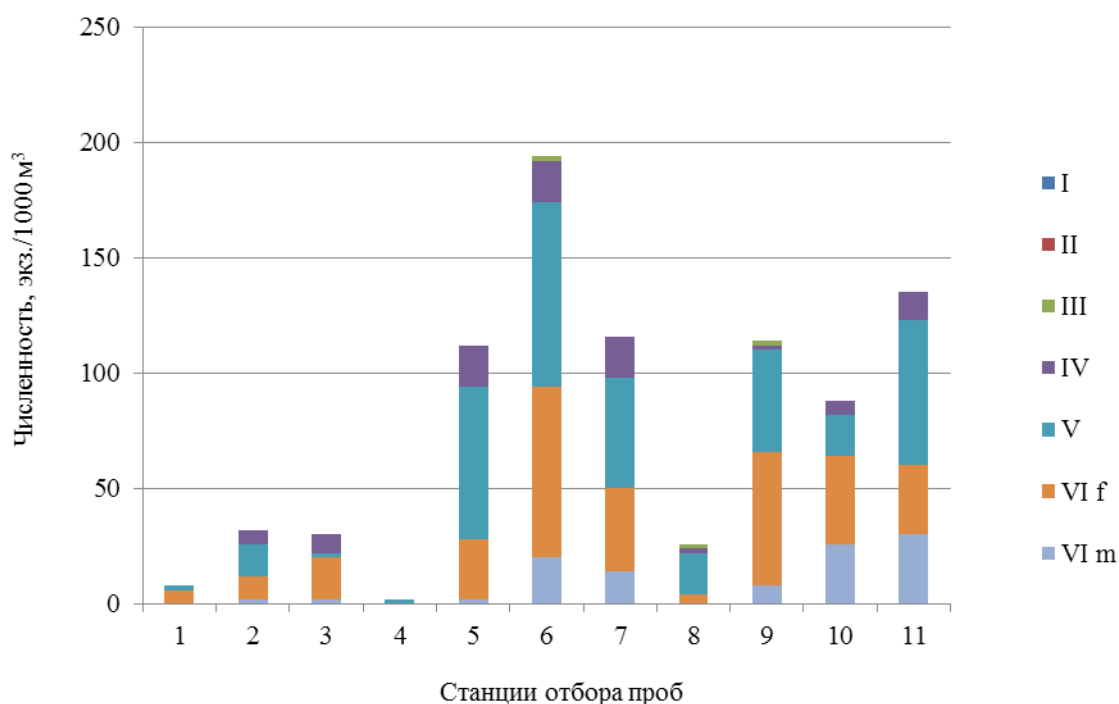


Рисунок 11. Возрастная структура *M. longa* в районе Западный Шпицберген в ноябре-декабре 2010 г.

Популяция *C. glacialis* на акватории района Западного Шпицбергена была представлена особями двух стадий – копеподитами V и половозрелыми рачками VI: самцы и самки (рис. 12). Наибольшая численность копеподитов V стадии отмечалась на станции 4, где их численность достигала 2700 экз./1000 м³ – 30,7% от всех особей вида по району (максимум численности), а также на станции 1 (1484 экз./1000 м³ – 16,9%). На остальной акватории района концентрация рачков данной стадии была сравнительно однородной и составляла в среднем 577 экз./1000 м³ или 72,2% от особей вида.

Среди половозрелых особей доминировали самцы, средние значения численности которых составляли 157 экз./1000 м³ (19,7%) против 64,6 экз./1000 м³ (8,07%) у самок. Однако общая численность самцов и самок была крайне невелика.

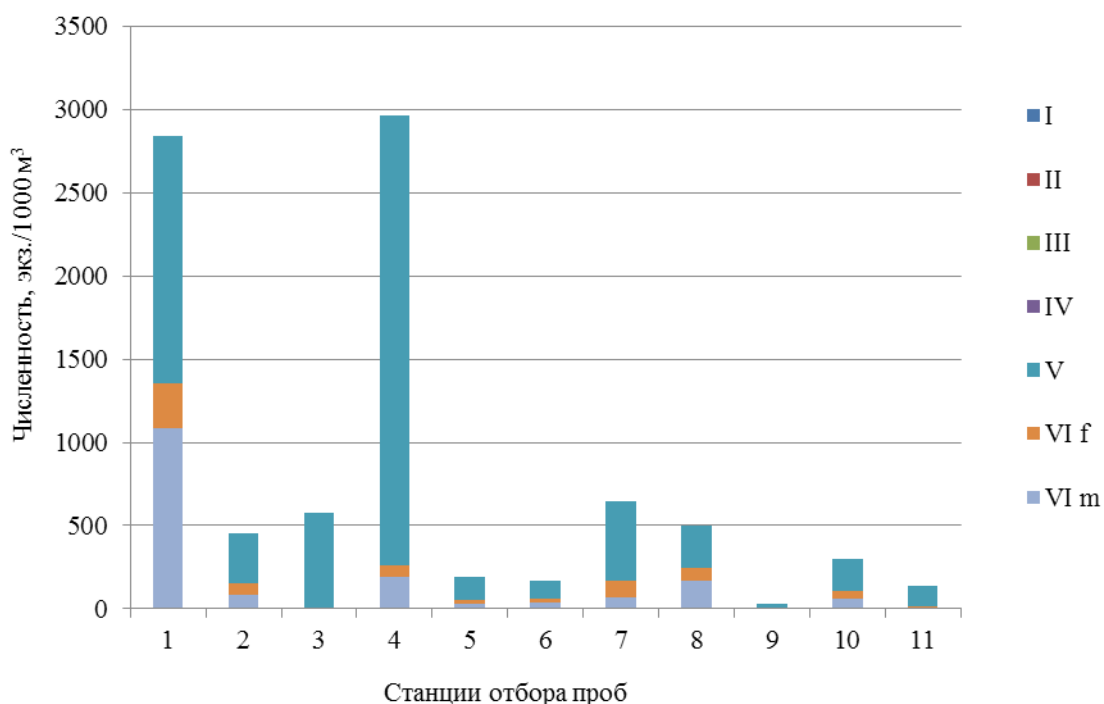


Рисунок 12. Возрастная структура *C. glacialis* в районе Западный Шпицберген в ноябре-декабре 2010 г.

Возрастная структура *C. hyperboreus* в районе Западного Шпицбергена была представлена особями трех стадий: IV, V и VI (рис. 13). В популяции преобладали копеподиты IV стадии. Их наибольшие концентрации приходились на 77-78° с.ш. Максимум численности рачка этой стадии наблюдался на станции 8, где он составлял 2644 экз./1000 м³ (36,0% от особей вида). Наименьшее значение особей IV стадии отмечалось на юге района (станция 1), там его концентрация составляла 24 экз./1000 м³ (0,33%). В среднем по району численность особей данной стадии составляла 465 экз./1000 м³ или 69,2%.

Представители V стадии также как и IV стадии распределялись по всей акватории Западного Шпицбергена. Максимальное число рачков достигало 574 экз./1000 м³ – 7,81% всех особей *C. hyperboreus* (станция 6, 77°20'с.ш.

12°57'в.д.) Минимум копеподит V стадии был зарегистрирован на станции 1 и составлял 10 экз./1000 м³ – 0,14%. Среднее значение численности для копеподит V стадии составляло 134 экз./1000 м³ или 20,1% особей вида.

Среди особей VI стадии на всей акватории Западного Шпицбергена самки доминировали над самцами. Максимальное значение первых составляло 278 экз./1000 м³ или 3,79%. Минимум – 4 экз./1000 м³ или 0,05%. В среднем численность самок равнялась 58,6 экз./1000 м³ (8,7%). Самцы встречались локально и составляли скопления от 2 до 40 экз./1000 м³ (0,03-0,54%).

Рисунок 13. Возрастная структура *C. hyperboreus* в районе Западный Шпицберген в ноябре-декабре 2010 г.

В популяции арктической *P. norvegica* присутствовали копеподиты как более поздних, IV-VI, так и ранние, III стадии развития (рис. 14).

Рачки, находящиеся в своей массе на V стадии, имели небольшие концентрации на юге района — в среднем 5 экз./1000 м³ (0,58% от общей численности вида) (станции 1-4). С продвижением на север численность их росла. Средняя плотность скоплений возрастала до 48,1 экз./1000 м³ или 5,62%. Максимум отмечался на станции 6 — 80 экз./1000 м³ (9,3%).

Среди половозрелых особей все также самки преобладали над самцами. Численность первых составляла в среднем 30 экз./1000 м³ (34,3%). Самцы встречались на 8 станциях из 11 и в среднем их концентрации составляли 13 экз./1000 м³ (14,9%). Максимумы для самцов и самок наблюдались на различных станциях. Для самцов пик численности приходился на самую северную станцию 11 — 30 экз./1000 м³ (3,5%), в то время как для самок он наблюдался на более южной станции 6, составляя 74 экз./1000 м³ (8,6%).

Помимо этого было отмечено присутствие копеподитов III стадии развития. Встречались они единично, на 3 станциях из 11 в концентрациях 2 экз./1000 м³, но их присутствие, равно как и малые концентрации половозрелых самцов, может говорить о растянутых сроках развития популяции.

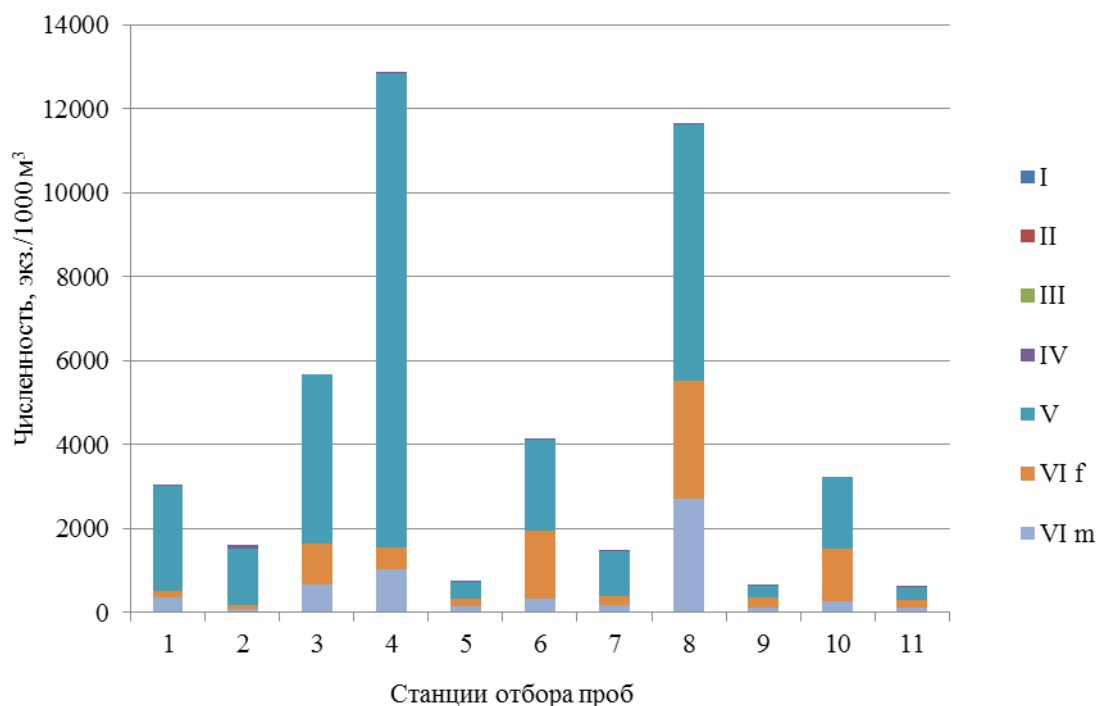


Рисунок 14. Возрастная структура *P. norvegica* в районе Западный Шпицберген в ноябре-декабре 2010 г.

3.3 Видовая и возрастная структура зимующего фонда копепод в Баренцевом море в 2011 г.

Численность. В 2011 г. общая численность копепод зимой в районе Западного Шпицбергена в среднем была равна 85926 экз./1000 м³ (рис. 15). Скопления минимальной плотности отмечались на станции 7 (78°31'с.ш. 09°12'в.д.) – 25179 экз./1000 м³ или 2,93% от общего числа мезопланктона. Максимум численности был зафиксирован на станции 2 (76°29'с.ш. 14°01'в.д.), где концентрации достигали 200391 экз./1000 м³ – 23,32%.

В 2011 г. аналогично предыдущим периодам наблюдалось доминирование *C. finmarchicus*. Его численность была значительно выше, чем у других представителей. Основные скопления находились на 76°-78° с.ш. на станциях 2-6. Средняя численность этого вида здесь составляла 95037 экз./1000 м³ (11,06% от общей численности). Такие высокие показатели отмечались на достаточно больших глубинах 569-754 м. На северных участках района (78°-79° с.ш.) средняя концентрация рачков вида уменьшалась до 35672 экз./1000 м³ (4,15%). Минимум был зарегистрирован на станции 7 (561-556 м), где составлял 21503 экз./1000 м³ – 2,5% мезопланктонных организмов.

Численность *M. longa* в среднем составляла 10528 экз./1000 м³ или 9,8%. Наибольшая концентрация вида наблюдалась на станции 2 (с большими глубинами 699-687 м) – 18900 экз./1000 м³ (2,20%). Минимальная плотность скоплений была отмечена на станции 9 (79°09'с.ш. 08°45'в.д.) – 1200 экз./1000 м³ (0,14%).

Количество представителей *C. glacialis* было мало, в среднем – 431 экз./1000 м³ (0,5% общей численности копепод). Минимум численности наблюдался на станции 7 – 95 экз./1000 м³ (0,01%). Максимальное по плотности скопление *C. glacialis* отмечалось на станции 4 (76°55'с.ш. 12°35'в.д.) на глубинах 569-607 м – 1803 экз./1000 м³ (0,21%). В южной части района, на станциях 1 (76°17'с.ш. 14°16'в.д.) и 2 данный вид не встречался вообще (область максимальных глубин: 700-750 м).

C. hyperboreus на акватории района Западного Шпицбергена в 2011 г. составлял в среднем 262 экз./1000 м³ (0,3% всего числа мезопланктонных организмов). Более высокие значения численности были приурочены к зонам больших глубин 687-758 м. Максимум численности, составляющий 741 экз./1000 м³ – 0,09%, наблюдался на станции 2 с глубинами 699-687 м. Минимальные концентрации отмечались на 200 м на станции 10 (80°22'с.ш. 11°56'в.д.) – 14 экз./1000 м³ (0,002%).

Крайне малыми значениями характеризовался вид *P. norvegica*. Численность его изменялась от 14 экз./1000 м³ – 0,002% (минимальное значение) на станции 9, до 378 экз./1000 м³ – 0,04% на расположенной несколько южнее станции 4. В среднем, численность рачков этого вида составляла 136 экз./1000 м³ или 0,2% всего мезопланктона.

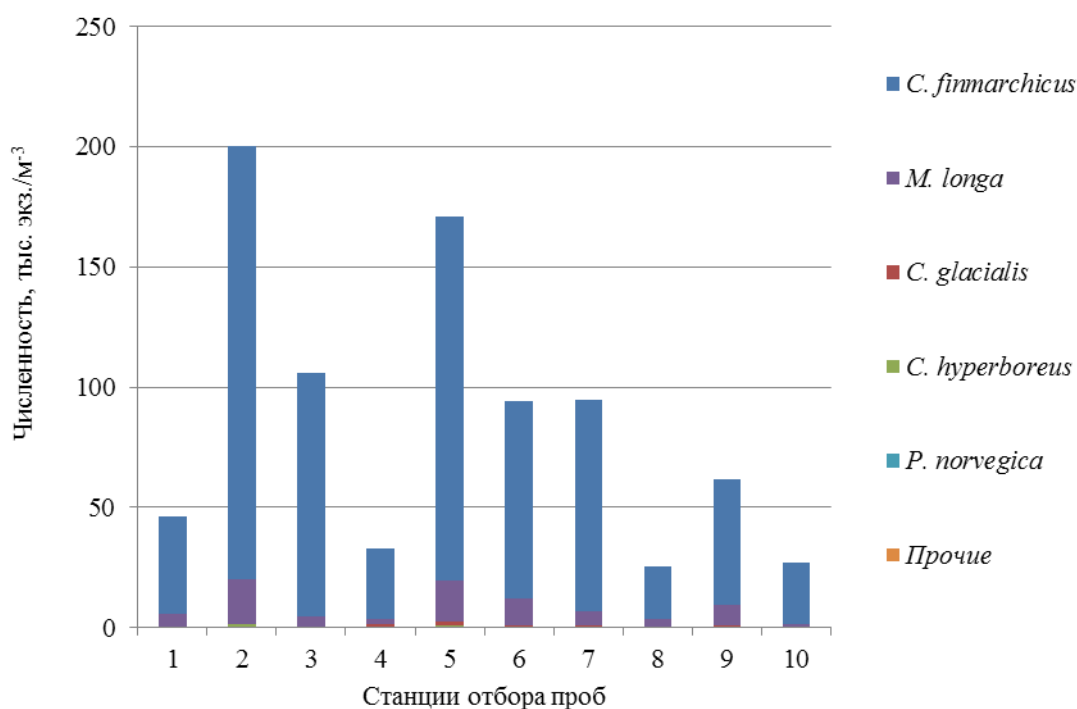


Рисунок 15. Видовая структура зимующего фонда копепод в районе Западного Шпицбергена в ноябре-декабре 2011 г.

Возрастная структура. Как и в предыдущие годы, самый многочисленный вид *C. finmarchicus* был представлен копеподами старших стадий: IV, V и взрослых особей VI стадии (самки) (рис. 16). Преобладали рачки IV стадии. Средние значения численности этой возрастной категории составляли

39075 экз./1000 м³ — 50,6% от всего числа мезопланктонных организмов. Максимальное значение численности IV копеподит составляло 105600 экз./1000 м³ (13,67%), на станции 9. Минимум численности был выявлен на станции 3 и составлял 10800 экз./1000 м³ (1,40%).

Копеподиты V стадии также были достаточно многочисленны. Наибольшие скопления наблюдались на станциях 4-10, где среднее значение численности составляло 47992 экз./1000 м³ (6,21%). Участки с малыми концентрациями располагались на южной границе района (средняя численность — 13816 экз./1000 м³; 1,79%) на станциях 1-3. Минимум составлял 10650 экз./1000 м³ — 1,38%, и был отмечен на станции 3 (76°36'с.ш. 13°29'в.д.).

Среди *C. finmarchicus* VI стадии встречались лишь самки (среднее значение численности — 413 экз./1000 м³, 0,54%). Максимальные концентрации их составляли 1050 экз./1000 м³ (0,14% от всех *C. finmarchicus*) на станции 9. Самцы, как и в предыдущие годы, не встречались.

M. longa на северо-западе Баренцева моря была представлена поздними стадиями: V и VI (самцы и самки) (рис. 17). Копеподиты V стадии были распространены повсеместно; область их плотных скоплений приходилась на акваторию станций 5-10, где концентрации составляли в среднем 6541 экз./1000 м³ (8,43%). Здесь же, на станции 9, отмечался максимум численности 10950 экз./1000 м³ — 14,1% от общего числа *M. longa*. Минимальное же значение было отмечено на участке станции 2, где составляло 700 экз./1000 м³ (0,9%).

Самки *M. longa* распространялись на всей акватории Западного Шпицбергена, создавая скопления со средней численностью 3020 экз./1000 м³ (38,5%). Минимум численности отмечался на станции 1 — 106 экз./1000 м³ (0,14%), максимум — 7350 экз./1000 м³ (9,47%) был приурочен к станции 9. Самцы встречались на 8 станциях из 10 и численность их составляла 377 экз./1000 м³ или 4,81% всех особей вида, с минимумом на станции 1 — 18 экз./1000 м³ (0,02%) и максимальным значением на станции 7 — 750 экз./1000 м³ (0,97%).

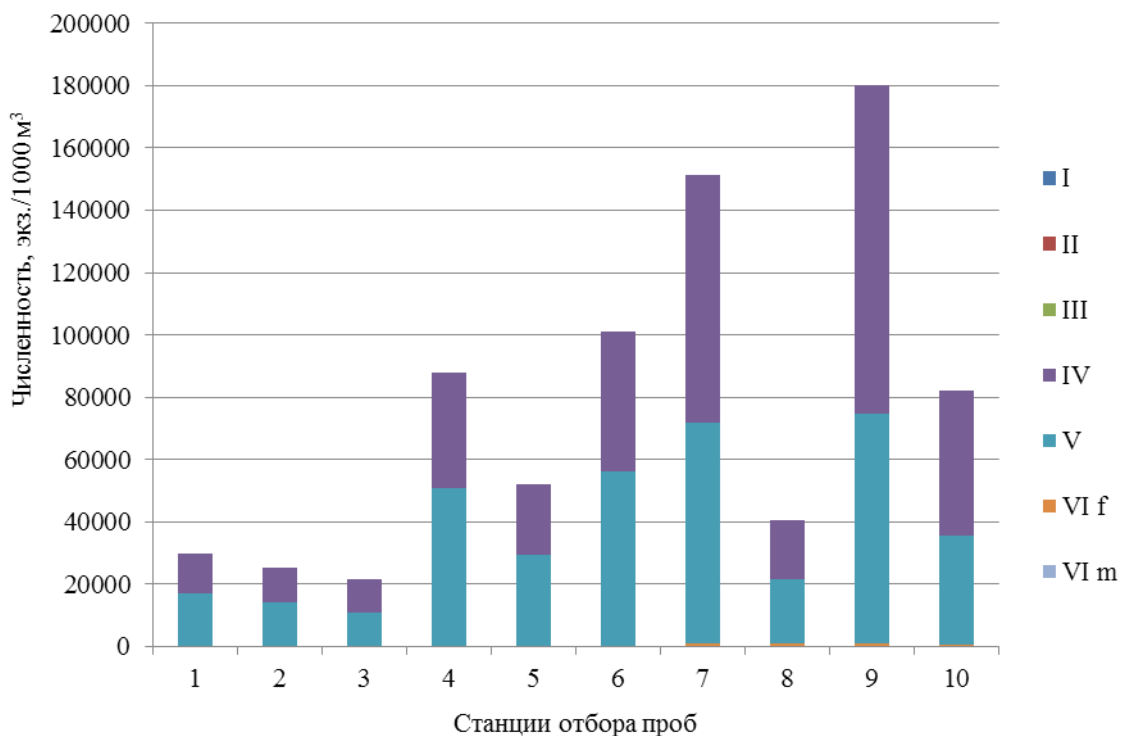


Рисунок 16. Возрастная структура *C. finmarchicus* в районе Западный Шпицберген в ноябре-декабре 2011 г.

Зимующий фонд *C. glacialis* в 2011 г. был представлен особями V и VI (самцы и самки) стадий (рис. 18). Наиболее многочисленные представители V копепоидитной стадии составляли 463 экз./1000 м³ (11,54%). Максимум численности наблюдался на станции 7 – 1650 экз./1000 м³ (40,6%). Минимум был зафиксирован на станции 6 и составлял 59 экз./1000 м³ (1,45%).

Самки *C. glacialis* в северо-западном районе создавали концентрации численностью 62,8 экз./1000 м³, что составляло 11,54% всех особей вида. Максимум численности – 141 экз./1000 м³ (3,47%) – отмечался на станции 7, а минимум – 63 экз./1000 м³ (0,27%) – на станции 5. Самцы почти не встречались. Они отмечались лишь на 4 станциях и среднее значение их было 19 экз./1000 м³ (3,49%).

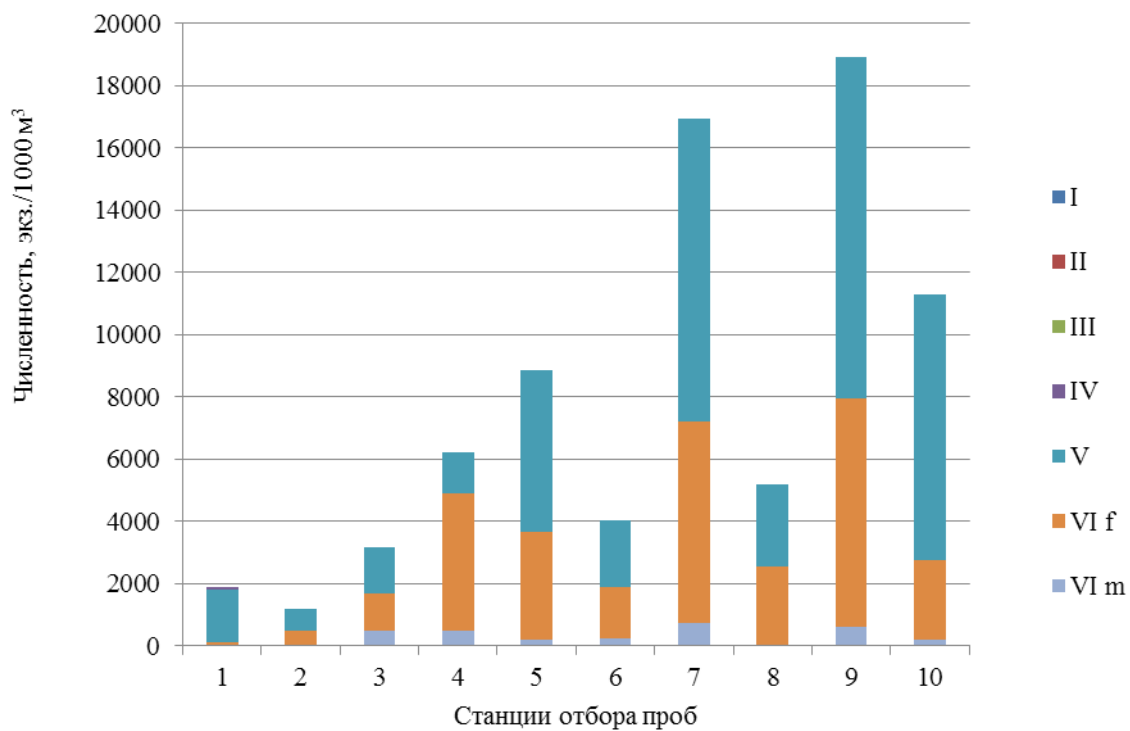


Рисунок 17. Возрастная структура *M. longa* в районе Западный Шпицберген в ноябре-декабре 2011 г.

Рисунок 18. Возрастная структура *C. glacialis* в районе Западный Шпицберген в ноябре-декабре 2011 г.

Популяция *C. hyperboreus* состояла из трех возрастных категорий – IV, V и VI стадий (рис. 19).

Наибольшие концентрации формировались рачками IV стадии развития; в среднем численность их составляла 159 экз./1000 м³ – 55,95% всех особей вида. Максимальное значение 552 экз./1000 м³ (21,04%) встречалось на расположенной в северной части акватории станции 9. Минимум отмечался на станции 5 (77°35'с.ш. 10°40'в.д.) и составлял 13 экз./1000 м³ (0,50%).

Рачки V стадии составляли 91,8 экз./1000 м³ (32,28%). Образовывая в южной части района концентрации, средней плотностью 25,3 экз./1000 м³ – 0,96% (станции 1-3), с продвижением на север численность возрастала до 120 экз./1000 м³ (4,58%). Максимум, составляющий 171 экз./1000 м³ или 6,52%, был отмечен на станции 9.

Численность самок в среднем составляла 28,78 экз./1000 м³ или 10,12% от особей популяции. Максимум – 2,52 экз./1000 м³ (0,10%), находился на станции 7. Минимум – 0,19 экз./1000 м³ (0,007%) – станции 8. Присутствие в зимовальных скоплениях 2011 г. самцов практически не отмечалось. Они встречались на 3 станциях со средней численностью 4,67 экз./1000 м³ (1,64%).

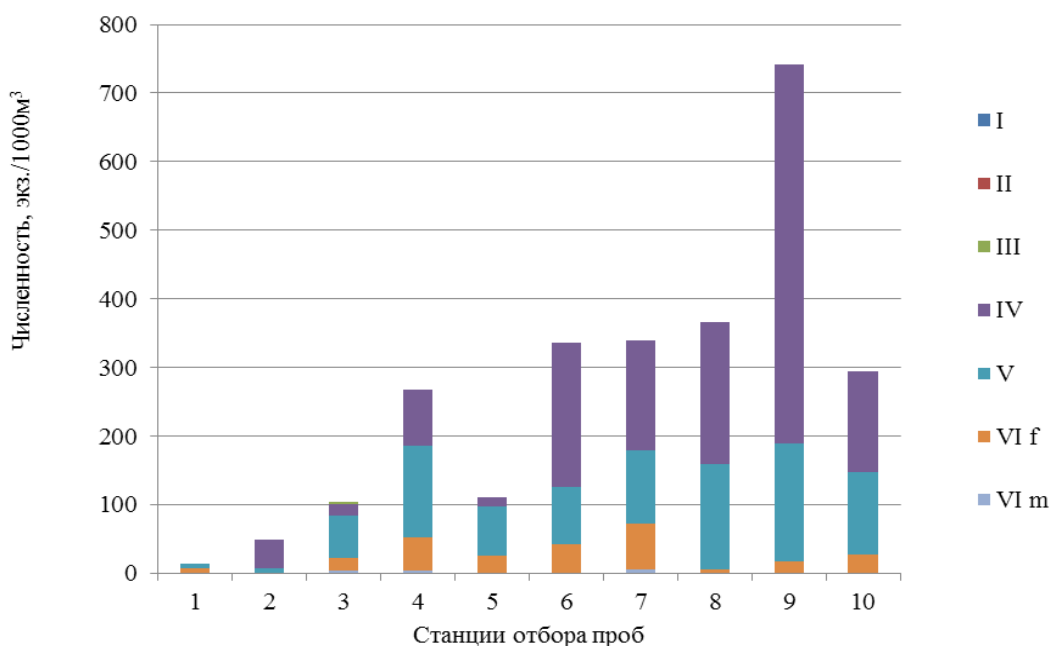


Рисунок 19. Возрастная структура *C. hyperboreus* в районе Западный Шпицберген в ноябре-декабре 2011 г.

P. norvegica была представлена копеподитами IV, V и VI стадий. V копеподиты в среднем составляли 69,6 экз./1000 м³. Их доля от общего числа особей вида равнялась 39,53% (рис. 20). Минимальная численность V копеподит отмечалась на станции 2 – 4 экз./1000 м³ (0,29%). Максимальная – 171 экз./1000 м³ (12,57%) – на станции 7.

IV копеподиты составляли меньшую долю в сравнении с V. Рачки IV стадии составляли 26,43 экз./1000 м³ (15,0%). Минимум численности наблюдался на станции 3 – 4 экз./1000 м³ (0,29%). Максимальное значение на станции 7 – 84 экз./1000 м³ (6,18%).

Средняя численность самок данного вида составляла 68,8 экз./1000 м³ (39,3%). Максимум достигал 112 экз./1000 м³ (8,24%) на станции 1. Минимум составил 4 экз./1000 м³ (0,29%) на станции 8. Самцов встречалось существенно меньше. Их численность в среднем составляла 11,3 экз./1000 м³ (6,43%). Минимальное значение составило 3 экз./1000 м³ – 0,22% (станция 9). Максимальное – 36 экз./1000 м³ – 2,65% (станция 7).

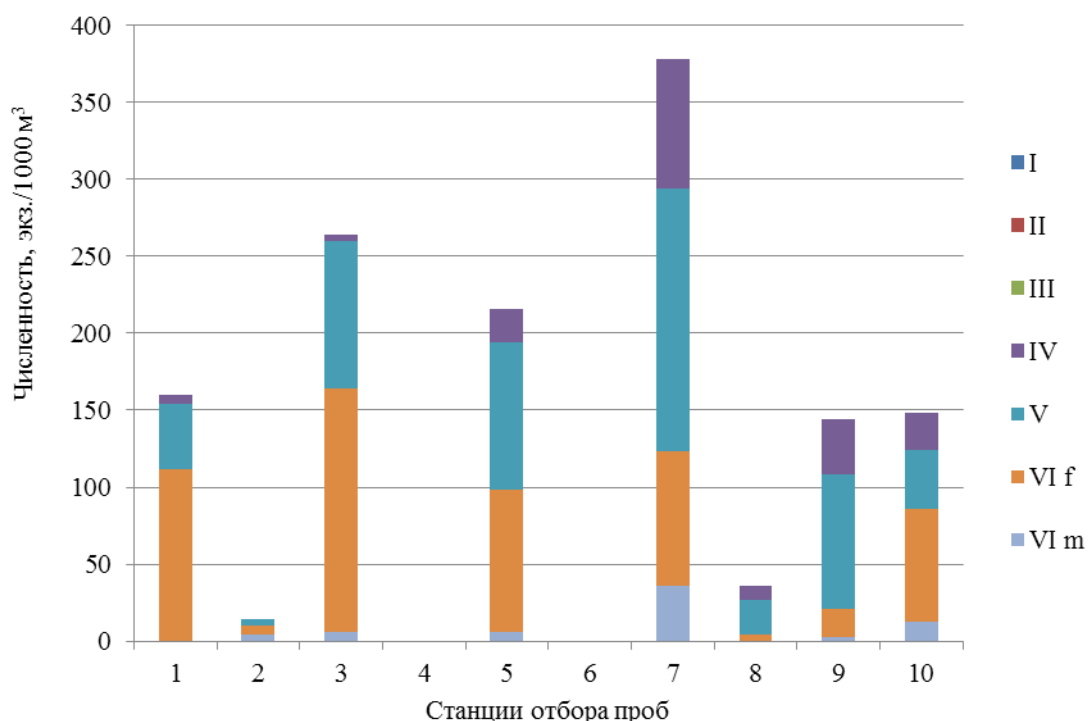


Рисунок 20. Возрастная структура *P. norvegica* в районе Западный Шпицберген в ноябре-декабре 2011 г.

3.4 Видовая и возрастная структура зимующего фонда копепод в Баренцевом море в 2012 г.

Численность. Численность мезопланктонных организмов в зимовальных скоплениях 2012 г. в районе Западного Шпицбергена в среднем была равна 29831 экз./1000 м³ (рис. 21). Плотность скоплений варьировала от 4319 экз./1000 м³ (1,37% от общего числа мезопланктона) до 65758 экз./1000 м³ (20,04%).

Для зимнего периода 2012 г. также было свойственно значительное преобладание *C. finmarchicus*. Численность его изменялась от 3387 экз./1000 м³ (1,03%) в северной части района на станции 9 (78°49'с.ш. 08°32'в.д.) до 64326 экз./1000 м³ (19,6%) в самой южной точке наблюдений на станции 1 (76°32'с.ш. 13°33'в.д.) (рис. 20).

Плотность скоплений *M. longa* составляла в среднем 1576 экз./1000 м³ (5,3%). Максимум численности наблюдался на станции 3 (76°45'с.ш. 13°13'в.д.) и составлял 4494 экз./1000 м³ (1,37%). Минимальное значение составило 184 экз./1000 м³ (0,06%) на станции 2 (76°36'с.ш. 13°33'в.д.) при глубинах 723-747 м.

Так же как и в предыдущие годы, численность *C. glacialis* была ниже в сравнении с *C. finmarchicus* и *M. longa*. Минимум особей *C. glacialis* отмечался на станции 6 (77°48'с.ш. 10°00'в.д.) и составлял 48 экз./1000 м³ (0,01%) на глубине 469 м. Наибольшая концентрация вида — 1158 экз./1000 м³ (0,35%), приходилась на зону небольших глубин 110-119 м на станции 7 (77°53'с.ш. 11°06'в.д.).

Для *C. hyperboreus* средняя плотность скоплений составляла 179,4 экз./1000 м³, что составило на 0,6% от общего числа мезопланктонных организмов. Максимум численности вида был отмечен на станции 8 (78°14'с.ш. 09°32'в.д.) с глубиной 321-329 м и составлял 1422 экз./1000 м³ (0,43%). Минимум наблюдался на станции 6 — 4 экз./1000 м³ (0,001%).

Численность арктической *P. norvegica* сильно варьировала. Наименьшие ее концентрации составляли 4 экз./1000 м³ (0,001%) одновременно на станциях 3 и 7.

Максимум численности этого вида отмечался на станции 10 (79°03'с.ш. 08°23'в.д.) с глубинами 380-381 м — 226 экз./1000 м³ (0,069%). Средняя численность *P. norvegica* по району составляла — 85,5 экз./1000 м³ (0,03%).

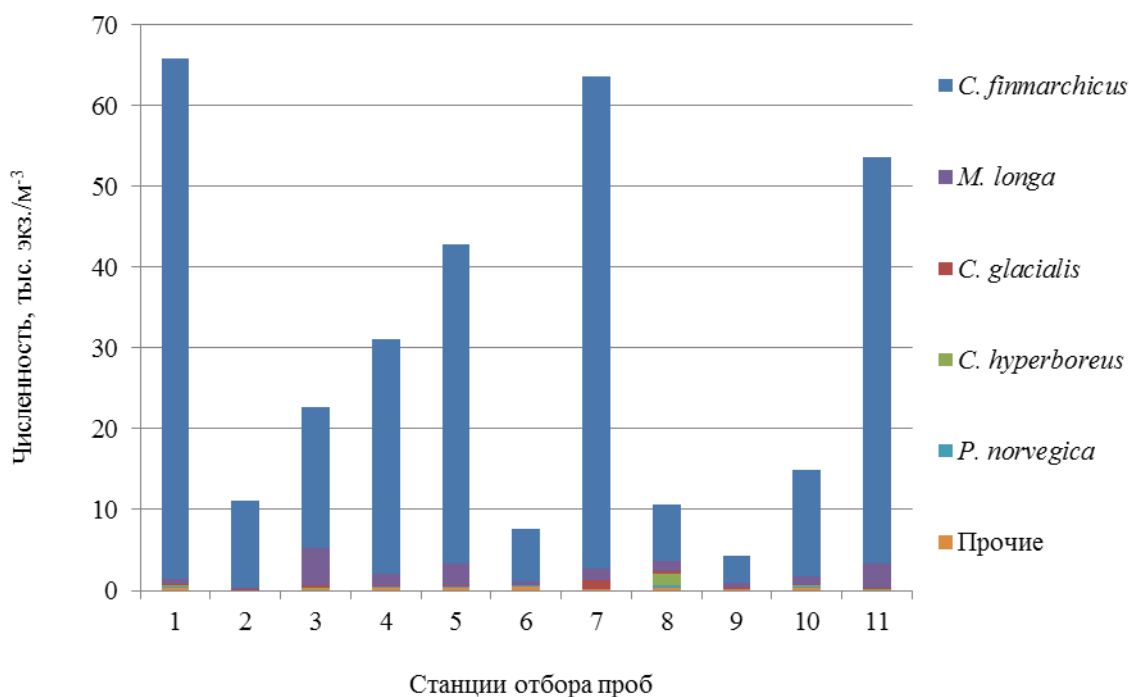


Рисунок 21. Видовая структура зимующего фонда копепод в районе Западного Шпицбергена в ноябре-декабре 2012 г.

Возрастная структура. Большинство рачков *C. finmarchicus* находилось на V копеподитной стадии развития (рис. 22). Средние значения их численности составляли 25006 экз./1000 м³ (59,5% от всех особей вида). Максимальные концентрации наблюдались на станции 9 и составляли 92000 экз./1000 м³ (19,85%). Минимум, равный 1699 экз./1000 м³ или 0,37% всех организмов вида, на станции 1.

Численность IV копеподит также была высока. В среднем, их концентрации составляли 15613 экз./1000 м³ (37,14%). Максимум численности был зафиксирован на станции 9, где составлял 79400 экз./1000 м³ (17,17%). Минимальное число рачков данной стадии составляло 1582 экз./1000 м³ (0,34%) на станции 1.

Среди половозрелых особей самки преобладали над самцами. Концентрации самок находились в пределах 79-6000 экз./1000 м³ — 0,02-1,3% от общего числа *C. finmarchicus*, составляя в среднем скопления, численностью 1401 экз./1000 м³ (3,33%). Средняя численность самцов составляла 3,43 экз./1000 м³ или 0,01%.

Наименьшую часть особей *C. finmarchicus* представляли копеподиты III стадии. Они были отмечены на 3 станциях в концентрациях от 4 до 26 экз./1000 м³ (0,001-0,005%). Средняя численность их — 13,2 экз./1000 м³ или 0,03%.

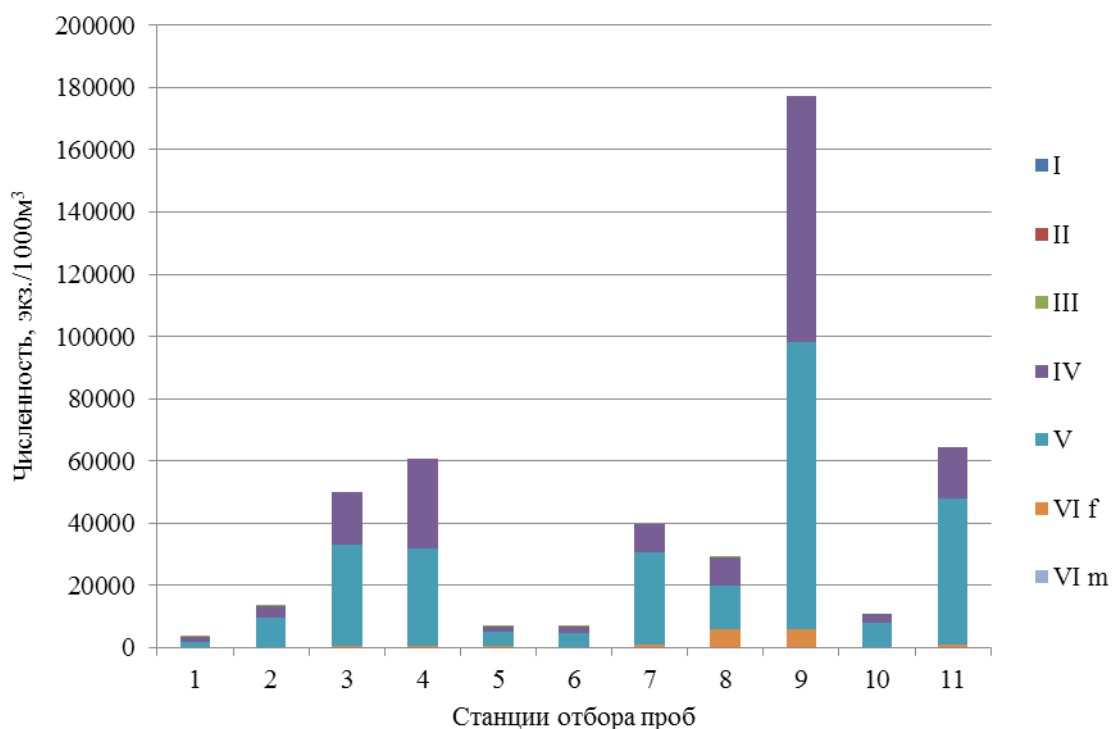


Рисунок 22. Возрастная структура *C. finmarchicus* в районе Западный Шпицберген в ноябре-декабре 2012 г.

В возрастной состав арктической *M. longa* в зимний период 2012 г. входили IV, V, VI стадии развития. Большинство особей относилось к V копеподитам (рис. 23). Средние значения скоплений рачков этой стадии составляли 1034 экз./1000 м³ (65,6% от общего числа особей вида). Максимум был зафиксирован на станции 9 и достигал 2674 экз./1000 м³ или 15,49% всех особей вида. Минимум — 180 экз./1000 м³ (1,038%) — отмечался на станции 10.

Среди половозрелых особей все также самки преобладали над самцами. Среднее значение самок составляло 364 экз./1000 м³ (23,07%) с максимумом 1628 экз./1000 м³ (9,39%) на станции 9. Средняя численность самцов составляла 169 экз./1000 м³ (10,75%), а максимальное значение, отмеченное на станции 7 — 660 экз./1000 м³ (3,81%).

Концентрации рачков IV стадии развития изменялись в диапазоне от 1 до 22 экз./1000 м³ (0,006-0,13%, максимум и минимум соответственно) и на фоне копеподит более поздних стадий были несущественны. Среднее значение численности рачков этой возрастной категории составляло 9,8 экз./1000 м³ (10,62%).

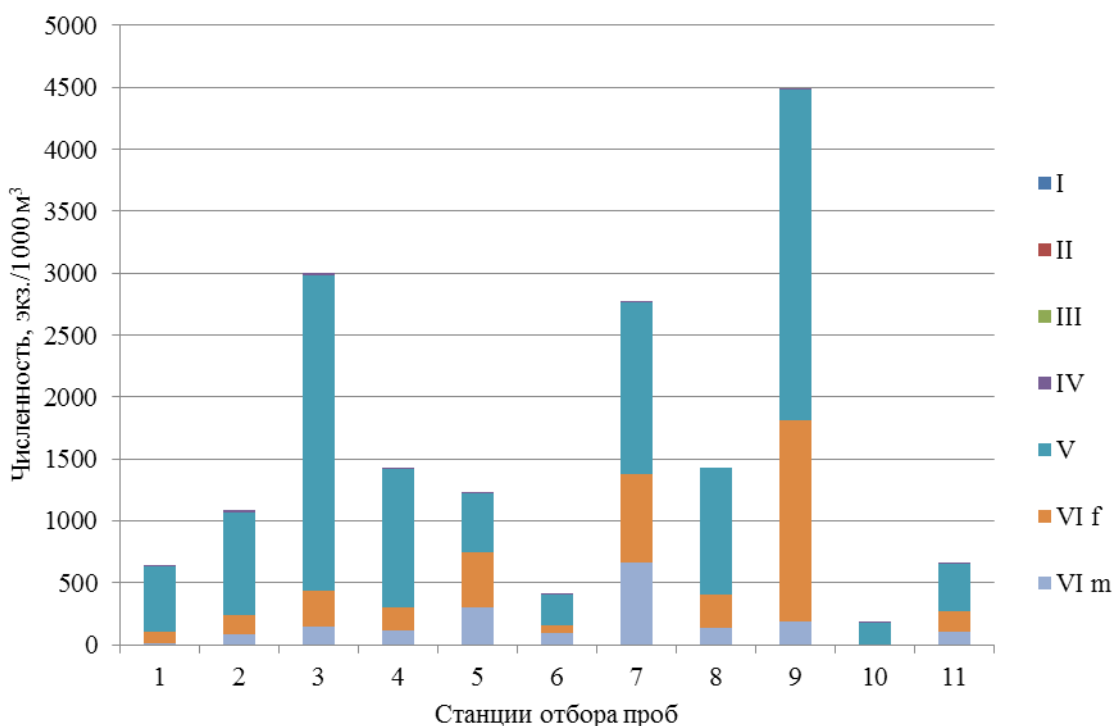


Рисунок 23. Возрастная структура *M. longa* в районе Западный Шпицберген в ноябре-декабре 2012 г.

Возрастная структура *C. glacialis* состояла из IV и V копеподит, а также из половозрелых самцов и самок. Преобладали рачки V стадии (рис. 24). Их средние концентрации по району составляли 179 экз./1000 м³. Доля от общей численности особей вида — 69,2%. Максимум достигал 1080 экз./1000 м³ или 35,06% от

C. glacialis на станции 4 (76°55'с.ш. 12°35'в.д.) Минимум был отмечен на станции 6 — 20 экз./1000 м³ (0,5%).

C. glacialis IV стадии развития в среднем составлял 57,8 экз./1000 м³ (22,3%). Наблюдалось два пика численности рачков данной стадии: на станции 5 (77°37'с.ш. 10°39'в.д.) — 228 экз./1000 м³ или 7,4% — максимум численности, и на станции 9 — 186 экз./1000 м³ или 6,04%.

Самцы и самки в скоплениях *C. glacialis* были немногочисленны. Самки встречались в количестве от 4 до 48 экз./1000 м³ (0,13-1,56%), со средней численностью 14 экз./1000 м³ (5,39%). Самцы наблюдались в несколько меньших значениях — от 2 до 18 экз./1000 м³ (0,06-0,6%), в среднем составляя 3,17% от общего числа особей вида.

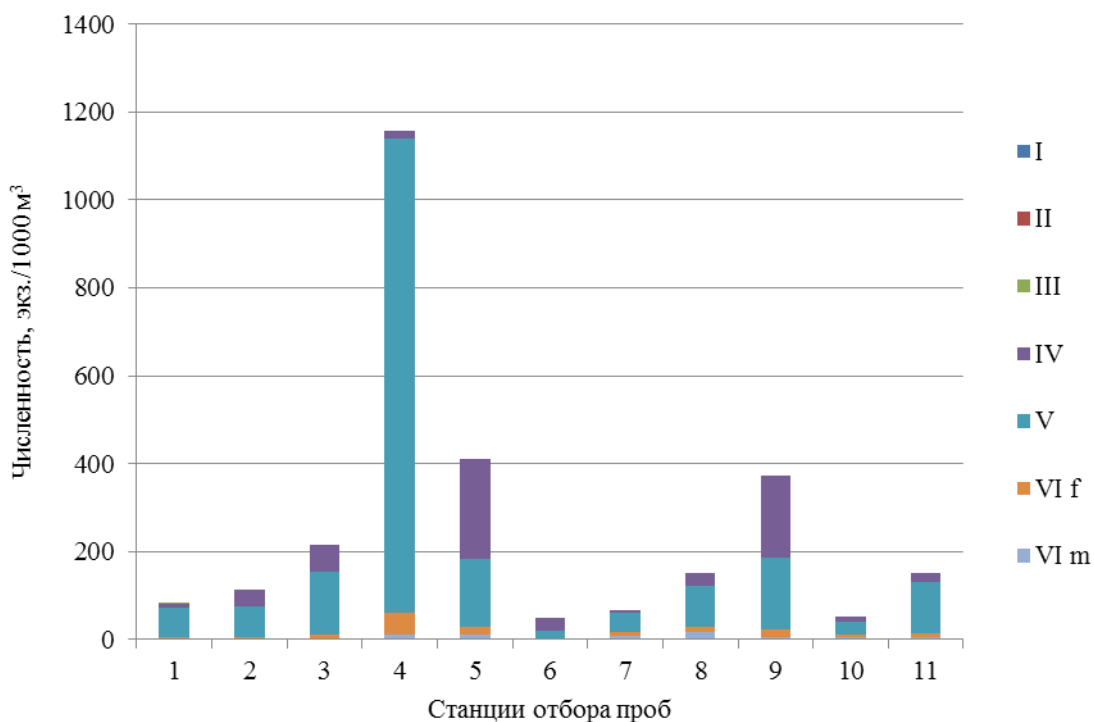


Рисунок 24. Возрастная структура *C. glacialis* в районе Западный Шпицберген в ноябре-декабре 2012 г.

C. hyperboreus в зимний период 2012г. состоял из рачков IV-VI стадий развития. Большинство особей этого вида было представлено IV копеподами (рис. 25). Средняя их численность составляла 145 экз./1000 м³ (77,4%). Максимум был зафиксирован на станции 5 — 1336 экз./1000 м³ (67,8%). Минимальное

значение отмечалось сразу на 3 станциях — 1, 5, 6 и составляло 2 экз./1000 м³ (0,1%).

C. hyperboreus V стадии в среднем составлял 18 экз./1000 м³ (10,0%). Максимум численности был обнаружен на станции 9 — 54 экз./1000 м³ (2,7%). Минимум — 2 экз./1000 м³ (0,1%) — на станции 6.

Количество самок среди *C. hyperboreus* изменялось от 2 до 40 экз./1000 м³ (0,1-2,03%). Встречались они на большей части акватории, исключая 3 станции (1, 3, 6). Максимальная концентрация самок была отмечена на станции 5 — 40 экз./1000 м³ (2,03%). Самцы наблюдались реже и в меньших количествах. Скопления их составляли от 1 до 12 экз./1000 м³ (0,05-0,6%, минимум и максимум соответственно), исключая акватории со станциями 3,4,6,10, где самцы не встречались вообще. Среднее значение численности самцов *C. hyperboreus* составляло 5,6 экз./1000 м³ (2,97%).

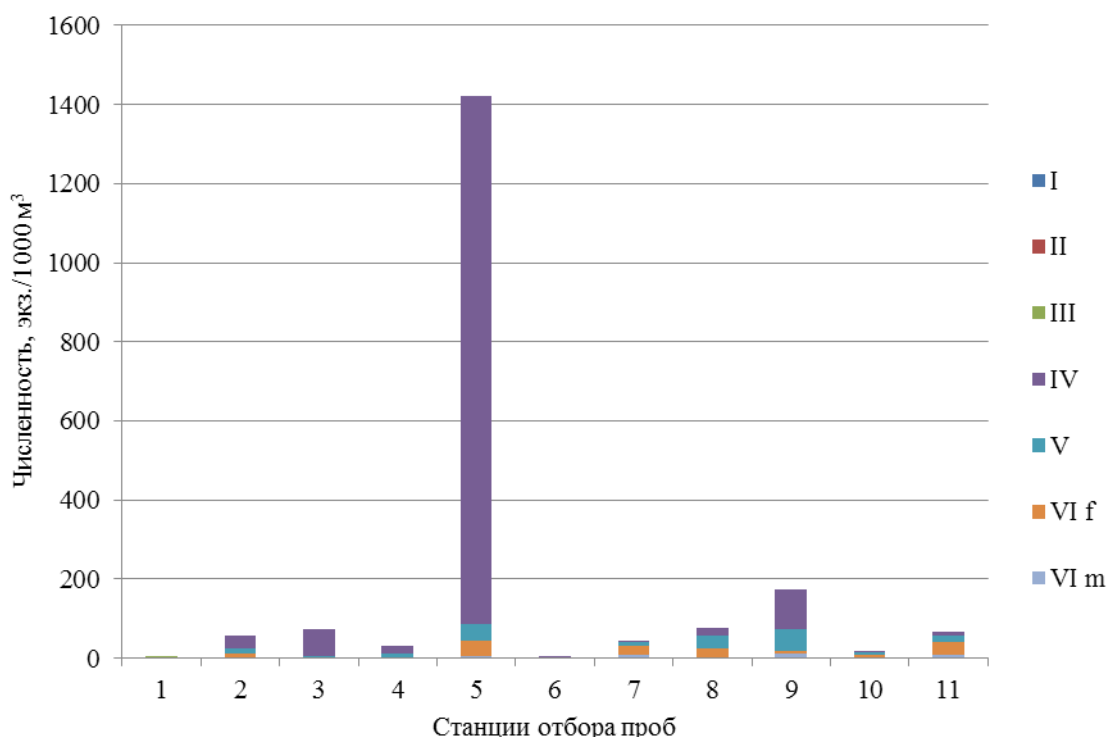


Рисунок 25. Возрастная структура *C. hyperboreus* в районе Западный Шпицберген в ноябре-декабре 2012 г.

Структура *P. norvegica* зимой 2012 г. состояла из копепоид II-VI возрастных стадий (рис. 26).

Основная масса рачков находилась на V стадии развития. Средняя численность копеподитов данной стадии составляла 42,1 экз./1000 м³ (33,02%). Пик численности наблюдался на станции 2 — 102 экз./1000 м³ (10,7%). Минимум отмечался на станции 4 — 2 экз./1000 м³ (0,21%).

Скопления самцов и самок распределялись локализованно. Самки составляли от 5 до 100 экз./1000 м³ (0,5-10,5% — максимум и минимум соответственно), исключая станции 3, 4, 6 и 9. Средняя их концентрация по району составила 52,6 экз./1000 м³ (41,2%). Самцы встречались единично, их присутствие было отмечено лишь на станциях 2, 5, 6, 10, 11.

Численность IV копеподитов в структуре *P. norvegica* составляла в среднем 12 экз./1000 м³ (9,41%). В противоположность самцам и самкам, плотность скоплений которых увеличивалась к северу, концентрации IV копеподитов были высоки на юге района (в среднем 3,7 экз./1000 м³ на станциях 1-2). Максимум их был зафиксирован на станции 2 — 42 экз./1000 м³ (44%). Минимум — 2 экз./1000 м³ (0,2%) — на станции 4.

Рачки III стадии развития встречались на 5 станциях (1, 2, 5, 6, 8) и составляли в среднем 5,8 экз./1000 м³ (4,5%). Максимум отмечался на южной границе района исследований — станции 1 и составлял 11 экз./1000 м³ (1,1%). Минимум — на станции 2 — 2 экз./1000 м³ (0,2%).

Численность копеподит II стадии была минимальной, и доля их была незначительна — 2,8% от общего числа особей вида. Рачки встречались на станциях 1, 6, 8 в среднем составляли 3,6 экз./1000 м³ соответственно.

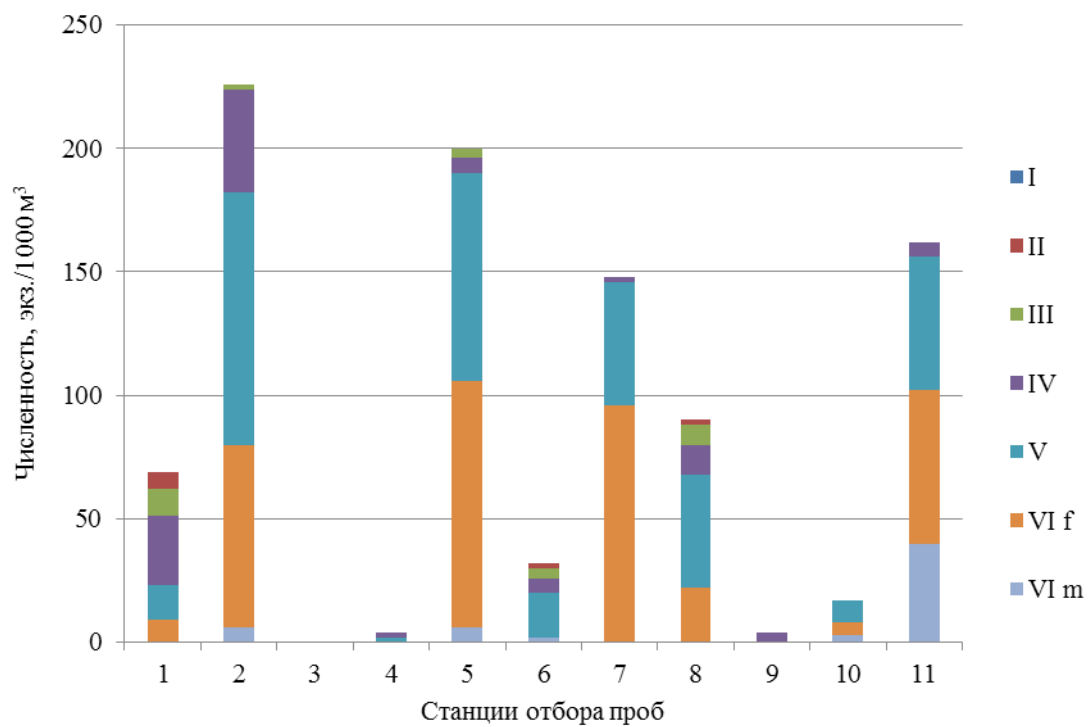


Рисунок 26. Возрастная структура *P. norvegica* в районе Западный Шпицберген в ноябре-декабре 2012 г.

3.5 Видовая и возрастная структура зимующего фонда копепод в Баренцевом море в 2013 г.

Численность. Численность копепод в ноябре-декабре 2013 г. изменялась в диапазоне от 22974 экз./1000 м³ – 0,83% от общего числа мезопланктона (минимальное значение численности) до 68439 экз./1000 м³ – 19,2% (максимальное значение) и в среднем составляла 27525 экз./1000 м³ (рис. 27).

Распределение мезопланктона в 2013 г. также показало доминирование в сообществе *C. finmarchicus*. Минимальные концентрации отмечались на станции 4 (77°01'с.ш. 13°01'в.д.) с глубиной 350 м – 2656 экз./1000 м³ или 0,74% от числа всех особей вида. Максимум был отмечен на станции 5 (77°34'с.ш. 11°39'в.д.) при глубинах 226-233 м и составлял 58171 экз./1000 м³ или 16,21%. Средняя численность его была равна 23062 экз./1000 м³ (83,8%).

Численность *M. longa* изменялась от 82 экз./1000 м³ (0,023%) до 18210 экз./1000 м³ (5,09%). Минимум отмечался на станциях 1 (76°07'с.ш. 16°24'в.д.) и 10 (79°19'с.ш. 09°39'в.д.) с глубинами 350 и 194-196 м соответственно. Максимальный показатель численности зафиксирован на станции 3 (76°30'с.ш. 14°05'в.д.), где глубина достигала 597 м.

В распределении *C. glacialis* минимальная концентрация рачков была отмечена на станции 3 со значением 33 экз./1000 м³ (0,009%) на глубинах 233-226 м. Максимальная численность – на станции 6 (77°45' с.ш. 10°10' в.д.), где составляла 1134 экз./1000 м³ (0,32%), а глубины достигали 450 м.

C. hyperboreus формировал небольшие скопления в южной части района исследований. На 76-77° с.ш. численность его варьировала от 6 до 85 экз./1000 м³ – 0,002-0,024% всех особей вида (станции 1-5). Среднее значение численности *C. hyperboreus* на акватории района исследования составляла 311 экз./1000 м³ – 1,1%. Аналогично предыдущему виду, максимальные концентрации *C. hyperboreus* также отмечались на станции 6 – 1220 экз./1000 м³ (0,34%).

P. norvegica имела минимальную численность на станции 3 – 8 экз./1000 м³ и 0,002% от планктона. Максимальные по плотности концентрации наблюдались на

станции 6 – 290 экз./1000 м³ (0,08%). Среднее значение численности этого рачка зимой 2013 г. равнялось 84,7 экз./1000 м³, что составляло 0,3% от общего числа организмов. Скопления повышенной плотности отмечались на 77-78° с.ш. на станциях 5-8 с различными глубинами. На этих станциях средняя численность вида достигала – 178 экз./1000 м³ (0,05%).

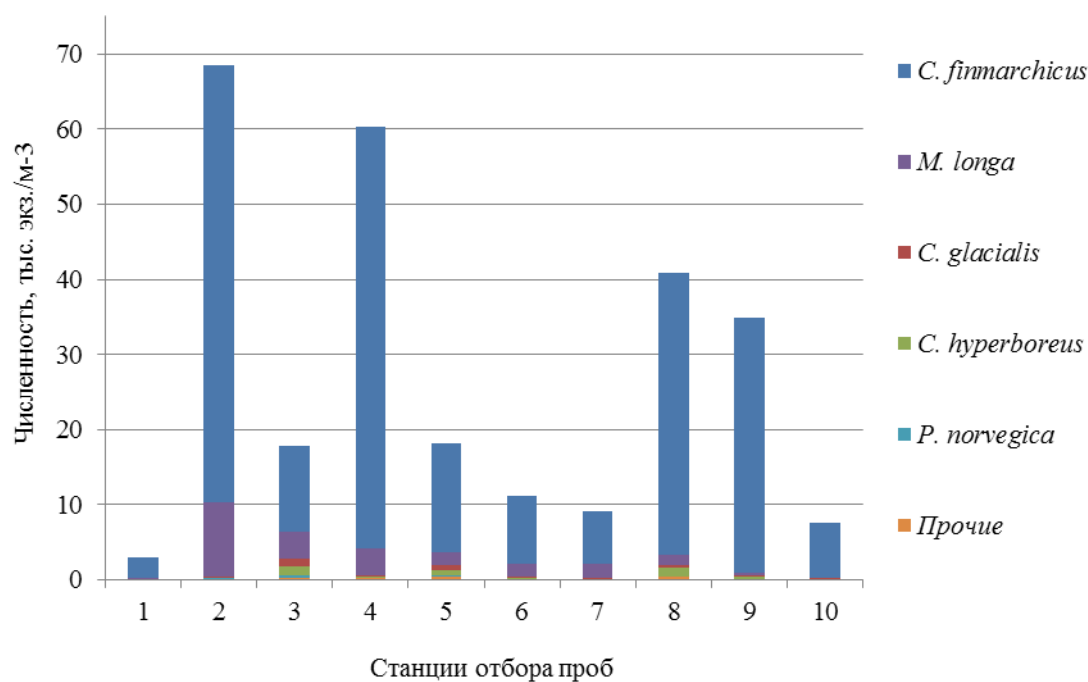


Рисунок 27. Видовая структура зимующего фонда копепод в районе Западного Шпицбергена в ноябре-декабре 2013 г.

Возрастная структура. В 2013г. в популяции *C. finmarchicus* присутствовали рачки III-VI возрастных стадий. Большинство рачков находилось на V стадии развития (рис. 28). Средние их концентрации составляли 24704 экз./1000 м³ — 79,9% всех особей вида. Максимум численности отмечался на станции 6 — 96400 экз./1000 м³ (24,0%). Скопления минимальной плотности были зафиксированы на станции 4 — 2162 экз./1000 м³ (0,54%). IV копеподиты создавали концентрации в среднем 5948 экз./1000 м³ (12,24%). Максимальная плотность их скоплений составляла 28170 экз./1000 м³ (7,01%) на станции 5. Минимальная численность составляла 424 экз./1000 м³ (0,11%) на станции 4.

Самки *C. finmarchicus* в среднем составляли 246 экз./1000 м³ или 0,8% всех особей вида. Максимальные концентрации достигали 1080 экз./1000 м³ (0,29%) на станции 11. Минимальные — 37 экз./1000 м³ (0,01%) — на станции 1.

Распределение самцов было неравномерным. Наибольшие их концентрации были приурочены к южным акваториям со станциями 2 (76°18'с.ш. 14°34'в.д.) и 3 — 26 и 31 экз./1000 м³ соответственно. Среднее значение численности здесь составляло 28,5 экз./1000 м³ (0,01%). На остальной части района Западного Шпицбергена численность самцов колебалась от 2 до 7 экз./1000 м³. На станциях 4, 6, 8, 12 самцов не наблюдалось.

Единично встречались копеподиты III стадии. Они были отмечены лишь на 4 станциях (3, 4, 8, 11) района. Средние их концентрации составляли 16,8 экз./1000 м³ (0,05%).

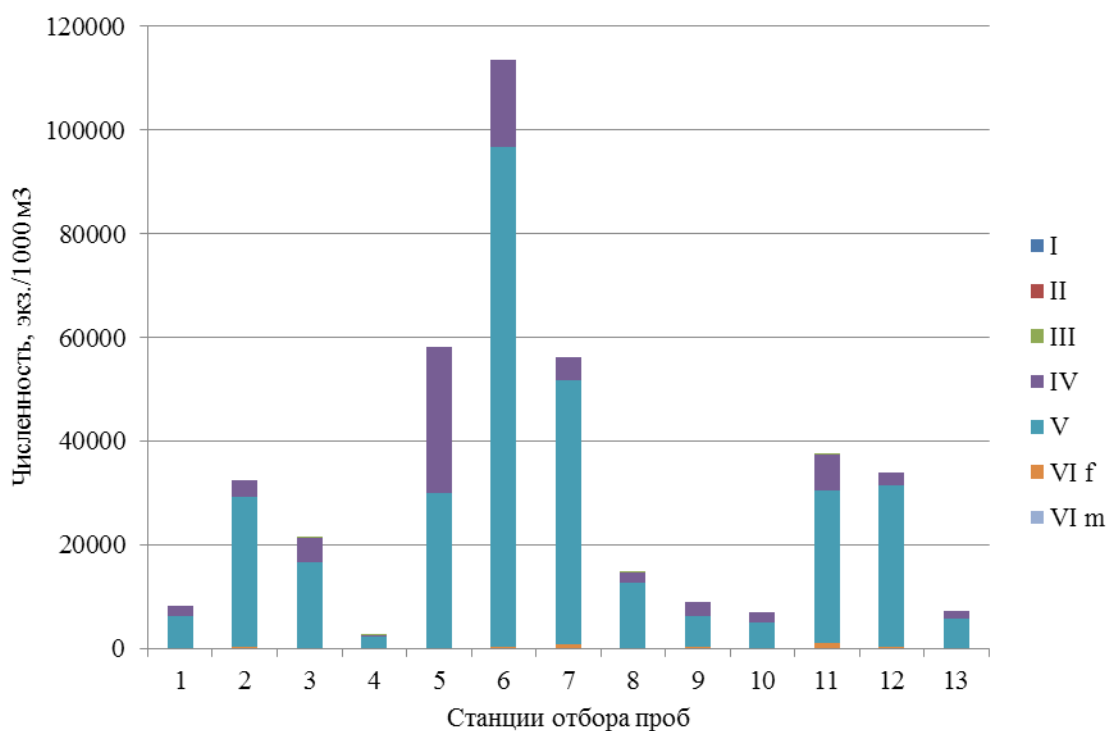


Рисунок 28. Возрастная структура *C. finmarchicus* в районе Западный Шпицберген в ноябре-декабре 2013 г.

M. longa в зимний период пребывала на IV, V и VI стадиях развития. Большая часть рачков была представлена V копеподитами (рис. 29). Численность их колебалась от 32 до 12600 экз./1000 м³ (0,07-26,2%): максимум был отмечен на

станции 3, минимум на севере района, станции 13 (80°21'с.ш. 11°52'в.д.). Среднее значение численности копепоидит данной стадии составляла 2439 экз./1000 м³ (65,6%).

Для копепоидит IV стадии средние значения численности составляли 259 экз./1000 м³ (6,98%) с максимумом 1960 экз./1000 м³ (4,07%) на станции 3. Минимальная концентрация составляла 4 экз./1000 м³ (0,01%) на станции 5.

Половозрелые самки *M. longa* в скоплениях присутствовали в среднем в количестве 698 экз./1000 м³ (18,8%). Заметно выделялись на общем фоне скопления на станциях 2, 3 и 6. Численность самок здесь составляла 1800 экз./1000 м³ — 3,74%, 2400 экз./1000 м³ — 4,99% и 2100 экз./1000 м³ — 4,37% соответственно. Минимум численности был отмечен на станции 13, где составлял 4 экз./1000 м³ (0,01%).

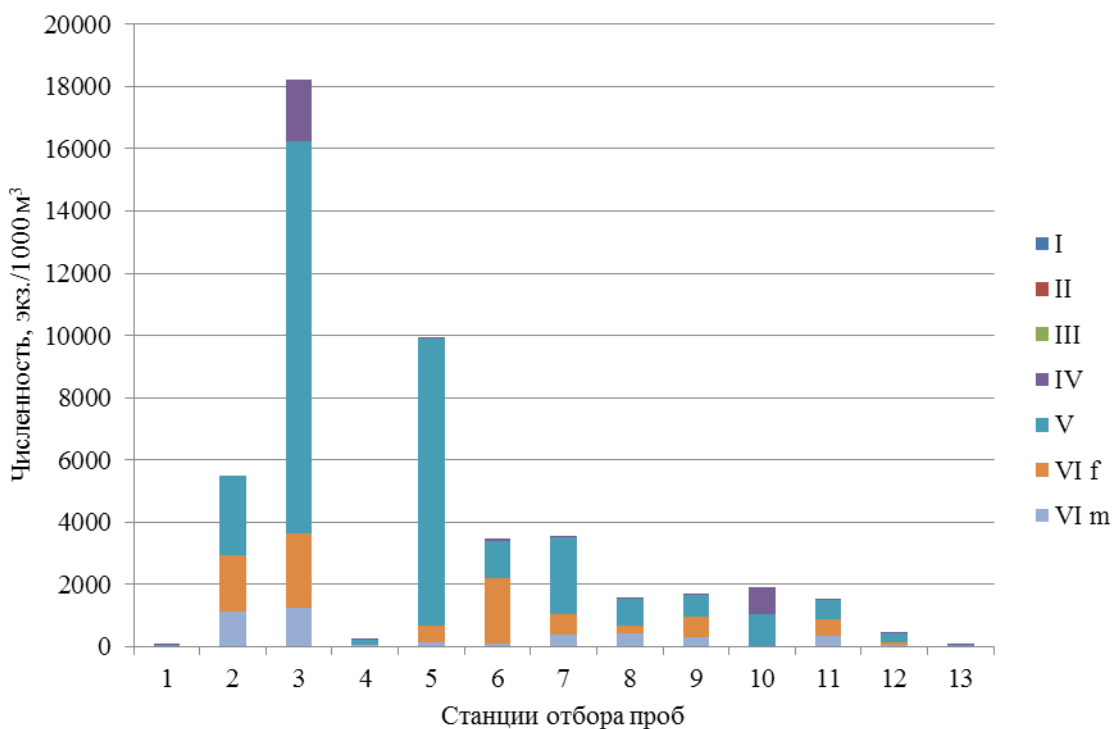


Рисунок 29. Возрастная структура *M. longa* в районе Западный Шпицберген в ноябре-декабре 2013 г.

Среднее значение самцов по району составляло 320 экз./1000 м³ (8,6%). Высокие значения численности также как и для самок приходились на станции 1 и 2. Там они составляли 1120 (2,33%) и 1250 (2,6%) экз./1000 м³ соответственно.

В возрастной структуре *C. glacialis* зимой 2013 г. было отмечено присутствие, помимо рачков IV-VI стадий, копеподитов III стадии развития (рис. 30).

Значительную часть в структуре составил *C. glacialis* V стадии. Численность его варьировала от 24 экз./1000 м³ — 0,75% (станция 3) до 1100 экз./1000 м³ — 34,36% (станция 6). Среднее значение численности по акватории рачков этой стадии составляло 175 экз./1000 м³ или 66,82%.

Велико было и содержание копеподитов IV стадии, которое изменялось в пределах 2-304 экз./1000 м³ (0,06-9,5%): максимум численности отмечался на станции 8, минимальная концентрация — на станции 4. На станциях 3 и 6 самцов *C. glacialis* обнаружено не было.

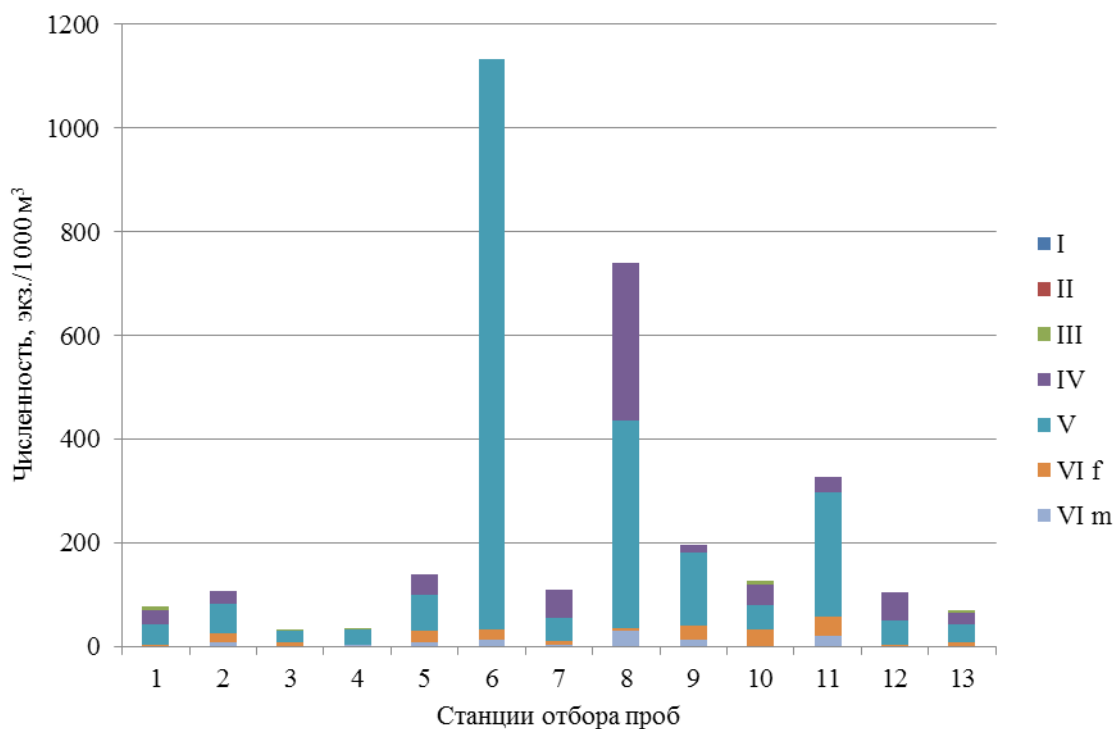


Рисунок 30. Возрастная структура *C. glacialis* в районе Западный Шпицберген в ноябре-декабре 2013 г.

Отмечались представители *C. glacialis* III стадии развития. Количество их было невелико — 2-8 экз./1000 м³ (0,06-0,25%) и встречались они лишь на станциях 1, 3, 4, 10, 13.

В популяции *C. hyperboreus* присутствовали рачки III-VI стадий. Наибольшее количество находилось на IV стадии развития (рис. 31). Их число в скоплениях в среднем составляло 248 экз./1000 м³ (77,65% от всего числа особей вида). Максимальное значение отмечалось на станции 6 — 1080 экз./1000 м³ (26,72%). Минимальные по плотности концентрации наблюдались на станциях 4 и 5 — 2 экз./1000 м³ или 0,05%.

Копеподиты V стадии встречались реже. Их численность изменялась в пределах 2-110 экз./1000 м³ (0,05-2,72%), составляя в среднем по станциям 36,8 экз./1000 м³ (11,5%). Наименьшие значения отмечались на станции 4 (2 экз./1000 м³), максимум был зафиксирован на станции 9 (110 экз./1000 м³) с координатами 79°04'с.ш. 08°22'в.д.

Количество самок изменялось от 1 до 41 экз./1000 м³ (0,02-1,01%). На юге акватории их концентрации были малы. На станциях 1-5 численность в среднем составляла 4 экз./1000 м³ или 0,1% от числа всех особей. На северных участках района средняя плотность скоплений возрастала и составляла 20 экз./1000 м³ (0,5%). Максимум численности наблюдался на станции 6 (41 экз./1000 м³ — 1,01%).

Самцы были немногочисленны. Их значения в скоплениях варьировали от 2 экз./1000 м³ или 0,05% на станции 3 (минимум) до 22 экз./1000 м³ (0,54%) на станции 8 (максимум). На станциях 4, 5 и 6 они не встречались.

Для *C. hyperboreus* была характерна зимовка части копеподит на более ранней, III стадии развития (рис. 31). Присутствие рачков данной стадии в скоплениях вида было несущественно. Они составляли от 2 до 7 экз./1000 м³ (0,05-0,17%), за исключением станции 6, где численность резко возрастала и достигала максимума 34 экз./1000 м³ (1,06%). Среднее значение численности составляло 8,56 экз./1000 м³ (2,67%).

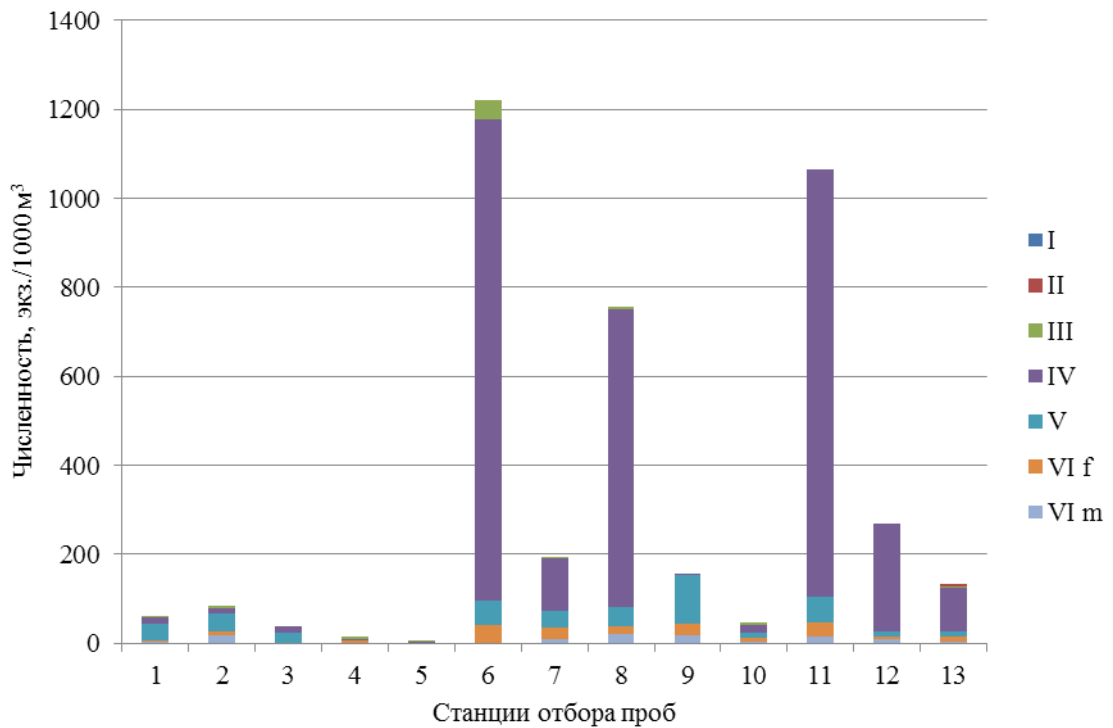


Рисунок 31. Возрастная структура *C. hyperboreus* в районе Западный Шпицберген в ноябре-декабре 2013 г.

P. norvegica встречалась в районе Западного Шпицбергена на III, IV, V и VI возрастных стадиях (рис. 32). Копеподиты V стадии составляли большинство от общего числа особей. В среднем численность их была равна 39 экз./1000 м³ (35,7%). Минимум наблюдался на станции 9 — 2 экз./1000 м³ (0,18%). Максимум — 2 экз./1000 м³ (0,18%) — на станции 6.

Количество самок в скоплениях *P. norvegica* составляло в среднем 39,8 экз./1000 м³ или 36,3%. Наибольшее количество особей наблюдалось на станции 5 — 96 экз./1000 м³ (8,7%). Минимум — 6 экз./1000 м³ (0,5%) — на станции 9. На станциях 3, 4, 12 самки не встречались.

Самцы встречались редко, присутствие их было обнаружено на 78-80° с.ш. на станциях 7, 8, 10 и 11 (79°52'с.ш. 08°53'в.д.) Численность их составляла от 12 до 18 экз./1000 м³ — 1,09-1,63% (минимум и максимум соответственно).

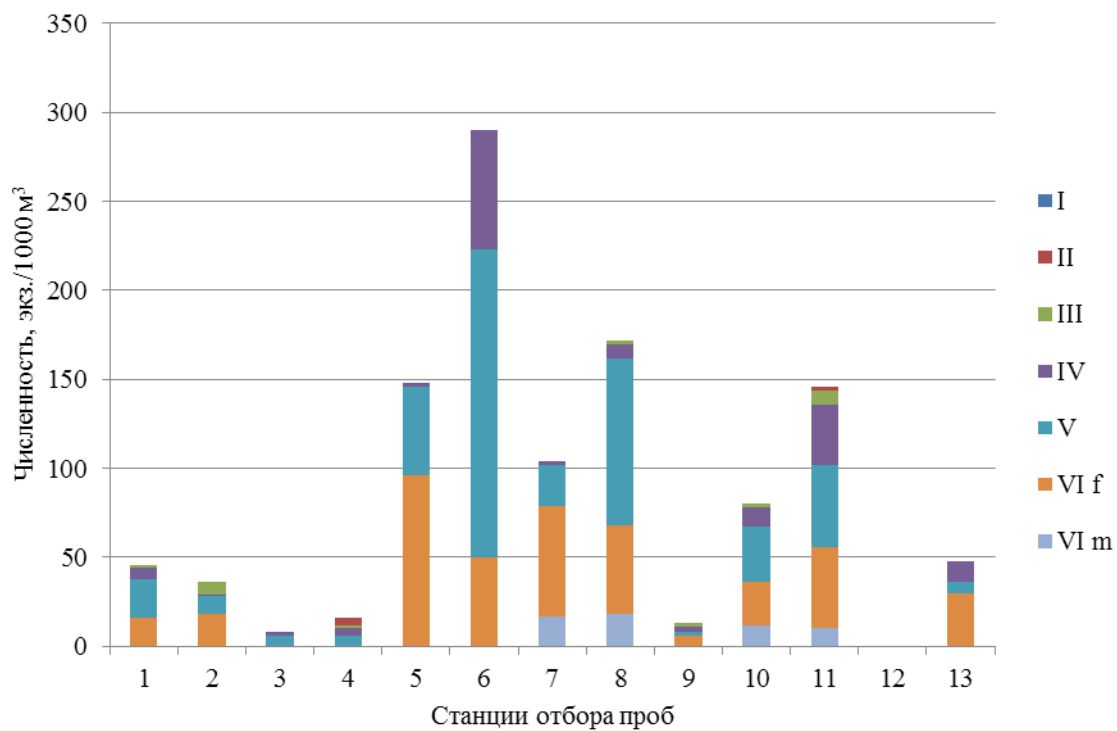


Рисунок 32. Возрастная структура *P. norvegica* в районе Западный Шпицберген в ноябре-декабре 2013 г.

3.6 Основные закономерности распределения зимующего фонда копепод в 2009-2013 гг.

Обобщение и анализ данных зимующего фонда копепод в ноябре-декабре 2009-2013 гг. позволил выявить некоторые закономерности распределения мезопланктона и различных видов в частности.

Численность. В период 2009-2013 гг. прослеживается постепенное уменьшение численности мезопланктонных организмов (рис. 33). Исключение составлял лишь 2010 г., в котором численность зимующего фонда копепод была ниже, чем в последующем, что, однако, не нарушило общую тенденцию снижения численности копепод.

Максимальное среднегодовое значение численности зимующего фонда копепод на протяжении пяти лет наблюдалось в 2009 г. — 107838 экз./1000 м³. Минимум мезопланктонных организмов был отмечен в 2013 г. и составлял 35372 экз./1000 м³.

Характерной особенностью в течение всего периода исследований являлось доминирование тепловодного вида *C. finmarchicus*. Во все годы он составлял от 87,4% (2013 г.) до 94,7% (2012 г.) от общей среднегодовой численности копепод.

Максимум численности этого вида в 2009-2013 гг. наблюдался в южной части района исследований на 76-77° с.ш. В северной части района (77-80°с.ш.) численность его снижалась, что, вероятно, было обусловлено присутствием здесь холодных арктических вод, менее благоприятных для обитания бореального *C. finmarchicus*.

Возрастная структура. Для возрастной структуры популяции *C. finmarchicus* в зимний период исследованных лет было характерно преобладание копеподитов V стадии развития, за исключением 2011 г., когда несколько выше была численность копеподитов IV стадии (39074 против 3740 экз./1000 м³ соответственно). Значения последних также было велико (рис. 34). В то же время встречались и половозрелые особи. Средняя численность самок в рассматриваемые годы была довольно стабильна в пределах

246-440 экз./1000 м³, за исключением 2012 г., когда наблюдалась повышенная численность самок — 1400 экз./1000 м³. Такой рост численности самок в зимний период 2012 г. на акватории Западного Шпицбергена сопровождался появлением в популяции небольшого количества самцов, полностью отсутствовавших в другие годы.

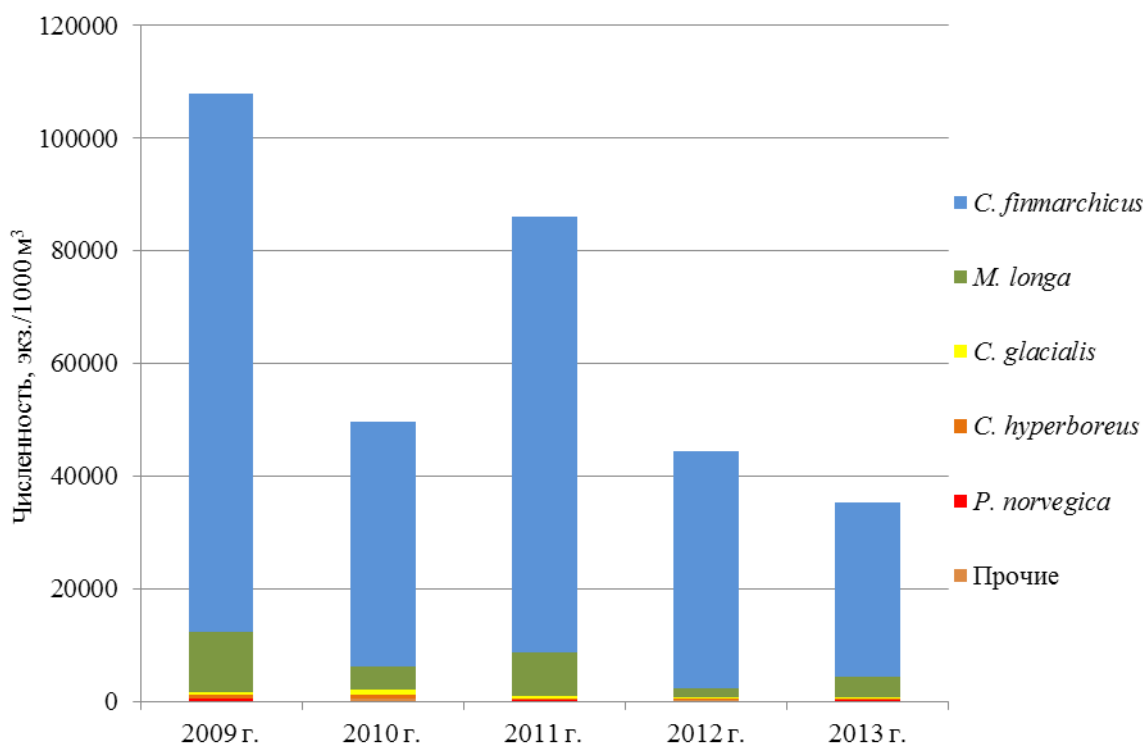


Рисунок 33. Видовая структура зимующего фонда копепод в районе Западного Шпицбергена в ноябре-декабре 2009-2013 гг.

Вторым по численности видом в зимующем фонде был холодноводный *M. longa*. Как и у *C. finmarchicus*, численность *M. longa* была максимальной в 2009 г. — 10528 экз./1000 м³ численности копепод. Минимальная численность этого вида отмечалась в 2012 г. (1576 экз./1000 м³ — 5,3%), что, вероятно, было обусловлено высоким теплосодержанием вод в этом году (Карсаков и др., 2014). Скопления *M. longa* во все годы наблюдались в районе Западного Шпицбергена повсеместно. Минимальные значения численности были приурочены к участкам с глубинами 100-200 м.

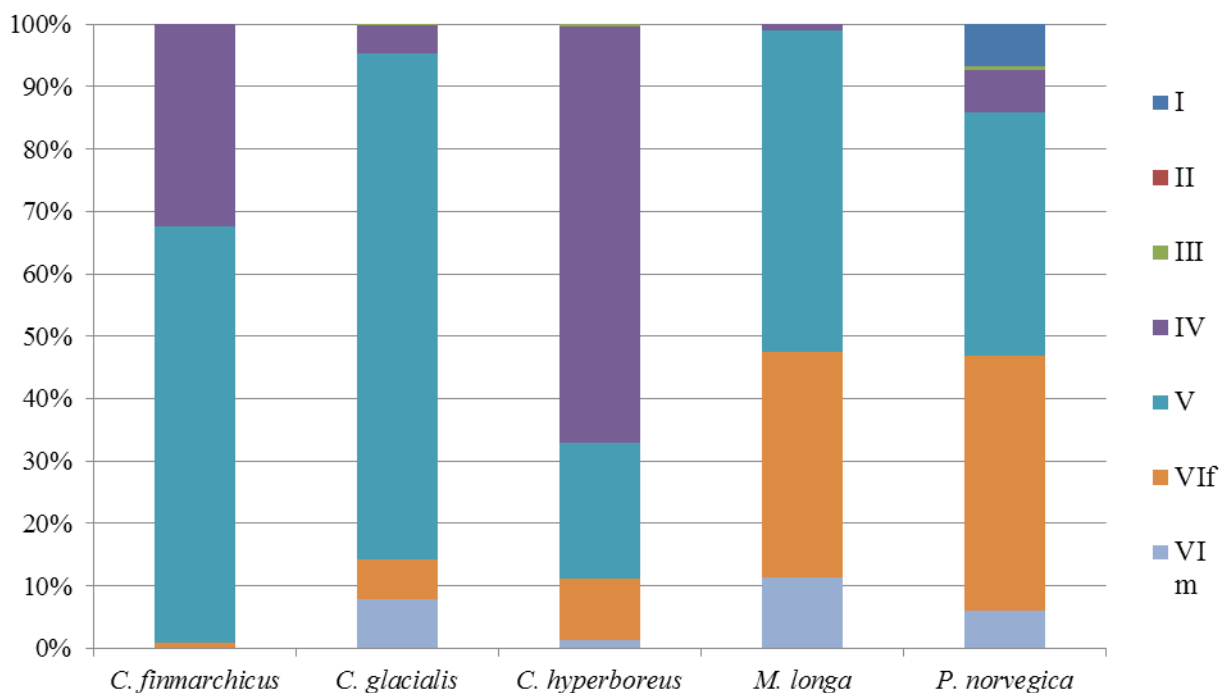


Рисунок 34. Возрастная структура копепод в районе Западный Шпицберген в ноябре-декабре 2009-2013 гг.

Возрастная структура популяции *M. longa* в 2009-2013 гг. была представлена копеподами IV и V стадий, а также половозрелыми самцами и самками. Основу зимующего фонда этого вида, как и у *C. finmarchicus*, составляли рачки V копеподитной стадии. В то же время, значительно более высокая численность самцов и самок на акватории района свидетельствует о более коротких сроках развития *M. longa* по сравнению с *C. finmarchicus*, вследствие чего к периоду начала формирования зимующего фонда значительная доля рачков достигает половозрелости и зимует на последней стадии развития. В 2010 г. в популяции *M. longa* наблюдалось присутствие IV копеподит. В этом году средняя численность IV копеподит на Западном Шпицбергене составляла 18 экз./1000 м³, в то время как в 2011 г. таковые в районе исследования не встречались. В 2012 г. численность этой группы составила 8 экз./1000 м³, а в 2013 г. возросла до 239 экз./1000 м³. Доля копеподитов IV стадии в популяции была обратно пропорциональна численности более старших стадий. Доля копеподитов V стадии была мала при присутствии рачков IV стадии, и, наоборот, при отсутствии IV

копеподитов доля рачков V-VI стадий возрастала, что отражало изменчивость сроков развития *M. longa* в зависимости от температурных условий.

Численность более крупных арктических копепод *C. glacialis* в районе Западного Шпицбергена в 2009-2013 гг. была значительно меньше по сравнению с таковой *C. finmarchicus* и *M. longa*. У этого вида была четко выражена тенденция снижения численности на фоне потепления вод Баренцева моря. Если в 2010 г. его средняя численность была на высоком уровне (800 экз./1000 м³), то в последующие годы численность этого вида резко снизилась — сначала до 431 экз./1000 м³ в 2011 г., а затем до 256 экз./1000 м³ в 2012 г. и 246 экз./1000 м³ в 2013 г. Скопления повышенной плотности наблюдались преимущественно в районах с большими глубинами 300-700 м. Это, вероятно, связано с предпочтением данным видом низких температур воды на значительных глубинах и избеганием прогретых водных масс на мелководьях.

Возрастная структура популяции *C. glacialis* была представлена копеподитами III, IV и V стадий, а также половозрелыми особями.

Основные скопления данного вида были представлены копеподитами на втором году развития – V стадии. Соотношение самцов и самок в разные годы было неодинаково, преобладали всегда самки над самцами (исключая 2010 г.), но встречаемость как тех, так и других в районе исследования также снижалась со временем. Редкая встречаемость половозрелых особей связана с временными рамками развития, согласно которым для данного вида не свойственно зимовать на VI стадии. Однако некоторое присутствие самцов и самок на акватории в зимний период может быть связано с повышенным температурным фоном последних лет и, как следствие, более активным отступлением ледовой кромки, благодаря чему развитие *C. glacialis* начиналось в более ранние сроки. Это подтверждает и постепенное появление в возрастной структуре копеподит III и IV стадий в 2012-2013 гг.

Арктический *C. hyperboreus* на акватории Западного Шпицбергена имел относительно небольшие по плотности скопления. Максимальные концентрации

достигались в 2010 г. (667 экз./1000 м³ в среднем по акватории). Минимальные — 179 экз./1000 м³ в 2012 г.

Особи *C. hyperboreus* принадлежали IV, V и VI стадиям развития. Вместе с тем, для *C. hyperboreus* в 2013 г. было характерно присутствие в пробах рачков III стадии. Наиболее массовые концентрации *C. hyperboreus* обуславливались рачками IV стадии во все рассматриваемые годы. Число половозрелых особей в 2009-2013 гг. было невелико, численность самок, по сравнению с таковой самцов, была выше.

Доля хищной арктической *P. norvegica* была минимальной среди рассмотренных видов во все года. Численность ее также снижалась на протяжении пяти лет. Максимальные концентрации ее скоплений наблюдались в 2009 г., когда средние значения составляли 403 экз./1000 м³. Минимум численности был зафиксирован в 2013 г. и составлял в среднем по району 85 экз./1000 м³.

Возрастная структура *P. norvegica* была самой разнообразной среди наблюдаемых копепод. В период исследования были идентифицированы рачки со II по VI стадию развития. Наличие такого широкого спектра стадий в зимний период связан с длительным жизненным циклом *P. norvegica*. Большинство рачков находилось на V стадии развития. Велико было и количество самцов и самок, первые преобладали над вторыми. Число копеподит IV стадии с каждым годом увеличивалось. А вслед за ними возрастало и количество II и III копеподит, появившихся в 2012 г.

Таким образом, анализ данных за пять лет показал следующую картину. Массовыми видами, встречающимися на акватории Баренцева моря повсеместно и составляющими бóльшую часть биомассы от зимующего фонда мезопланктона, являлись *C. finmarchicus* и *M. longa*. Количество представителей арктических видов *C. glacialis*, *C. hyperboreus* и *P. norvegica* не было столь же велико. Данные арктические виды создавали плотные скопления либо на северных участках акватории, либо в области притока холодных арктических вод. Помимо этого, основные их концентрации приходились на глубоководные участки, что связано с

процессом «сползания» охлаждающихся вод на глубины, увлекающих за собой рачков.

Возрастная структура зимующего фонда неоднородна и в главной степени зависит от циклов развития различных видов копепод. Самым ускоренным темпом развития характеризуется *C. finmarchicus*. Организмы этого вида проходят полный цикл до взрослой половозрелой особи за 1 год. С учетом того, что размножение проходит весной, в формировании зимующего фонда участвуют рачки поздних, IV-V, копеподитных стадий развития, накопивших достаточное количество жировых запасов. Однако изменения среднемноголетних показателей теплосодержания вод способно спровоцировать изменение сроков развития мезопланктонного сообщества. В отличие от *C. finmarchicus*, виды копепод *C. glacialis*, *C. hyperboreus* и *P. norvegica* обладают более длительными сроками развития (2-3 и 3-4 года). В связи с этим особи вида *C. glacialis*, представляющие зимующий фонд, состоят из двух генераций: III-IV и V-VI стадий, обусловленных несколькими годами жизни. Вид *C. hyperboreus*, равно как и *P. norvegica*, с длительным сроком жизненного цикла, присутствуют в зимующем фонде на нескольких стадиях развития, также в зависимости от сроков размножения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные в ходе исследований данные позволяют характеризовать структуру зимующего фонда копепод Баренцева моря. Результаты работы и выявленные закономерности могут использоваться как теоретический материал в изучении зимних сообществ мезопланктона, служить основой для совершенствования методов оценки кормовой базы промысловых рыб, а также в прогнозировании распределения мойвы – ценного объекта промысла Баренцева моря в период ее нагула.

При анализе структуры и распределения копепод зимующего фонда в районе Западного Шпицбергена в 2009-2013 гг. были выявлены следующие характерные особенности.

Массовыми представителями, образующими зимовальные скопления в ноябре-декабре 2009-2013 гг. являлись виды *C. finmarchicus* и *M. longa*.

Схожие между собой по условиям обитания и длительности сроков развития арктические виды *C. glacialis*, *C. hyperboreus* и *P. norvegica* на северо-западе Баренцева моря в зимний период 2009-2013 гг. в сравнении с *C. finmarchicus* и *M. longa* имели меньшую численность. Данным видам свойственно обитание в водных массах с более низкими температурами. Присутствие значительного объема теплых атлантических вод в этом районе за счет системы течений исключает широкое распространение и высокие концентрации этих видов. Эти виды являются индикаторами арктических вод, и встречаемость их говорит о присутствии холодных водных масс.

Большое значение в распределении копепод играют океанографические особенности Баренцева моря: наличие теплых атлантических и холодных арктических течений, разнородный рельеф дна, температура вод, расположение ледовой кромки. Помимо этого, численность копепод зимующего фонда в разные годы зависит от формирования биомасс мезопланктеров в предзимние сезоны. Концентрации могут варьировать в зависимости от миграций и распределения популяций видов-планктофагов, от фактора приноса рачков с других бассейнов, с

которыми имеется сообщение у Баренцева моря. При совместном рассмотрении данных о распределении мезопланктона в местах скоплений промысловых видов-планктофагов возможны исследования, результаты которых могут быть использованы при прогнозировании численности ценных видов рыб, а также в установлении квот на их вылов. В дальнейшем, планируется расширить настоящую работу в направлении данных исследований.

ВЫВОДЫ

1. В зимующем фонде копепод в северо-западной части Баренцева моря в ноябре-декабре 2009-2013 гг. встречались представители 11 видов: *Calanus finmarchicus*, *C. glacialis*, *C. hyperboreus*, *Chiridius obtusifrons*, *Gaidius tenuispinus*, *Heterorhabdus norvegicus*, *Metridia longa*, *M. lucens*, *Oithona atlantica*, *Pareuchaeta norvegica*, *Pleuromamma robusta* и *Pseudocalanus* sp. Основу зимующего фонда копепод составляли бореальный интерзональный вид *C. finmarchicus*, а также арктические виды *M. longa*, *C. glacialis*, *C. hyperboreus* и *P. norvegica*.

2. Наибольшая численность во все годы отмечалась у *C. finmarchicus*. Доля этого вида в 2009-2013 гг. составляла от 84 до 92% от общего числа копепод. Следующим по массовости был вид *M. longa*, составляющий от 5,3 до 13,4%. Количество *C. glacialis*, *C. hyperboreus* и *P. norvegica* было сравнительно невелико — их численность составляла 0,9-1,6, 0,3-1,3 и 0,2-0,4% от общего числа организмов.

3. Возрастная структура копепод в ноябре-декабре 2009-2013 гг. состояла из рачков II-VI копеподитных стадий. Основу численности составляли рачки более поздних IV-VI стадий. Количество копеподит II и III стадий в сравнении с более поздними было крайне мало. Полученный результат согласуется с литературными данными о том, что зимовка копепод проходит на IV-VI стадиях развития.

4. Для *C. finmarchicus* было характерно преобладание копеподитов V стадии развития (средняя доля от всех особей вида — 66,9%). В значительных количествах в популяции этого вида встречались копеподиты IV стадии (31,9%). В то же время встречались и половозрелые особи, однако на них приходилась меньшая доля в популяции — 1,07% (1,06% — самки; 0,01% — самцы).

Основу популяции *M. longa* составляли рачки V копеподитной стадии (52,3%). Следующими по численности отмечались половозрелые особи — 45,8% (34,31% — самки; 11,46% — самцы). Меньшую долю составляли IV копеподиты (1,92%).

В популяции *C. glacialis* большинство составляли рачки V копепоидитной стадии (64,0%), далее следовала доля половозрелых особей — 25,6% (15,1% — самки; 10,5% — самцы). Меньшинство представляли копепоидиты IV стадии (10,4%).

Наибольшее количество *C. hyperboreus* находилось на IV стадии развития (45,4%). Велика была доля V копепоидит (34,9%). Половозрелые особи были немногочисленны — 18,2% (9,8% — самцы; 8,5% — самки). Минимум составляли копепоидиты III стадии (1,5%).

В популяции *P. norvegica* половозрелые особи составляли большинство — 51,2% (42,6% — самки; 8,6% — самцы). Далее следовали копепоидиты V (37,1%), IV (7,7%) и III (2,1%) стадий. Минимальным было количество копепоидитов II стадии (1,8%).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Арашкевич, Е. Г. К вопросу о жизненной стратегии растительоядных копепод : физиология и биохимический состав зимующего фонда *Calanus glacialis* в условиях голодания /Е. Г. Арашкевич, К.Н. Кособокова // Океанология. – 1988. - Т. 28, В. 4. - С. 657-662.

2. Бойцов, В. Д. Гидрометеорологические факторы и колебания численности молоди трески и эвфаузиид Баренцева моря : автореф. дис. ... канд. географ. наук / В. Д. Бойцов. - Л. : ЛГМИ, 1990. - 24 с.

3. Болдовский, Г. В. Пища и питание сельдей Баренцева моря / Г. В. Болдовский // Труды ПИНРО. – 1941. - Вып. 7. – С. 219-286.

4. Виноградов, М. Е. Вертикальное распределение океанического зоопланктона / М. Е. Виноградов. - М.: Наука, 1968. – 320 с.

5. Дробышева, С. С. Некоторые черты вертикальной структуры планктонных сообществ Северной Атлантики / С. С. Дробышева, А. В. Коптев // Рыбохозяйственные исследования планктона : сб. науч. тр. Ч.1. Океан, краевые моря. - М. : ВНИРО , 1991. – С. 43-52. – Библиогр.: с. 51-52

6. Зубов, Н. Н. Морская вода и льды / Н. Н. Зубов. - Л. : Гидрометеиздат, 1938. - 447 с.

7. Иванова, С. С. Зоопланктон губы Чупа / С. С. Иванова // Материалы по комплексному изучению Белого моря. - М. : Л., 1963. - Вып. 2. - С. 17-31

8. Изучение экосистем рыбохозяйственных водоемов, сбор и обработка данных о водных биологических ресурсах, техника и технология их добычи и переработки / Госкомрыболовство России. - 2004 - Вып. 1: Инструкции и методические рекомендации по сбору и обработке биологической информации в морях Европейского Севера и Северной Атлантики / ПИНРО; сост. М. С.

Шевелев, Ю. И. Бакай, С. М. Готовцев [и др.]. - 2-е изд., испр. и доп. - 2004. - С. 62-65.

9. Камшилов, М. М. Материалы по биологии *Calanus finmarchicus* Gunner Баренцева и Белого морей / М. М. Камшилов // Труды Мурманской биологической станции АН СССР. - 1950. – С. 62-68.

10. Карельская, А. Г. Сезонная изменчивость некоторых гидролого-гидрохимических показателей поровых вод баренцевоморской литорали / И. Я. Агарова, А. Г. Карельская // Океанология, 1979 - Т. 19. - Вып.2. - С. 250-257.

11. Кашкин, Н. И. О приспособительном значении сезонных миграций *Calanus finmarchicus* (Gunnerus, 1970) / Н. И. Кашкин // Зоологический журнал. - 1962. – Т. 61. – Вып. 3. – С. 342-357.

12. Кленова, М. В. Геология Баренцева моря / М. В. Кленова. - М. : Мир, 1974. – 366 с.

13. Косарев, А. Н. Моря / А. Н. Косарев, Б. С. Залогин. – М.: Мысль, 1999. – 400 с.

14. Кособокова, К. Н. Биология арктической копеподы *Calanus glacialis* в Белом море / К. Н. Кособокова, Н. М. Перцова // Биологический мониторинг прибрежных вод Белого моря. - М.: ИО РАН СССР, 1990. - С. 57-71.

15. Кособокова, К. Н. Зоопланктон глубоководной части Белого моря в конце гидрологической зимы / К. Н. Кособокова, Н. М. Перцова // Океанология. – 2005. – Т. 45 - Вып. 6. – С. 806-878.

16. Кособокова, К. Н. Комплексные океанографические исследования в Белом море в апреле 2003 г. / К. Н. Кособокова, А.Н. Пантюлин, А. Рахор, Т.Н. Ратькова, В.П. Шевченко, А.И. Агатова [и др.] // Океанология. – 2004. - Т. 44, - Вып. 2. - С.313-320.

17. **Линко, А. К.** Планктон близ Западного Мурмана в связи с состоянием промысла в 1906 г. / А. К. Линко. – СПб.: [б. и.], 1970. – 145 с.
18. **Мантейфель, Б. П.** Вертикальные миграции морских организмов / Б. П. Мантейфель // Труды ин-та морфол. животн. АН СССР. - 1960. – Вып. 13. – С. 62-117.
19. **Мантейфель, Б. П.** Планктон и сельдь в Баренцевом море / Б. П. Мантейфель // Труды ПИНРО. - 1941. – Вып. 7. – С. 125-218.
20. **Матишов, Г. Г.** Геоморфология дна и проблемы плейстоценового оледенения Баренцевоморского шельфа / Г. Г. Матишов // Геоморфология. – 1977. - Вып. 2. - С. 91-98.
21. **Нестерова, В. Н.** Зоопланктон : экосистема Карского моря / Нестерова В. Н., Орлова Э. Л. ; под.ред. Б. Ф. Прищепы. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2008. – С. 106-123.
22. Определители по фауне СССР: в 173 т. - М.; Л.: ЗИН АН СССР, 1983. - Т. 1. Веслоногие ракообразные (Copepoda:Calanoida) морей СССР и сопредельных вод / К. А. Бродский, Н. В. Вышкварцева, М. С. Кос, Е.Л. Мархасева. - 458 с.
23. Определитель фауны и флоры северных морей СССР / Под ред. Н. С. Гаевской. – М.: Советская Наука, 1948. – 739 с.
24. **Пастернак, А. Ф.** Эколого-физиологические основы формирования жизненных циклов планктонных копепод высоких широт: автореф. дис. ... д.-ра биол. наук / А. Ф. Пастернак. – М., 2010. – 50 с.
25. **Перцова, Н. М.** Жизненные циклы массовых видов копепод планктона Белого моря: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Н. М. Перцова. – М.: [б. и.], 1984. – 22 с.

26. Перцова, Н. М. Зоопланктон пролива Великая Салма (Белое море) в связи с особенностями гидрологического режима в 1966 году / Н. М. Перцова, М. И. Сахарова // Океанология. – 1967. - Т. 7, Вып. 6. - С.1068-1075.

27. Перцова, Н. М. Количество генераций и их продолжительность у *Pseudocalanus elongatus* Voeck (Copepoda, Calanoida) в Белом море / Н. М. Перцова // Зоологический журнал. – 1981. - Т. 60, Вып. 5. - С. 673-684.

28. Перцова, Н. М. Особенности развития зоопланктона в прибрежных районах Кандалакшского залива (Великая Салма) в 1966–1967 гг. / Перцова Н. М., Сахарова М. И. // Тр. Беломорской биостанции МГУ. - 1970. - Т. 3. - С. 22–33.

29. Перцова, Н. М. Распределение и жизненный цикл *Metridia longa* Lubbock в Белом море / Н. М. Перцова // Биология Белого моря : сборник трудов Беломорской биологической станции. - М.: Изд-во МГУ, 1974. - С.14-31.

30. Перцова, Н. М. Состав и динамика биомассы зоопланктона пролива Великая Салма Белого моря / Н. М. Перцова // Биология Белого моря : сборник трудов Беломорской биологической станции. Т. 1. - М.: Изд-во МГУ, 1962. - С. 35-50.

31. Планктон и его использование промысловыми рыбами Баренцева и Норвежского морей / Э.Л. Орлова, В.Н. Нестерова, И.П. Прокопчук [и др.] // Материалы отчетной сессии ПИНРО, посвященной 85-летию института. – Мурманск : Изд-во ПИНРО, 2007. – С. 59-80.

32. Прыгункова, Р. В. Некоторые особенности сезонного развития зоопланктона губы Чупа Белого моря / Р. В. Прыгункова // Сезонные явления в жизни Белого и Баренцева морей. – Л., 1974. - С.4-55.

33. Прыгункова, Р. В. Об исследованиях зоопланктона на ББС ЗИН АН СССР/ Р. В. Прыгункова // Гидробиологические и ихтиологические исследования на Белом море. - Л, 1987. - С. 14-23.

- 34. Прыгункова, Р. В.** Пространственно-временные изменения структуры и количества зоопланктона Кандалакшского залива Белого моря в летний период / Р. В. Прыгункова // Труды ЗИН АН СССР. – Л., 1987. - С.34-36.
- 35. Прыгункова, Р. В.** Сезонные и годовые изменения зоопланктона губы Чупа Белого моря : автореф. дис. канд. биол. наук / Р. В. Прыгункова. - Л.: [б. и.], 1970. - 24 с.
- 36. Прыгункова, Р. В.** Цикл развития *Calanus* (*Calanus glacialis* Jashnov) в Белом море / Р. В. Прыгункова // Докл. АН СССР. - 1968. - Т. 182. - С. 1447-1450.
- 37. Цехоцкая, Л. К.** Особенности гидрохимического режима водных масс Баренцева моря / Л. К. Цехоцкая. – М.: АтлантНИРО, 1981. – с. 243-259
- 38. Яшнов, В. А.** Водные массы и планктон. I. Виды –*Calanus finmarchicus* как индикаторы определенных водных масс // Зоологический журнал. - 1961. - Т. 40, - Вып. 9. - С. 1314-1334.
- 39. Boitsov, V. D.** Atlantic water temperature and climate in the Barents Sea, 2000-2009 / V.D. Boitsov, A.L. Karsakov, A.G. Trofimov // ICES Journal of Marine Science. – 2012. – Vol. 69. – P. 833-840.
- 40. Falk-Petersen, S.** Lipids, life strategy and trophic relationships of *Calanus hyperboreus*, *C. glacialis* and *C. finmarchicus* in the Arctic / S. Falk-Petersen, P. Mayzaud, G. Kattner // Mar. Biol. Res. – 2009. –Vol. 5, no. 1. – P. 18-39.
- 41. Halvorsen, E.** Habitat selection of overwintering *Calanus finmarchicus* in the NE Norwegian Sea and shelf waters off Northern Norway in 2000–02 / E. Halvorsen, K.S. Tande, A. Edvardsen, D. Slagstad, O.P. Pedersen // Fisheries Oceanogr. – 2003. – Vol. 12. – P. 339–351.
- 42. Heath, M.** Comparative ecology of over-wintering *Calanus finmarchicus* in the northern North Atlantic, and implications for life-cycle patterns / M.R. Heath, P.R. Boyle, A. Gislason, W.S.C. Gurney, S.J. Hay, E.J.H. Head, S. Holmes, A. Ingvarsdóttir,

S.H. Jónasdóttir, P. Lindeque, R.T. Pollard, J. Rasmussen, K. Richards, K. Richardson, G. Smerdon, D. Speirs, // ICES Journal of Marine Science. – 2004. – Vol. 61. – P. 698–708.

43. Heath, M. The ascent migration of *Calanus finmarchicus* from the overwintering depths in the Faroe-Shetland Channel / M. Heath // Fisheries Oceanogr. – 1999. – Vol. 8. – P. 84-99.

44. Hirche, H. J. Winter studies on zooplankton in Arctic seas: the Storfjord (Svalbard) and adjacent ice-covered Barents Sea / H.J. Hirche, K.N. Kosobokova // Mar. Biol. – 2011. – Vol. 158. – P. 2359-2376.

45. Pasternak, A. Seasonal changes in feeding, gonad development and lipid stores in *Calanus finmarchicus* and *C. hyperboreus* from Malangen, northern Norway / A. Pasternak, E. Arashkevich, K. Tande, T. Falkenhaus // Mar. Biol. – 2001. – Vol. 138. – P. 1141– 1152.

46. Rabindranath, A. Seasonal and diel vertical migration of zooplankton in the High Arctic during the autumn midnight sun of 2008 / MARINE BIODIVERSITY UNDER CHANGE [Электронный ресурс] / A. Rabindranath, M. Daase, S. Falk-Petersen, A. Wold, M. I. Wallace, J. Berge, A. S. Brierley. – Tromsø, 2010. – 156 P.
Режим доступа:

https://www.standrews.ac.uk/~perg/Rabindranath_et_al_Mar_Biodiv_2010.pdf

47. Slagstad, D. Structure and resilience of overwintering habitats of *Calanus finmarchicus* in the Eastern Norwegian Sea / D. Slagstad, K. Tande // Deep-Sea Res. II. – 2007. – Vol. 54. – P. 2702-2715.

48. Tande, K. S. Ecological investigations on the zooplankton community in Balsfjorden, northern Norway: the genital system in *Calanus finmarchicus* and the role of gonad development in overwintering strategy / K.S. Tande, C.C.E. Hopkins // Mar. Biol. – 1981. – Vol. 63. – P. 159-164.