

ГОДОВОЙ ПРОДУКЦИОННЫЙ ЦИКЛ ЗООПЛАНКТОНА В ЮЖНОЙ ЧАСТИ БАРЕНЦЕВА МОРЯ

канд. биол. наук В.Г. ДВОРЕЦКИЙ, канд. биол. наук А.Г. ДВОРЕЦКИЙ

Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН (ММБИ КНЦ РАН), г. Мурманск,
e-mail: vdvoretzkiy@mmbi.info

ВВЕДЕНИЕ

Зоопланктон представляет собой ключевой компонент пелагических морских экосистем, который связывает первичных продуцентов (фитопланктон) с более высокими трофическими уровнями (Богоров, 1974; Виноградов, Шушкина, 1987). В Баренцевом море зоопланктон формирует основу кормовой базы личинок наиболее ценных промысловых рыб (треска и пикша), а также молоди и взрослых особей мойвы и сельди (Тимофеев, 2000).

Зоопланктонные сообщества Баренцева моря являются объектом пристального внимания на протяжении более 100 лет (Планктон..., 1997; Тимофеев, 2000). За этот период накоплен обширный массив данных о составе, распределении, вертикальных миграциях и биологии массовых видов. В то же время, некоторые аспекты функционирования баренцевоморских сообществ зоопланктона остаются мало исследованными. В частности, это касается оценок продукции на протяжении года. Ранее для прибрежной зоны Восточного Мурмана были получены данные о годовом цикле обилия и биомассы зоопланктона, проведена оценка годовой продукции массового вида *Calanus finmarchicus* (Камшилов, 1955, 1958; Зеликман, Камшилов, 1960). Для Белого моря имеется информация о сезонном развитии массовых планктонных ракообразных и годовой динамике их обилия (Прыгункова, 1967, 1974).

Для точных расчетов продукции водных биоценозов необходимо детально знать основные черты репродуктивной биологии массовых видов, что требует проведения трудоемких и длительных экспериментов (Методы..., 1968). Для приблизительных оценок часто используют данные о биомассе и внешних характеристиках среды (температура воды, кормовые условия). Именно такой подход может использоваться для расчетов продукции, если для анализа привлекаются архивные материалы. Указанная методика довольно широко применяется в современных исследованиях продукционных циклов зоопланктона в различных районах Мирового океана (напр., Ara, Hiromi, 2007; Madsen et al., 2008).

Целью работы было изучение сезонной динамики состава, численности, биомассы и потенциальной суточной продукции зоопланктонного сообщества в южной части Баренцева моря.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В качестве материала были использованы архивные данные лаборатории планктона ММБИ, полученные в 1952–1959 гг. в прибрежной зоне Восточного Мурмана (рис. 1). Помимо этого использованы данные, полученные в ходе комплексных экспедиций ММБИ в 2001, 2004–2011 гг. в южной части Баренцева моря и Кольском заливе (табл. 1), районах, где представлена одна водная масса – мурманские прибрежные воды (Комплексные..., 2011).



Рис. 1. Карта отбора проб зоопланктона в Баренцевом море.

Таблица 1

Объем проанализированного материала

Район	Период отбора проб	Число станций	Число проб
Восточный Мурман*	05/10/1952–03/12/1958	165	1986
Баренцево море	06/07/2001–18/07/2001	45	90
Баренцево море	13/06/2004–18/07/2004	8	10
Кольский залив	17.06.2004	3	9
Кольский залив	12.05.2005	3	9
Кольский залив	12/12/2004–23/07/2005	1	56
Баренцево море	06/07/2005–13/07/2005	5	5
Кольский залив	04/08/2005–05/08/2005	1	18
Кольский залив	22/12/2005–23/12/2005	1	12
Кольский залив	12/09/2005–16/09/2005	10	10
Кольский залив	08/07/2006–12/07/2006	10	10
Баренцево море	16/08/2006–01/09/2006	10	10
Баренцево море	01/03/2007–05/03/2007	8	12
Баренцево море	28/05/2007–03/06/2007	6	10
Баренцево море	19/08/2007–03/09/2007	8	8
Баренцево море	31/07/2007–06/08/2007	13	13
Баренцево море	30/09/2007–06/10/2007	12	12
Баренцево море	24/07/2008–01/08/2008	14	18
Баренцево море	29/07/2009–20/08/2009	10	10
Баренцево море	19/08/2010–30/08/2010	8	8
Баренцево море	10/11/2010–01/12/2010	9	9
Кольский залив	13.12.2010	1	3
Баренцево море	05/07/2011–14/07/2011	1	43
Баренцево море	15/08/2011–22/08/2011	13	13
Всего		365	2384

Примечание. * — архивные данные ММБИ.

Орудие лова во всех случаях была сеть Джеди (диаметр входного отверстия 38 см, размер ячеей фильтрующего полотна 168 мкм). Численность (в экз./м³) рассчитывали для всего слоя облова от дна до поверхности. На большинстве станций глубины не превышали 50–100 м, по этой причине мы полагаем, что сопоставление мелководных и более глубоководных станций можно считать корректным. В 2001 и 2004–2011 гг. данные по температуре получены с использованием зонда SBE 19plus SEACAT CTD. Для 1950-х гг. океанологические данные получены из опубликованных источников (Matishov et al., 2004).

В прибрежной зоне в течение летнего-осеннего периодов выражена температурная стратификация (Matishov et al., 2004). Как правило, при глубинах более 100–150 м лов зоопланктона ведут в разных слоях (Тимофеев, 1997), т.к. там разная температура, однако зоопланктон совершает вертикальные миграции, что делает практически невозможным учет данного фактора в расчетах продукции. По этой причине в расчетах нами использована средняя температура воды и данные по тотальным ловам. Таким образом, полученные ниже величины отражают приблизительную оценку сезонной продукции зоопланктонного сообщества.

Обработку проб проводили в лаборатории по стандартной методике. Биомассу кормового зоопланктона (ракообразные, птероподы, щетинкочелюстные, аппендикулярии) рассчитывали по стандартным таблицам (Richter, 1994), размерно-весовым зависимостям (Зависимость..., 1989) или номограммам. Полученные величины были выражены в мг сухой массы на 1 м³ с использованием соотношения (Виноградов, Шушкина, 1987): 1 мг сырой массы = 0,16 мг сухой массы = 0,064 мг углеродной массы.

Расчет продукции вели по опубликованной ранее методике (Дворецкий, 2012). Суточные величины продукции (мг сухой массы/м³ в сутки) ювенильных стадий копепоид рассчитывали по уравнению: $P = B \cdot g$, где g — скорость роста (в сутки). Для веслоногих рачков этот показатель вычисляли по уравнению (Hirst et al., 2003):

$$\lg(g) = -1,529 + 0,0345 \cdot T - 0,128 \cdot \lg(w_{ic}),$$

где T — средняя температура воды в слое облова, w_{ic} — средняя углеродная масса (мкгС/экз.). Для взрослых стадий g соответствует удельной генеративной продукции (SEP). Эти данные для массовых копепоид были взяты из литературных источников (Madsen et al., 2001, 2008; Halsband-Lenk et al., 2002; Norcroft et al., 2005). Поскольку скорость обмена сильно зависит от температуры воды, величина SEP была умножена на коэффициент Q_{10} , который для копепоид равен:

$$Q_{10} = a^{0,1(T_2 - T_1)},$$

где T_2 — средняя температура воды в слое облова, T_1 — температура, при которой было определено значение удельной генеративной продукции, a — коэффициент, который равен 1,59 или 1,43 для видов, откладывающих яйца в воду или формирующих яйцевые мешки соответственно (Hirst, Bunker, 2003). Продукцию прочих ракообразных вычисляли по формуле (Примаков, Бергер, 2007):

$$P = 0,0746 \cdot W^{0,8} \cdot 0,8 - ((0,125 \cdot W^{0,579} \cdot 4,86 \cdot 24) / 500) \cdot N \cdot 2,25^{0,1(T - 20)} \cdot 1000,$$

где $0,0746 \cdot W^{0,8}$ — суточный рацион в г сырой массы, W — индивидуальная сырая масса организма (г), $(0,125 \cdot W^{0,579} \cdot 4,86 \cdot 24) / 500$ — величина обмена, 4,86 — оксикалорийный коэффициент, T — средняя температура воды в слое облова, N — численность (экз./м³). Полученную величину переводили в единицы сухой массы/м². Продукцию аппендикулярий, щетинкочелюстных и птеропод рассчитывали как произведение B

и g с учетом коэффициента Q , который принимали равным $Q_{10} = 2,25^{0,1(T_2 - T_1)}$ (Методы..., 1986). Информация по значениям g была получена из опубликованных ранее источников (Conover, Lalli, 1972; Kotori, 1999; Tomita et al., 1999).

Для зимних месяцев продукцию зоопланктона считали равной 10 % от расчетных величин, поскольку основная часть популяции растительноядных организмов (прежде всего *Calanus finmarchicus*) находится в состоянии диапаузы, а основную часть продукции формируют активные на протяжении всего года всеядные виды (например, *Oithona* и *Metridia*) (Тимофеев, 2000).

Обработку данных проводили при помощи методов описательной статистики. Средние значения в работе представлены со стандартной ошибкой ($\pm SE$). Сравнение количественных показателей разных лет проводили с использованием однофакторного дисперсионного анализа (в случае нормального распределения данных) или непараметрического теста Крускала–Уоллиса.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Минимальная температура воды была отмечена в феврале ($-1,6 \pm 0,1$ °C), максимальная — в августе $7,1 \pm 0,2$ °C. Соленость в слое облова на протяжении года варьировала слабо (33,0–34,4 psu). Рассматриваемый нами период включает годы с различающимися термическими условиями. В теплые промежутки времени потенциальная продукция должна быть выше, чем в холодные. В приведенной работе мы объединили весь массив данных по месяцам, поэтому описываемая нами картина сезонной динамики характеризует условный «средний» год.

Общая численность зоопланктона колебалась от 35 до 3880 экз./м³ при средней величине 592 ± 309 экз./м³. Пик численности регистрировали в июле–августе (рис. 2а).

Наибольшие значения суммарной биомассы зоопланктонного сообщества были отмечены в мае–июне (19–32 мг сухой массы/м³), когда доминировали эвфаузииды и веслоногие ракообразные. При этом в мае основу зоопланктона составляли представители *Thysanoessa* (82 ± 13 %), а в июне — *C. finmarchicus* (95 ± 8 %). С июля по ноябрь сохранялась довольно высокая биомасса (более 7 мг сухой массы/м³) (рис. 2б). В декабре отмечен резкий спад количественных показателей зоопланктона (рис. 2б) до 0,4 мг сухой массы/м³. Зимой основной вклад в биомассу вносили копеподы (88–99 %), среди которых преобладали *Metridia* spp. и *C. finmarchicus*.

Таким образом, на протяжении всего года доминировали веслоногие ракообразные (72 ± 7 %), наиболее массовым был *C. finmarchicus* (49 ± 9 %), что в целом хорошо соответствует опубликованным ранее данным (Планктон..., 1997; Тимофеев, 2000). По суммарной биомассе различные сезоны не отличались друг от друга ($p > 0,05$). Суммарная биомасса всего сообщества, выраженная на единицу площади, варьировала от 0,04 до 4,2 г сухой массы/м², составляя в среднем $1,2 \pm 0,4$ г сухой массы/м².

Динамика суточной продукции зоопланктонного сообщества демонстрировала два выраженных пика — в июне (804 мкг сухой массы/м³ в сутки) (рис. 2в), этот максимум был связан с интенсивным развитием *C. finmarchicus*, формировавшим 95 ± 7 % от совокупных показателей, и в августе (758 мкг сухой массы/м³ в сутки) (рис. 2в), когда в сообществе основной вклад в продукцию вносили аппендикулярии *Fritillaria borealis* (71 ± 15 %). В июле–октябре регистрировали довольно высокие значения продукции (198–400 мкг сухой массы/м³ в сутки). В октябре основной вклад в продукцию вносили птероподы *Limacina* spp., составлявшие 39 ± 15 % от общих показателей. С декабря по апрель средние величины суточной продукции не превы-

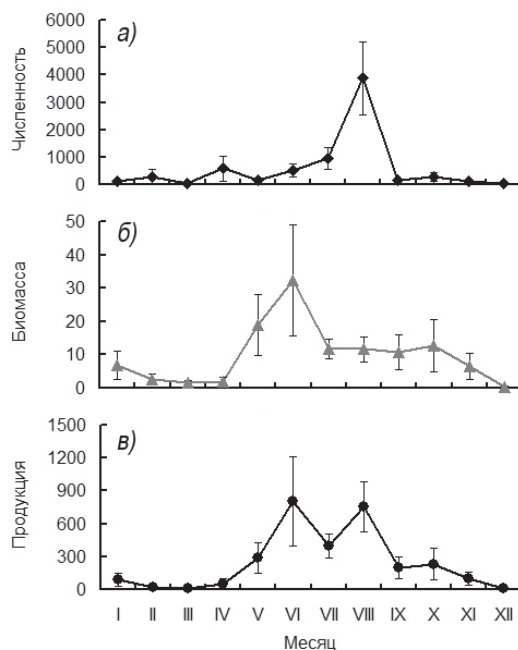


Рис. 2. Сезонная динамика численности (экз./м³), биомассы (мг сухой массы/м³) и продукции (мкг сухой массы/м³) зоопланктона в южной части Баренцева моря. Вертикальные линии показывают стандартную ошибку.

шали 53 мг сухой массы/м² в сутки (рис. 2в). На протяжении года в среднем на долю веслоногих ракообразных приходилось $66 \pm 8\%$, второе место занимали эвфаузииды ($11 \pm 7\%$), третье — птероподы ($7 \pm 4\%$).

Статистический анализ выявил значимые отличия между сезонами по величине суточной продукции ($p < 0,05$). Множественное сравнение показало, что уровни суточной продукции осенью и зимой, а также весной и зимой были сходными ($p > 0,05$). Общая суточная продукция, выраженная на единицу площади, варьировала в диапазоне 0,7–103,2 (25 ± 8) мг сухой массы/м², причем в этом случае на протяжении года был выражен один пик — в июне. Интегральная годовая продукция равнялась 9 г сухой массы/м².

Согласно имеющимся оценкам, основанным на величине P/B -коэффициента (Vetrov, Romankevich, 2004), годовая продукция в Белом и Карском морях, а также в море Лаптевых примерно в 1,5–2 раза ниже, чем выявлено нами для южной части Баренцева моря. На наш взгляд, это связано с тем, что у берегов Кольского п-ова сильно выражено влияние теплых вод атлантического происхождения (особенно на глубинах 50–100 м) (Комплексные..., 2011), за счет чего формирования ледяного покрова здесь не происходит даже в зимний период.

Удельная суточная продукция зоопланктонного сообщества в южной части Баренцева моря колебалась от 0,007 в сутки до 0,065 в сутки. При этом средняя удельная продукция копепод на протяжении года не превышала 0,029 в сутки. Максимальный P/B -коэффициент регистрировали в августе, минимальный — в феврале–марте. Летний P/B -коэффициент зоопланктона был статистически значимо выше летом по

сравнению с зимним и осенним периодами ($p < 0,05$). Годовая удельная продукция всего сообщества равнялась 7,5.

Полученная нами величина годового P/B -коэффициента близка к более ранним оценкам для южной части Баренцева моря, где она составляет 6,9 (Камшилов, 1958). Для сравнения укажем, что среднее значение удельной продукции зоопланктона за год для Мирового океана в целом близко к 10 (Моисеев, 1989).

Общепризнано, что основными факторами, детерминирующими развитие зоопланктона, являются кормовые условия и гидрологический режим (Планктон..., 1997; Тимофеев, 2000). Ранее было показано, что годовой цикл развития фитопланктона в южной части Баренцева моря характеризуется наличием двух весенних пиков — в середине—конце апреля (ранневесеннее цветение) и в мае—июне (поздневесеннее цветение) (Планктон..., 1997). Первичная продукция в эти периоды активно используется зоопланктоном, за счет чего формируется годовой максимум продукции планктонных животных (Богоров, 1974; Тимофеев, 2000).

Как показали наши исследования, роль температурного фактора в детерминации вариации продукции зоопланктона также значительна. Мы выявили, что биомасса (B , мг сухой массы/ m^3) и продукция (P , мкг сухой массы/ m^3 в сутки) зоопланктона повышались с ростом температуры воды:

$$\log_{10}(B + 1) = 0,15 \cdot T - 0,10; F = 37,85; R^2 = 0,31; p < 0,001,$$

$$\log_{10}(P + 1) = 0,19 \cdot T + 0,99; F = 53,16; R^2 = 0,38; p < 0,001.$$

Таким образом, анализ полученных материалов подтвердил высокий продукционный потенциал южной части Баренцева моря. Установлено, что основной запас зоопланктона в пределах мурманской прибрежной водной массы сосредоточен в шельфовой зоне (глубины до 100–150 м), в мелководных губах и заливах величина продукции ниже. Максимальное количество органического вещества зоопланктона синтезируется в летние месяцы. Проведенное исследование позволило детализировать роль отдельных видов в структуре прибрежных сообществ зоопланктона у берегов Кольского п-ова. Лидирующее положение по биомассе и продукции занимают копеподы, среди которых наибольшим вкладом в суммарные показатели зоопланктона характеризуются *C. finmarchicus* и представители рода *Metridia*. Полученные нами величины отражают потенциальную продукцию зоопланктона на протяжении «среднего» года. Они могут послужить основой для дальнейших более детальных исследований продукционного потенциала южной части Баренцева моря.

Авторы благодарят рецензента статьи за ценные замечания по улучшению качества статьи. Работа поддержана грантом Президента РФ МК-52.2014.4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богоров В.Г. Планктон Мирового океана. М.: Наука, 1974. 320 с.
- Виноградов М.Е., Шушкина Э.А. Функционирование планктонных сообществ эпипелагиали океана. М.: Наука, 1987. 240 с.
- Дворецкий В.Г. Продукция кормового зоопланктона в Баренцевом море в летний период // Изв. ТИНРО. 2012. Т. 168. С. 163–177.
- Зависимость между размерами и массой тела некоторых беспозвоночных и рыб Северо-Восточной Атлантики: Справочно-информационный материал. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1989. 24 с.

- Зеликман Э.А., Камишилов М.М. Многолетняя динамика биомассы планктона южной части Баренцева моря и факторы, ее определяющие // Тр. ММБИ АН СССР. 1960. Т. 2 (6). С. 68–102.
- Камишилов М.М. Материалы по биологии *Calanus finmarchicus* Gunner Баренцева и Белого морей // Тр. ММБИ. 1955. Т. 2. С. 62–86.
- Камишилов М.М. Продукция *Calanus finmarchicus* (Gunner) в прибрежной зоне Восточного Мурмана // Тр. ММБИ. 1958. Т. 4. С. 45–56.
- Комплексные исследования больших морских экосистем России / Под ред. Г.Г. Матишова. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2011. 516 с.
- Методы определения продукции водных животных / Под ред. Г.Г. Винберга. Минск: Вышэйшая школа, 1968. 250 с.
- Моисеев П.А. Биологические ресурсы Мирового океана. М.: Агропромиздат, 1989. 367 с.
- Планктон морей Западной Арктики / Под ред. Г.Г. Матишова. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1997. 352 с.
- Примаков И.М., Бергер В.Я. Продукция планктонных ракообразных в Белом море // Биол. моря. 2007. Т. 33. С. 356–360.
- Прыгункова Р.В. Изменения численности массовых планктонных ракообразных Белого моря за 1961 и 1962 гг. // Гидробиологические исследования на Карельском побережье Белого моря. Л.: Наука, 1967. С. 203–209.
- Прыгункова Р.В. Некоторые особенности сезонного развития зоопланктона губы Чупа Белого моря // Сезонные явления в жизни Белого и Баренцева морей. Л.: Наука, 1974. С. 4–55.
- Руководство по гидробиологическим работам в океанах и морях. Л.: Гидрометеиздат, 1977. 724 с.
- Тимофеев С.Ф. Экология морского зоопланктона. Мурманск: Изд-во МГПИ, 2000. 216 с.
- Ara K., Hiromi J. Temporal variability in primary and copepod production in Sagami Bay, Japan // J. Plankton Res. 2007. Vol. 29 (Suppl. 1). P. 85–96.
- Conover R.J., Lalli C.M. Feeding and growth in *Clione limacina* (Phipps), a pteropod mollusc // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1972. Vol. 9. P. 279–302.
- Halsband-Lenk C., Hirche H.J., Carlotti F. Temperature impact on reproduction and development of congener copepod populations // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2002. Vol. 271. P. 121–153.
- Hirst A.G., Bunker A.J. Growth of marine planktonic copepods: global rates and patterns in relation to chlorophyll *a*, temperature, and body weight // Limnol. Oceanogr. 2003. Vol. 48. P. 1988–2010.
- Hirst A.G., Roff J.C., Lampitt R.S. A synthesis of growth rates in marine epipelagic invertebrate zooplankton // Adv. Mar. Biol. 2003. Vol. 44. P. 1–142.
- Hopcroft R.R., Clarke C., Byrd A.G. *et al.* The paradox of *Metridia* spp. egg production rates: a new technique and measurements from the coastal Gulf of Alaska // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2005. Vol. 286. P. 193–201.
- Kotori M. Life cycle and growth rate of the chaetognath *Parasagitta elegans* in the northern North Pacific Ocean // Plankton Biol. Ecol. 1999. Vol. 46. P. 153–158.
- Madsen S.D., Nielsen T.G., Hansen B.W. Annual population development and production by *Calanus finmarchicus*, *C. glacialis* and *C. hyperboreus* in Disko Bay, western Greenland // Mar. Biol. 2001. Vol. 139. P. 75–83.
- Madsen S.D., Nielsen T.G., Hansen B.W. Annual population development of small sized copepods in Disko Bay // Mar. Biol. 2008. Vol. 155. P. 63–77.
- Matishov G., Zuyev A., Golubev V. *et al.* Climatic Atlas of the Arctic Seas 2004: Part I. Database of the Barents, Kara, Laptev, and White Seas — Oceanography and Marine Biology. NOAA Atlas NESDIS 58. Washington: U.S. Government Printing Office, 2004. 148 p.
- Richter C. Regional and seasonal variability in the vertical distribution of mesozooplankton in the Greenland Sea // Ber. Polarforsch. 1994. Vol. 154. P. 1–90.
- Vetrov A.A., Romankevich E.A. Carbon cycle in the Russian Arctic Seas. Berlin: Springer, 2004. 332 p.