

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
КОЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
Мурманский морской биологический институт

На правах рукописи

Дворецкий Владимир Геннадьевич

**БИОЛОГИЯ *OITHONA SIMILIS* CLAUS (CYCLOPOIDA) В БАРЕНЦЕВОМ И
БЕЛОМ МОРЯХ**

Специальность 25.00.28 – океанология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Мурманск
2007

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

Научный руководитель: доктор биологических наук
Макаревич Павел Робертович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук С.В. Кренева
кандидат биологических наук Е.Н. Луппова

Ведущая организация:

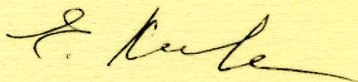
Полярный институт рыбного хозяйства и океанографии (ПИНРО), г. Мурманск

Защита состоится **29** октября 2007 г. в **11** час. **00** мин. на заседании диссертационного
совета Д 002.140.01 при Мурманском морском биологическом институте Кольского
научного центра Российской академии наук по адресу: 183010, г. Мурманск, ул.
Владимирская, 17

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ММБИ КНЦ РАН

Автореферат разослан “ _____ ” **сентября** 2007 г.

ученый секретарь
диссертационного совета
кандидат географических наук



Е.Э. Кириллова

Актуальность исследования. Арктические моря характеризуются высокими значениями продуктивности планктонных сообществ, что в свою очередь определяет развитие важных с промысловой точки зрения гидробионтов. Проблема развития массовых видов зоопланктона изучается на протяжении уже более 100 лет. К настоящему времени проведено описание морфологических и биологических особенностей многих групп планктонных организмов.

В Баренцевом море наиболее полно изучены крупные массовые виды веслоногих ракообразных, прежде всего, представители рода *Calanus* (Богоров, 1933; Фомин, 1982, 1984), а также эвфаузииды (Дробышева, 1979, 1988, 1996; Тимофеев, 1988, 1997), являющиеся основой кормовой базы рыб и промысловых беспозвоночных.

В то же время огромную роль в функционировании морских экосистем играют более мелкие планктонные ракообразные семейства *Oithonidae* подотряда *Cyclozoidea*. *Oithona similis* Claus, 1866 в Баренцевом и Белом морях является одной из наиболее массовых форм планктона. Ее численность высока в течение всего года (в среднем – 500-1000 экз./м³), составляя в отдельные сезоны до 90-95 % суммарного обилия зоопланктона. Вид - космополит, встречается в больших количествах, как в открытых, так и в прибрежных районах умеренных и арктических морей. В южных морях *O. similis* распространена не так широко, как в северных. Ранее считалось, что, данный вид является самым многочисленным среди всех пелагических ракообразных Мирового океана в целом (Bigelow, 1926; Evans, 1973), последние работы в данной области подтверждают данное предположение (Galliene, Robins, 2001; Turner, 2004).

Несмотря на сравнительно малые размеры *Oithona similis* в силу своей многочисленности играет важную роль в питании других массовых копепод (*Metridia longa*, *Acartia* spp., *Temora longicornis*, *Calanus finmarchicus*, *C. glacialis*, *C. hyperboreus*, *Pareuchaeta* spp.), эвфаузиид, личинок рыб. Установлено, что в холодные годы, когда калянус развивается позднее и в меньших количествах, именно взрослые и копеподитные особи ойтоны составляют основу биомассы зоопланктона и являются важнейшим звеном, связывающим фитопланктон с более высокими трофическими уровнями, во многом определяя развитие нектона в Баренцевом море (Дегтерева, 1964; Несмелова, 1968; Нестерова, 1974, 1990; Дегтерева, Нестерова, 1985).

Вместе с тем, многие аспекты биологии ойтоны в Баренцевом и Белом морях обойдены вниманием исследователей. К настоящему времени имеются достаточно полные сведения об обилии и биомассе (количественном распределении) ойтоны в северных морях (Виркетис, 1928, 1931; Мантейфель, 1939, 1941; Зеликман, 1961, 1966; Дегтерева, 1971, 1972). Исследований морфологической структуры и жизненного цикла ойтоны в Баренцевом море в литературе практически нет. В Белом море Зоологический институт в течение многих лет проводил детальные исследования биологических аспектов распределения и роста *O. similis*, однако вопросы сезонного развития данного вида и морфологической изменчивости были освещены только для одного участка Белого моря – губы Чупа Кандалакшского залива (Иванова, 1963; Прыгункова, 1974, 1985; Шувалов, 1964, 1965).

Понятие «биология вида» довольно широкое, оно включает в себя все аспекты жизни того или иного вида: морфологию, физиологию, популяционные и экологические особенности, положение данного вида в структуре сообщества. В работе сделан акцент на изучении популяционных черт и протекания жизненного цикла *O. similis* в различных районах Баренцева и Белого морей. Знание именно этих биологических особенностей позволит, во-первых, выявить механизмы приспособления на уровне популяций массовых пелагических гидробионтов к комплексу абиотических и биотических факторов каждого отдельного района; во-вторых, детализировать положение и роль мелких веслоногих ракообразных в водных сообществах, что поможет ближе подойти к пониманию организации и функционированию морских экосистем; в-третьих, более корректно описать пространственно-временную изменчивость таких важных промысловых характеристик районов, как биомасса и продуктивность; наконец, дифференцировать совокупность популяций веслоногих ракообразных на небольшое число экологических группировок, что существенно упростит их дальнейшее изучение.

Цель и основные задачи исследования. Цель настоящего исследования - выявление экологических закономерностей жизненного цикла популяций *Oithona similis* в Баренцевом и Белом морях.

В связи с этим были поставлены следующие задачи:

1. Сбор и интерпретация данных по распределению и биологии *O. similis* в морях Мирового океана.
2. Сравнительный анализ морфологической изменчивости, размерно-возрастного и полового состава, количественного распределения группировок *O. similis* в различных районах Баренцева и Белого морей.
3. Оценка плодовитости, размеров яиц в популяциях *O. similis* в связи с экологическими факторами и их адаптивное значение.
4. Установление зависимости репродуктивных показателей от размерных параметров особей *O. similis* в разных частях ареала
5. Построение общей картины годового жизненного цикла *O. similis* в Баренцевом и Белом морях.

Научная новизна и теоретическая значимость работы. В данной работе впервые рассмотрены и сопоставлены особенности морфологии, размерной, возрастной и половой структуры популяций *Oithona similis* из различных частей Баренцева моря, а также глубоководных областей Белого моря. Получены новые данные об особенностях количественного распределения ойтаны в северной, северо-восточной и восточной зонах Баренцева моря. Впервые проведен анализ размерно-репродуктивных свойств *O. similis* в высокоширотной части ее обширного ареала.

На основе проведенного сравнительного анализа особенностей репродуктивной биологии данного вида сформулирована обобщенная концепция реализации жизненного цикла в Белом и Баренцевом морях. Установлена специфика влияния океанологических факторов на популяционные показатели *O. similis*. Выявлены основные механизмы, обеспечивающие эффективное существование и размножение ойтаны в пределах изучаемых водоемов.

Практическое значение работы. Полученные результаты могут использоваться при организации систем постоянного экологического мониторинга многих

хозяйственных зон Баренцева и Белого морей, а также для оценки состояния и степени нарушенности зоопланктонных сообществ.

Материалы по биологии ойтаны позволяют проводить оценки продуктивности экосистем в различных районах Баренцева и Белого морей, а также прогнозирование динамики запасов кормового зоопланктона и ценных промысловых видов рыб.

Апробация работы. Результаты исследований были представлены и обсуждены на межлабораторных коллоквиумах Мурманского морского биологического института КНЦ РАН, конференциях молодых ученых ММБИ КНЦ РАН (Мурманск, 2005, 2006, 2007), на международной научно-практической конференции «Теория и практика комплексных морских исследований в интересах экономики и безопасности российского Севера» (Мурманск, 2005), на международных конференциях «Нефть и газ-арктического шельфа-2006» (Мурманск, 2006) и «Естественные и инвазивные процессы формирования биоразнообразия водных и наземных экосистем» (Ростов-на-Дону, 2007), на международном рабочем совещании ARCWARM Нансен-центра (Санкт-Петербург, 2007).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 12 работ.

Структура и объем работы. Диссертация изложена на 174 страницах, включает 28 таблиц, 41 рисунок, состоит из введения, пяти глав, выводов, заключения и списка использованной литературы, включающего 397 источников, из которых 168 иностранных.

Благодарности. Считаю своим долгом выразить благодарность директору ММБИ КНЦ РАН академику Г.Г. Матишову, усилиями которого были созданы все необходимые условия для написания данной работы. Не могу не отметить ныне покойного д.б.н. проф. С.Ф. Тимофеева, оказавшего неоценимую помощь при разработке плана и основных концепций настоящей диссертации. Я искренне признателен моему научному руководителю д.б.н. П.Р. Макаревичу, взявшему на себя нелегкий труд прочтения и корректировки рукописи. Хочу поблагодарить всех коллег, с которыми довелось работать в море и которые помогали при сборе, обработке материала и полученных данных, – к.б.н. Е.И. Дружкову, к.б.н. В.В. Ларионова, А.А. Олейника, В.В. Трофимову, Т.И. Широколову, Е.А. Гарбуля и к.г.н. Д.В. Моисеева. Отдельную благодарность хочу выразить зав. библиотекой ММБИ О.В. Дружининой. Наконец, выражаю огромную признательность своему брату А.Г. Дворецкому за ценные советы и рекомендации.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Литературный обзор

Сделан литературный обзор географического распространения, общих особенностей развития и биологии *Oithona similis*, описаны морфологические характеристики вида, охарактеризованы спектры питания, а также размножение и эмбриональное развитие. Проведен анализ распределения количественных показателей популяций *O. similis* (плотность и биомасса) в различных районах Мирового океана. Особое внимание уделено описанию наиболее существенных влияний океанологических факторов на структурные и функциональные показатели популяций *O. similis*, особенно это касается северной, северо-восточной, восточной, центральной и юго-восточной частей Баренцева моря. В Белом море наименее изученной является центральная область.

Глава 2. Материалы и методы

2.1. Физико-географическая характеристика районов исследований

В подразделе с использованием литературных данных приведены основные данные о географическом положении, батиметрии, рельефе, климатических особенностях, распределении температуры, солености водной толщи, системах течений и специфике ледовой обстановки Белого и Баренцева морей.

2.2. Материал и методика исследований

Материалом для работы послужили сборы зоопланктона, выполненные в Белом море и различных частях Баренцева моря.

Зоопланктон различных районов был разделен на отдельные группы в зависимости от места сбора на основании геоэкологического зонирования Баренцева моря (Дашкевич, 2006) и с применением метода корреляционно-плеядного анализа (Дружков, Макаревич, 1992) для выделения комплексов станций, характеризующихся сходством возрастного состава интересующего нас вида. При этом использованы количественные коэффициенты Серенсена (Sorensen, 1948): $C_s = 2cN / (aN + bN) \cdot 100\%$, где aN - сумма значений численности возрастных стадий ойтаны на станции a ; bN - то же на станции b ; cN - сумма наименьших из двух численностей возрастных стадий ойтаны, встреченных на обеих станциях.

Автором было обработано 288 проб. В Белом море материалы были собраны на 14 станциях в июле 2001 г. в ходе рейса на НИС «Дальние Зеленцы». В Баренцевом море - в экспедициях ММБИ КНЦ РАН: в южной части в июле 2004 и 2005 гг. и августе-сентябре 2006 г. (19 станций); в центральной части в июле 2005 г. и августе 2006 г. (11 станций); в восточной части в августе 2006 г. (11 станций); в северо-восточной и северной частях (о-ва Земля Франца-Иосифа) в августе 2006 г. (15 станций); в юго-восточной части (Печорское море) в июле 2001 г. (45 станций); в Кольском заливе, в южной части - в июне 2004 г., в мае и сентябре 2005 г., в июле 2006 г. (22 станции), а также на двух суточных станциях в районе Гусинковского причала (апрель, август 2005 г.). В работе также были использованы результаты обработки 123 проб, отобранных в ходе других экспедиций ММБИ в Баренцево море (2001-2005 гг.).

В качестве орудия лова использовалась сеть Джели (37 см, 168 мкм). Облавливался слой водной толщи от дна до поверхности, когда глубина не превышала 100 м, в противном случае пробы отбирали в слое 100-0 м. Пробы фиксировали 4 %-ным раствором формалина.

Пробы просматривались под стереоскопическим микроскопом МБС-10. Определение взрослых и копеподитных стадий проводили по методике, приведенной В.С. Шуваловым (1980). Полученные результаты осредняли с учетом объема пробы, пересчет количества организмов в 1 м^3 водной толщи проводили с учетом данных о слое облова и угле отклонения сети (Богоров, 1947; Руководство ..., 1980). Вели измерение общей длины тела и цефалоторакса *O. similis*, параллельно промеряли его ширину и высоту с точностью до 12.5 мкм.

Для исследования морфологической изменчивости из материала каждой зоны Баренцева моря и Белого моря отбирали по 10 экземпляров половозрелых самцов и самок. Взрослых экземпляров просматривали под микроскопом, снабженным

камерой, визуально и на цифровых снимках выявляли степень расчлененности I антенны, измеряли их общую длину, подсчитывали число щетинок.

Для определения абсолютной плодовитости использовался подсчет яиц, действительно отложенных самкой. Суммарное количество яиц во всей кладке считали как сумму икринок в правом и левом яйцевых мешках.

Для вычисления объема тела и отдельных икринок *O. similis* использовалась методика, приведенная в работах японских ученых (Uye, Sano, 1995, 1998).


Для математической обработки данных применялись методы описательной статистики и корреляционного анализа (Закс, 1976; Лакин, 1990).

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

Глава 3. Морфологические особенности и структура популяций *Oithona similis* Claus в Баренцевом и Белом морях

3. 1. Особенности морфологии *Oithona similis* Claus в Баренцевом и Белом морях. На акватории Баренцева моря в различных зонах комплекс океанологических факторов сильно варьирует, и, следовательно, может оказывать определенное влияние на строение ряда структур. В качестве модельного показателя мы выбрали относительную длину I антенн и их расчлененность (количество и суммарная длина щетинок, расположенных на данной конечности). Для изучения морфологической изменчивости *O. similis* в различных частях ареала нами сравнивались показатели расчлененности I антенн (антеннул), их длина (абсолютная и относительная).

Значение морфологической изменчивости *Oithona similis* Claus в различных частях ареала

В Баренцевом и Белом морях длина антеннул изменяется достаточно существенно: разница средних показателей достигает 13-61 мкм у самок и 110-176 мкм у самцов. Отношение длины антенн к суммарной длине тела у женских особей остается приблизительно одинаковым на всей части ареала (50 %). У самцов проявляются существенные отличия в данных параметрах. Разница может достигать 20 %, как в сл  Белого моря и Кольского залива.

Количество щетинок и их длина также варьируют в зависимости от акватории и пола особей *O. similis*. Генеральная схема вооружения и взаимного расположения этих структур остается одинаковой, основные отличия касаются мелких деталей строения и размеров щетинок. При этом наиболее сильно изменяется план организации дистального отдела антеннул. Можно отметить, что в Баренцевом море суммарная длина щетинок (32-38 мкм) ниже, чем в Белом море (36-39 мкм). Их соотношение с длиной I антенн практически не подвержено вариации, однако у самцов оно больше, чем у самок на 15-20 %.

Таким образом, морфологически особи из различных частей ареала существенно отличаются по степени расчлененности антеннул и по длине щетинок. Прослеживается слабая тенденция увеличения длины антеннул, а также степени расчлененности этих конечностей с севера на юг. Наши данные во многом сходны с тем, что наблюдал В.С. Шувалов (1965, 1972) в отношении других Oithonidae.

Судя по всему, обнаруженные нами вариации в строении и расчлененности антеннул, имеют адаптивное значение. Для обеспечения плавучести рачков очень важно, чтобы относительная площадь различных выростов была достаточно большой, это позволяет им «парить» в воде, не затрачивая энергию на перемещение из одного слоя в другой (Хворов, 1985). В нашем случае прослеживается тенденция возрастания суммарной площади антеннул. Можно предполагать, что это связано с понижением вязкости воды при увеличении температуры. Кроме того, для ойтоны установлено, что обтекаемость тела может существенно варьировать в различных зонах ее ареала, при этом определяющая роль также отводится температуре, влияющей на сопротивление водной среды (Шувалов, 1980). Однако в нашем случае корреляция между океанологическими факторами и рассматриваемыми морфологическими параметрами проявляется очень слабо. Видимо, различия обусловлены комплексом факторов, среди которых некоторое значение, скорее всего, играют внутриволюционные связи.

3. 2. Размерно-возрастная структура популяций в Белом и Баренцевом морях

Баренцево море. Кривая динамики численности ойтоны в весенне-летний период в Кольском заливе имеет плавный вид. В начале весеннего периода (апрель) численность рачков не превышает 20 экз./м³, соотношение самцов и самок составляет 1 CVIM : 10 CVIF; в мае - 150 экз./м³, 1 CVIM : 6 CVIF; в начале июня - 1100 экз./м³, 1 CVIM : 6 CVIF; в июле - 2300 экз./м³, 1 CVIM : 3 CVIF; в августе - 1000 экз./м³, 1 CVIM : 7 CVIF; в сентябре - 3250 экз./м³, 1 CVIM : 10 CVIF.

В южной части Баренцева моря летом средняя численность ойтоны составляет 180 экз./м³, варьируя от 80 до 400 экз./м³. От июля к августу обилие повышается с 200 до 400 экз./м³. Соотношение полов изменяется от 1 CVIM : 2 CVIF до 1 CVIM : 10 CVIF.

В Печорском море обилие *O. similis* в конце весеннего - начале летнего периода варьирует от 30 до 640 экз./м³. Соотношение полов изменяется от 1 CVIM : 4 CVIF до 1 CVIM : 15 CVIF.

В центральной части Баренцева моря плотность популяции *O. similis* в летний период достигает 600-1000 экз./м³. Соотношение полов варьирует от 1 CVIM : 5 CVIF до 1 CVIM : 10 CVIF.

В восточной части Баренцева моря суммарное обилие *O. similis* в летний период изменяется от 30 до 400 экз./м³. Соотношение полов составляет 1 CVIM : 3 CVIF.

В северо-восточной части Баренцева моря общая численность *O. similis* варьирует от 450 до 1400 экз./м³, соотношение полов - от 1 CVIM : 3 CVIF до 1 CVIM : 8 CVIF, в северной - от 100 до 1150 экз./м³ и от 1 CVIM : 5 CVIF до 1 CVIM : 30 CVIF.

Таким образом, в летний период средняя численность максимальна в прибрежной зоне (1650 экз./м³ - в Кольском заливе), минимальна - в южной и восточной частях Баренцева моря (150 экз./м³). В направлении с юга на север прослеживается тенденция повышения показателей обилия, обратная зависимость наблюдается при переходе с запада на восток.

Анализ данных показал, что в августе в прибрежной зоне Баренцева моря *O. similis* совершает локальные вертикальные миграции.

Измерение особей *O. similis* показало, что наиболее сильно в весенне-летний период варьируют размерные характеристики взрослых самок и V копепоидитной

стадии, наименее всего – самцов и младших копеподитов. Размерная структура популяции претерпевает специфические изменения в зависимости от географического положения. Средние показатели длины тела всех стадий возрастают с юга на север. Так, в южной части средние размеры самок и самцов составляют 802 и 630 мкм, соответственно, в северной области - 858 и 734 мкм. Вместе с тем в меридиональном направлении с запада на восток длина тела снижается. Например, в Кольском заливе средние размеры самцов составляют 585 мкм, тогда как в Печорском море уже 561 мкм.

Для Баренцева моря средняя длина цефалоторакса самок составляет 498 ± 1.5 мкм, для самцов - 410 ± 6.8 мкм.

Распределение рачков по размерам тела в Кольском заливе и южной части Баренцева моря описывается многопиковыми вариационными кривыми. В южной части Баренцева моря можно в явном виде вычлениить 3 модальных класса: 475, 650 и 825 мкм, в центральной и восточной - 2 (675 и 825 мкм), в северной и северо-восточной - 3 (525, 650 и 850 мкм).

Белое море. Летом численность варьирует в зависимости от местоположения, наиболее высокие показатели отмечаются в мелководной северной и восточной частях моря – 1200-10800 экз./м³ (в среднем 4800 экз./м³), в более глубоководных районах количество существенно понижается - 200-1000 экз./м³ (в среднем 500 экз./м³). Соотношение половозрелых особей следующее: 1 CVI M : 3 CVI F.

Диапазон, в котором изменяется длина тела особей *O. similis*, составляет 375-1050 мкм. В Белом море во всем размерном спектре выделяются 2 модальных класса – 500 и 750 мкм.

Полученные данные подтверждают отличия в отношении размеров беломорских и баренцевоморских особей. Более того, даже в пределах Баренцева моря различия между группировками настолько велики, что позволяют говорить, по меньшей мере, о наличии если не отдельных рас, то о существовании переходных форм между этими группами. Можно предположить, что выявленные размерно-морфологические группы (формы) различаются и эколого-физиологическими требованиями к окружающей среде (Шувалов, 1972, 1980). Разница в соотношении раков *O. similis*, видимо, обусловлена сочетанием океанологических факторов, прежде всего, температуры и солености.

Средняя численность *O. similis* в Белом море выше, чем в Баренцевом в 4.4 раза. На большей части Баренцева моря в составе популяции доминируют половозрелые самки (более 50%), тогда как в Белом – старшие копеподитные стадии (более 63%). Баренцевоморские особи крупнее беломорских в среднем в 1.4 раза. Можно предположить, что более высокая плотность популяции ойтаны в Белом море отчасти объясняется мелкими размерами особей, которые осваивают относительно больший «объем жизненного пространства», чем рачки баренцевоморской популяции

3.3. Влияние океанологических факторов на размерную структуру популяций *Oithona similis* Claus

В качестве основы для анализа, выполненного в данном подразделе, были взяты средние показатели плотности популяций и размеры взрослых рачков в различных районах Баренцева и Белого морей.

Связь между размерами, численностью и температурными и соленостными характеристиками выражена через коэффициенты корреляции и представлена в табл. 1.

Таблица 1

Коэффициенты корреляции между плотностью популяций (n , экз./м³), размерами взрослых особей (L_F , L_M – длина самок и самцов, мкм) и факторами среды (температура воды и соленость в слое 0-50 м). Полу жирным шрифтом обозначены статистически значимые величины на 5%-ном уровне ($0.01 < p < 0.05$).

Район	n		L_F		L_M	
	T °C	S , ‰	T °C	S , ‰	T °C	S , ‰
Баренцево море						
Кольский залив	0.62	-0.71	-0.74	0.72	-0.98	0.99
Южная часть	0.26	0.22	-0.75	0.38	-0.82	0.00
Печорское море	0.34	-0.30	-0.73	-0.46	-0.55	0.35
Центральная часть	-0.52	0.21	0.29	-0.24	0.28	-0.60
Восточная часть	-0.51	0.82	-0.54	0.35	-0.70	0.86
Северная и северо-восточная части	0.08	0.02	-0.68	-0.42	-0.61	-0.39
Белое море	-0.27	0.32	0.30	-0.30	-0.50	0.53

Как видно из табл. 1, соленость не оказывает существенного влияния на размеры рачков и плотность популяции. В то же время для большинства районов Баренцева моря отмечается статистически достоверная связь между размерами взрослых особей и температурой воды. С уменьшением температуры воды длина тела самцов и самок возрастает. В Белом море подобная тенденция обнаруживается только в отношении самцов.

Полученные данные наводят на мысль, что в зависимости от сезона роль абиотических и биотических факторов существенно изменяется: в летний период основной причиной, определяющей размеры половозрелых особей, видимо, является температура, в другие сезоны на первое место могут выходить биотические факторы.

Глава 4. Репродуктивная биология *Oithona similis* Claus в Баренцевом и Белом морях

При рассмотрении протекания жизненных циклов ракообразных в морских экосистемах наиболее интересными считаются вопросы половой структуры, репродуктивных показателей и компромиссов в популяциях гидробионтов (Stearns, 1999; Тимофеев, 2004).

4. 1. Половая структура популяций *Oithona similis* Claus в Баренцевом и Белом морях

В нашем случае мы рассматриваем, третичное соотношение полов - отношение числа самцов и самок в момент наступления половой зрелости и начала массового размножения. В главе 3 было показано, что в целом для Баренцева моря соотношение полов варьирует от 1 CVIM : 10 CVIF до 1 CVIM : 2 CVIF, в Белом оно равно 1 CVIM : 3 CVIF. У *O. similis*, видимо, как у большинства веслоногих раков, доминирование самок в пробах обусловлено более короткой продолжительностью жизненного цикла у самцов (Marshall, 1949; Krause, Thrans, 1983; Davis, 1987).

Другим важным показателем структуры популяции в период размножения

является доля самок, несущих яйцевые мешки. Отношение числа икранных самок к общему количеству половозрелых женских особей во многом отражает репродуктивный статус всей популяции.

В Кольском заливе на протяжении летнего сезона процент яйценосных самок плавно возрастает с 2.5 % до 4.2 % от июля к августу, после чего к середине сентября снижается до 2.5 %, в среднем составляя 3.1 %. В южной части Баренцева моря выявляется тенденция возрастания доли числа самок, несущих яйцевые мешки при движении с востока на запад – от 1.1 % до 13.2 %. В среднем в Печорском море доля яйценосных самок составляет 8.1 %. В центральной области в популяции ойтоны летом доля самок с яйцевыми мешками варьирует от 0.5 до 3.5 %, в восточной части – от 1.6 до 7.5 %, в северо-восточной – от 0.8 до 3.0 %, в северной – от 0.7 до 3.6 %.

им образом, с востока на запад доля яйценосных самок возрастает, с юга на север доля икранных рачков сначала понижается вплоть до центральной области моря, затем фиксируется ее некоторое повышение. Сезонная зависимость рассматриваемого параметра выражена более четко – к концу летнего периода доля яйценосных самок повышается.

В самой северной части Белого моря отмечаются невысокие показатели количества яйценосных самок *O. similis* – 2.9 %. При продвижении на юг они возрастают до 5-8 %.

В Белом море, как и в Баренцевом, сохраняется связь широтного изменения соотношения самок разного репродуктивного статуса. Вместе с тем в меридиональном направлении отмечается обратный характер зависимости процента яйценосных самок от общего количества женских особей. Причинами столь разнородного соотношения рассматриваемых групп особей могут служить с одной стороны потери самками яйцевых мешков, с другой – различные условия их развития.

Сравнение с литературными данными (Sabatini, Kiorboe, 2004) позволяет сделать вывод, что половая структура популяций *O. similis* в Белом и большей части Баренцева моря позволяет эффективно осуществлять репродуктивные возможности

4. 2. Размеры яиц и их изменчивость

В Кольском заливе летом диаметр яиц составляет в среднем 58 (42-67) мкм. В южной части Баренцева моря – 47 (42-56) мкм, в юго-восточной – 49 (42-70) мкм, в центральной – 60 (42-70) мкм, в восточной – 52 (42-76) мкм. При продвижении на север размеры икринок увеличиваются. В северо-восточной части они составляют 66 мкм, превышая размеры яиц, наблюдаемые на востоке в 1.3 раза. Северный район Баренцева моря отличается тем, что именно здесь самки ойтоны образуют самые крупные яйца – 69 (56-76) мкм. Их размеры превышают средние показатели южной части в 1.5, юго-восточной – в 1.4, центральной – в 1.1 и восточной – в 1.3 раза. Для всего Баренцева моря средний диаметр яиц *O. similis* равен 57 мкм.

В Белом море летом средний диаметр яиц составляет 60 (42-70) мкм, при этом лишь небольшая часть особей формирует мелкие яйца, преобладающая доля рачков образует икринки 56-70 мкм.

Таким образом, размеры яиц *O. similis* в Белом и Баренцевом морях сходны. Для обоих водоёмов общей является тенденция повышения размеров икринок в меридиональном направлении - с востока на запад. Основное отличие – разный характер изменения диаметра яиц в широтном направлении. В Баренцевом море диаметр яиц возрастает с юга на север, в Белом – с севера на юг. Тенденция увеличения размеров эмбрионов с юга на север ранее была отмечена у других ракообразных (Lindsey, 1966; Lonsdale, Levintone, 1985), моллюсков (Thorson, 1936), а также у рыб (Расс, 1986; Fleminger, Gross, 1990). Биологический механизм, лежащий в основе этого феномена, в основных чертах является сходным у рыб и ракообразных. Температурная детерминированность размеров икринок у пойкилотермных гидробионтов в настоящее время считается доказанным фактом. При этом чаще всего наблюдается уменьшение диаметров яиц при увеличении температуры (Ross et al., 1982; Imai, Tanaka, 1987).

Связь между размерами яиц *O. similis* и температурными и солёностными характеристиками выражена через коэффициенты корреляции и представлена в табл. 2. Диаметры икринок связаны обратной зависимостью с температурой и прямой - с солёностью.

Таблица 2

Коэффициенты корреляции между средними диаметрами яиц (мкм) и факторами среды (температура воды и солёность в слое 0-50 м). Полу жирным шрифтом обозначены статистически значимые величины на 5%-ном уровне ($0.01 < p < 0.05$).

Район	Показатели	
	T °C	S, ‰
Баренцево море		
Кольский залив	0.75	-0.57
Южная часть	0.78	-0.67
Печорское море	0.47	-0.07
Центральная часть	0.37	-0.71
Восточная часть	-0.19	-0.88
Северная и северо-восточная части	0.40	-0.33
Белое море	0.65	-0.70

Размеры яиц *O. similis* в Баренцевом и Белом морях сходны с найденными в более южных районах распространения вида (Hansen et al., 2002). Это означает, что изменчивость размера икринок *O. similis* одинакова в репродуктивной части ареала, несмотря на различия в температуре и солёности. Таким образом, у ойтаны такой структурный показатель, как средний размер яиц, остается стабильным в северной части ареала и не зависит от факторов среды. Данная закономерность, видимо, проявляется и в отношении функциональных параметров, т.е. например, в соотношениях между затратами энергии на генеративный и соматический рост. Подобная связь обнаружена у многих ракообразных и в литературе обозначается как правило кумуляты (Хмелева, 1988).

4.3. Плодовитость и ее изменчивость

Плодовитость самок - важнейший репродуктивный параметр, определяющий стратегию выживания вида в изменчивой среде обитания. *O. similis* относится к веслоногим ракообразным, у которых развитие оплодотворенных яиц вплоть до появления науплиусов протекает в тесной связи с телом самки. В работе рассматривается индивидуальная абсолютная плодовитость (ИАП) - общее число яиц, продуцируемых самкой за одну кладку (Хмелева, Голубев, 1984; Сушеня и др., 1990) и индивидуальная относительная плодовитость (ИОП) (репродуктивное усилие) - отношение объема произведенных яиц к объему самки (Хмелева, 1988).

Абсолютная плодовитость. В различных районах Баренцева моря наблюдаются существенные вариации ИАП. В Кольском заливе на протяжении всего летнего периода средняя ИАП составляет 22.4 яйца на одну кладку. В южной части Баренцева моря средние показатели кладки в 1.2 раза выше, чем в Кольском заливе. Именно здесь отмечается наибольшая ИАП *O. similis* для всего Баренцева моря - по 18 икринок в каждом яйцевом мешке. В Печорском море с востока на запад происходит постепенное возрастание количества продуцируемой икры, средняя ИАП - 25. В центральной Баренцева моря части среднее значение ИАП равняется 21. Вдоль побережья архипелага Новая Земля плодовитость варьирует в диапазоне 16-26 яиц на одну самку. Средние показатели (22) близки к таковым для центральной части моря. В северной и северо-восточной частях средняя ИАП составляет 21. Таким образом, в Баренцевом море показатели ИАП изменяются от 14 до 36 икринок на одну самку, составляя в среднем 22.

В Белом море абсолютная плодовитость варьирует от 12 до 24 яиц на одну самку. Средний показатель кладки - 16. Сравнение показывает, что рачки баренцевоморской популяции продуктивнее своих беломорских сородичей почти в 1.5 раза. В Белом море четко выражена тенденция увеличения средних показателей кладки в меридиональном направлении - с востока на запад происходит повышение с 14 до 18. С другой стороны, в отличие от Баренцева моря, такой связи не наблюдается в широтном направлении.

Сравнение с другими районами Мирового океана показывает, что наши данные во многом сходны с показателями плодовитости ойтаны в других северных и арктических морях, существенно отличаясь от величин, фиксируемых в тепловодных районах.

Репродуктивное усилие. В Кольском заливе в среднем ИОП летом равняется 23.7 %. В южной части Баренцева моря среднее значение ИОП гораздо ниже, чем в Кольском заливе - всего 16.3 %. В Печорском море с востока на запад уменьшается значение репродуктивного усилия с 18.5 до 17.5 %, для всей акватории средние показатели не превышают 18 %. В центральной области Баренцева моря средняя ИОП составляет 20 %. Причина наблюдаемого явления комплексная, связана она с укрупнением самок на фоне повышения диаметра икринок. Характерной чертой восточной зоны является очень низкое значение ИОП, среднее значение равно 15.5 %, которое вдоль побережья о-вов Новая Земля редко превышает 25 %. В северных районах относительная плодовитость выше, чем на востоке, возрастая с 17.9 до 19.6 % (в районе арх. Земля Франца-Иосифа). Определяющей причиной является повышение диаметра яиц при росте размеров самок.

Таким образом, в Баренцевом море средние показатели ИОП равны 20.4 %. В меридиональном направлении с востока на запад происходит возрастание репродуктивного усилия. В Белом море средние показатели относительной плодовитости больше, чем в Баренцевом (ИОП варьирует от 9.0 до 39.7 %, составляя в среднем 24.4 %), т.е. беломорские самки тратят больше ресурсов на формирование яиц. С востока на запад репродуктивное усилие возрастает. В отличие от Баренцева моря явно выражено увеличение ИОП с севера на юг.

Анализ данных позволяет утверждать, что ИАП и ИОП *O. similis*, размножающейся в закрытых льдом областях (например, в районе архипелага Земля Франца-Иосифа), меньше, чем плодовитость рачков, нерестящихся в открытом море. Возможно, этот феномен вызван увеличением диаметра яиц. Увеличение размеров яиц и эмбрионов и параллельное сокращение плодовитости является типичной реакцией организмов на изменение качества среды (например, Stearns, 1999). Это означает, что размеры яиц, а также ИАП и ИОП, находятся под контролем естественного отбора.

Сравнение с литературными данными показало, что средняя ИОП *O. similis* в целом не выходит за рамки аналогичного показателя у других планктонных ракообразных (Ivanova, Vassilenko, 1987). Можно предположить, что многочисленность представителей этого вида предопределена высокими значениями репродуктивного усилия самок, в основе которого лежит формирование сравнительно небольшого количества достаточно крупных яиц.

Анализ связей между температурой, соленостью и показателями ИАП и ИОП *O. similis* показывает, что четкой корреляции между рассматриваемыми показателями не наблюдается. Можно лишь говорить о слабой тенденции возрастания ИАП при повышении температуры воды и снижения данного показателя при увеличении солености.

4. 4. Компромиссы в популяциях *Oithona similis* Claus

Компромиссы (trade-offs) занимают исключительное место в теории жизненных циклов, поскольку они дают возможность на количественной основе проследить филогенетические отношения между различными признаками (морфологическими, физиологическими и т.п.) в процессе освоения представителями таксонов разнообразных биотопов (Stearns, 1999).

Физиологические компромиссы. В работах, посвященных жизненным циклам ракообразных, наиболее часто анализируются компромиссы между размерами родителей и размерами потомков; размерами родителей и количеством потомков; размерами и количеством потомков. В нашей работе мы рассматриваем взаимосвязи таких показателей как размеры самок, плодовитость (абсолютная и индивидуальная) и диаметр икринок *O. similis*.

В Кольском заливе в летний период наблюдается выраженная положительная связь размеров самок и диаметра икринок ($r = 0.709$), репродуктивного усилия ($r = 0.680$), а также репродуктивного усилия и диаметра яиц ($r = 0.970$). Менее четко проявляется отрицательная зависимость размеров яиц от величины кладки ($r = -0.200$). В южной части Баренцева моря в явном виде проявляется только прямая

зависимость размеров яиц от ИОП ($r = 0.838$), вместе с тем более сильно, чем в Кольском заливе проявляется отрицательная связь диаметра икринок и ИАП ($r = -0.310$). В Печорском море от длины тела напрямую зависят все три рассматриваемых параметра: диаметр яиц ($r = 0.580$), ИАП ($r = 0.285$), ИОП ($r = 0.481$). В центральной части моря связь между длиной рачков и их ИАП слабая ($r = 0.143$) и, напротив, зависимость размеров самок и яиц с ИОП сильная ($r = 0.812$ и $r = 0.795$, соответственно). Восточные районы характеризуются наличием еще более тесной связи размеров самок с диаметром яиц ($r = 0.943$), а также этих параметров с ИОП ($r = 0.867$ и $r = 0.947$, соответственно). В северной и северо-восточной зонах установлена прямая зависимость между ИАП и ИОП ($r = 0.663$), чего не наблюдается в других зонах Баренцева моря. В Белом море отмечается явная прямая зависимость диаметра яиц от размеров самок и ($r = 0.618$) и ИОП ($r = 0.775$). На рис. 1, 2 приведена обобщенная картина взаимосвязей функциональных и структурных показателей самок *O. similis* в Баренцевом и Белом морях.

Таким образом, в рассматриваемых частях ареала *O. similis* практически во всех случаях прослеживается прямая зависимость между размерами самок и размерами яиц и размерами самок и относительной плодовитостью. Аналогичным образом обстоит дело в отношении компромисса «размер яиц – относительная плодовитость». В большинстве случаев величина кладки обратно зависит от диаметра икринок, но только в одном случае такая связь достоверна. Анализ данных позволяет говорить о том, что с повышением ИАП происходит увеличение ИОП, тем не менее доказанным данный факт можно считать лишь для северных районов Баренцева моря и Белого моря. Наконец, только в Белом море отмечена слабой взаимосвязи длины тела рачков от величины кладки.

Установлено, что практически у всех ракообразных при увеличении размера самки, количество выметываемых ею икринок увеличивается (Хмелева, 1988). Размеры кладки (плодовитость) практически у всех ракообразных прямо связаны с размерами самок: у крупных особей кладка содержит больше яиц, по сравнению с мелкими особями (Численко, 1964, 1977; Mauchline, 1968; Ivanova, Vassilenko, 1987). Полученные нами данные не позволяют с достаточной долей уверенности говорить о том, какое самое в отношении *O. similis*. Видимо, в нашем случае акцент в перераспределении ресурсов делается в сторону возрастания размеров яиц, нежели увеличения их количества.

Компромисс «размер кладки – размер яиц» менее всего подтвержден количественными данными. В имеющихся работах обычно он постулируется как нечто само собой разумеющееся и не требующее доказательств, либо приводятся словесные описания без каких-либо цифр. Теоретически ожидаемый компромисс должен характеризоваться отрицательной зависимостью между плодовитостью и размером икринок. Полученные нами данные для *O. similis* в целом подтверждают данный факт, хотя в нашем случае можно говорить лишь о тенденции, т.к. достоверной корреляции между данными параметрами не наблюдается.

Микроэволюционные компромиссы. Для сравнения особенностей перераспределения энергетических ресурсов при размножении *O. similis* нами было проведено сопоставление взаимосвязей усредненных репродуктивных

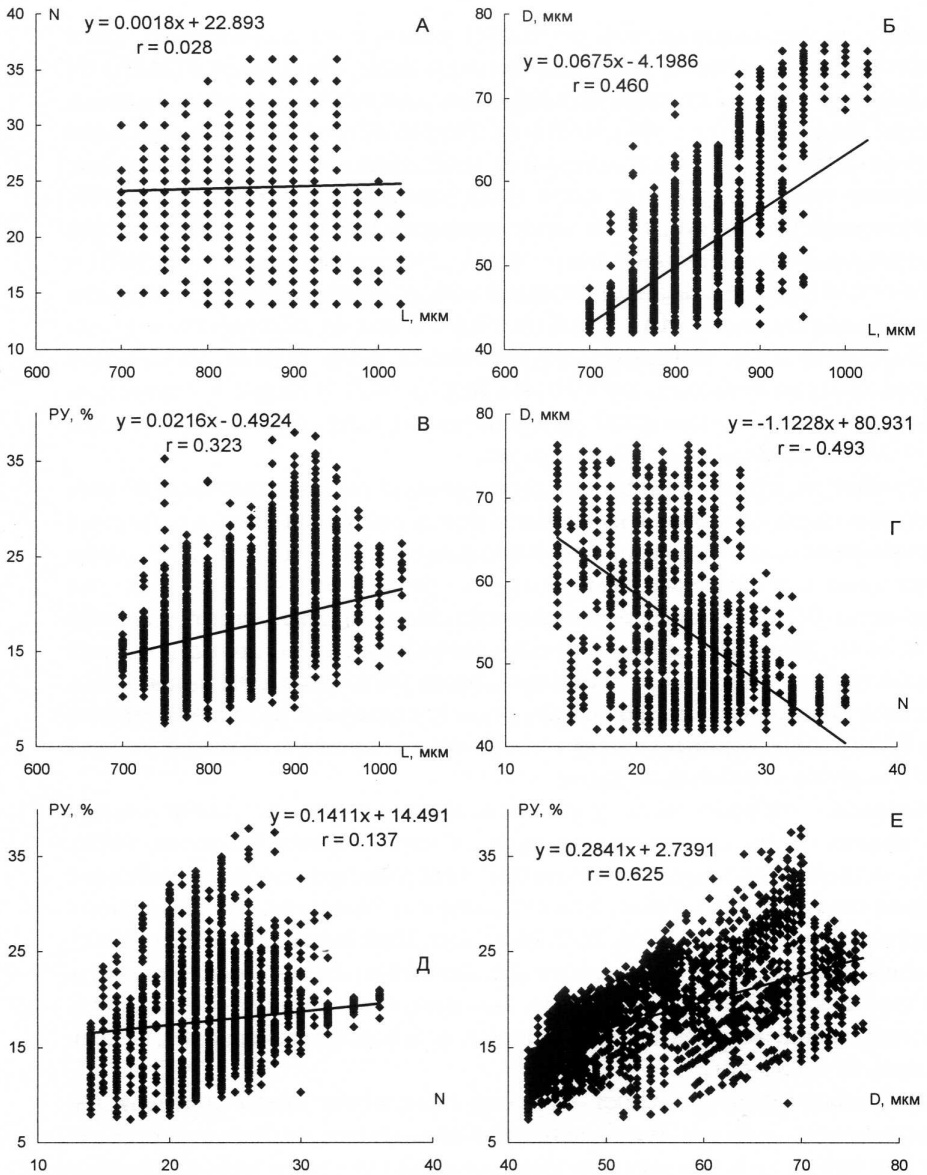


Рис. 1. Компромиссы в популяции *O. similis* в Баренцевом море: А – «величина кладки – размер самки», Б – «размер яиц – размер самки», В – «относительная плодовитость – размер самки», Г – «диаметр яиц – абсолютная плодовитость», Д – «репродуктивное усилие – величина кладки», Е – «относительная плодовитость – размер яиц», РУ – репродуктивное усилие (%), L – длина самок (мкм), N – размер кладки, D – диаметр яиц (мкм), r – коэффициент корреляции.

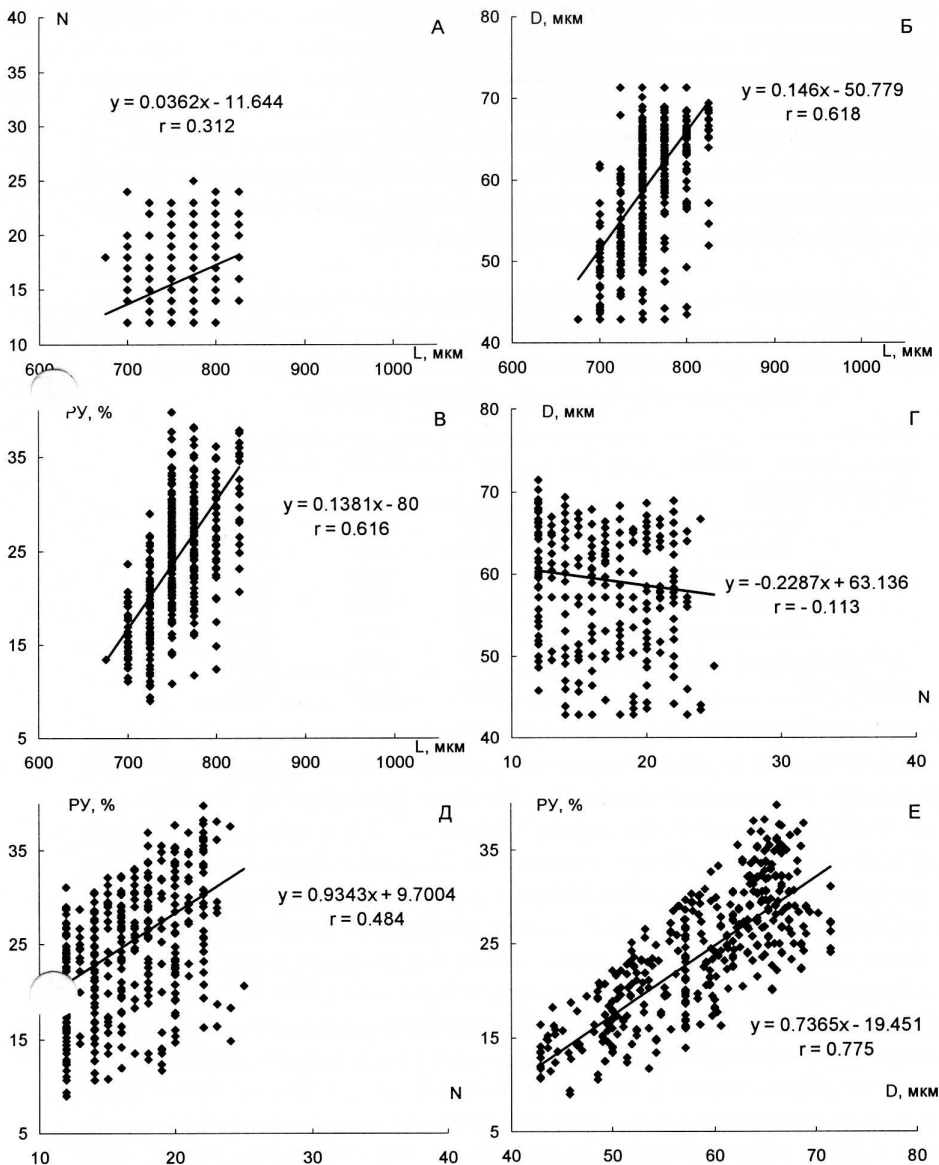


Рис. 2. Компромиссы в популяции *O. similis* в Белом море. Обозначения как на рис. 1.

характеристик из различных частей ареала. В качестве критерия зависимости средних величин кладки, репродуктивного усилия и диаметра яиц от размеров самок были выбраны коэффициенты корреляции (табл. 4). Величина кладки зависит от размеров самок в южной, юго-восточной и центральной частях Баренцева моря, а

также на всей акватории Белого моря. На популяционном уровне наиболее выражены зависимости диаметров яиц и репродуктивного усилия от длины тела самок. Для ойтаны прослеживается уменьшение размеров выметываемых самками яиц в направлении с севера на юг, и от областей с более низкими значениями температурами в область с более высокими значениями данного параметра (как в случае Белого моря). Такая же зависимость компромисса «размер самки – размер яиц» на популяционном уровне достаточно хорошо проявляется и для других групп ракообразных (Тимофеев, 1996; Lonsdale, Levinton, 1985).

Таблица 4

Коэффициенты корреляции между средними показателями абсолютной плодовитости (N), диаметра яиц (мкм), репродуктивного усилия (РУ, %) и длиной тела самок. Полужирным шрифтом обозначены статистически значимые величины на 5%-ном уровне ($0.01 < p < 0.05$).

Район	N	D, мкм	РУ, %
Баренцево море			
Кольский залив	0.22	0.95	0.92
Южная часть	0.70	0.70	0.84
Юго-восточная часть	0.87	0.98	0.98
Центральная часть	0.68	0.99	0.98
Восточная часть	0.14	0.99	0.97
Северо-восточная и северная части	0.23	0.95	0.91
Белое море	0.96	0.90	0.94

Сравнение ИАП самок одной и той же размерной группы показывает, что даже в пределах соседних зон Баренцева моря отличия могут быть весьма существенными. Так, соотношение параметров плодовитости самок размерной группы 875 мкм юго-восточной и восточной частей моря составляет 1 : 1.3. Еще более существенная разница имеет место для отдаленных локалитетов. Например, средняя плодовитость самок размером 950 мкм в популяции ойтаны южной части Баренцева моря в 1.5 раза выше, чем в северных областях. В Белом море самки *O. similis* демонстрируют более низкие показатели кладки по сравнению с Баренцевым. В одной и той же размерной группе особей эти показатели могут отличаться в 1.3 - 1.7 раза.

Межпопуляционные различия в плодовитости (компромисс «размер самки – количество яиц в кладке») обнаружены практически у всех морских ракообразных, независимо от образа жизни и способа добывания пищи. Для *O. similis* нами получены данные по зависимости плодовитости (N) от линейных размеров самки (L, мм): $N = 0.2015L + 22.845$ (Баренцево море), $N = 54.335L - 24.856$ (Белое море). При этом прослеживается зависимость количества яиц в яйцевых мешках от температуры.

Следующий важный компромисс - «размер кладки – размер яиц». Однозначно ответить на вопрос о наличии связи между этими показателями можно лишь в отношении центральной и юго-восточной области Баренцева моря, а также – Белого моря (коэффициенты корреляции составляют 0.82, 0.72 и 0.77 соответственно). Повышение уровня обеспеченности будущих потомков (эмбрионов) энергетическими ресурсами может осуществляться различными способами. В

случае *O. similis*, популяции которой существует в местообитаниях с различными кормовыми условиями, можно предполагать, что происходит простое увеличение количества питательных веществ в яйце, которое сопровождается увеличением его диаметра.

Глава 5. Сравнительный анализ жизненных циклов *Oithona similis* Claus в Баренцевом и Белом морях

В литературе понятие «жизненный цикл» является многозначным. В нашей работе под жизненным циклом понималась общая последовательность морфологических стадий и физиологических процессов, которые проходят отдельные виды за время своей жизни, эффективно связывающая одну генерацию с другой (Giller, Malmqvist, 1998). В случае популяций *Oithona similis* в Баренцевом и Белом морях цикл развития дл... около года.

На основании имеющихся материалов и литературных данных, можно сказать, что последовательная смена фаз развития *O. similis* протекает по-разному в Баренцевом и Белом морях.

В Кольском заливе зимой (ноябрь - конец марта) вид представлен в основном копепоидитными стадиями. В незначительном количестве в планктоне, присутствуют также самки и самцы. В конце апреля число самцов несколько возрастает за счет роста и развития V копепоидитов. Таким образом, именно в данный период можно говорить о начале процесса дифференциации полов. В мае происходит резкое увеличение числа самцов и самок. В июне практически вся популяция ойтаны состоит из взрослых особей, численность старших копепоидитов весьма незначительна. В середине-конце июня начинают появляться самки с яйцевыми мешками, вначале доля их невелика – не более 1-2 % от суммарного числа половозрелых женских особей. Период размножения у *O. similis* достаточно длинный. Яйценосные самки присутствуют в планктоне весь летний период и до октября, а младшие копепоидитные стадии – с июля до ноября, при этом они могут встречаться в небольших количествах и в зимний период. В Кольском заливе наблюдается равномерное изменение обилия различных возрастных стадий. Для половозрелых особей характерен один пик численности – летом, в ряде случаев на... дается два количественных максимума – летом и в начале осени. Весенний пик численности половозрелых форм связан с линькой копепоидитов, сформировавшихся в предшествующем году, летний пик – с развитием нового поколения *O. similis*, которое в июле проходит науплиальные, а в августе – копепоидитные стадии. Развитие этого поколения протекает приблизительно за два месяца: от летнего пика численности половозрелых особей, которому соответствует массовое развитие науплиусов нового поколения, до осеннего пика численности половозрелых форм. Массовое размножение самок нового поколения *O. similis* происходит в сентябре, в это время наблюдается максимальное количество науплиусов. Осенью (конец сентября - начало октября) науплиусы превращаются в копепоидитов, развитие которых приостанавливается на осенне-зимний период. Созревание этого поколения заканчивается в конце весны - начале лета следующего года, так что продолжительность полного жизненного цикла – приблизительно 10–11 месяцев: от летнего максимума численности науплиусов до

тика численности (в начале лета) половозрелых форм. В то время как основная масса копеподитов с осени приостанавливает развитие до следующего года, их небольшая часть успевает дифференцироваться на половозрелых самок, и самцов в ноябре того же года. Взяв за основу наглядное представление сезонного цикла развития ойтаны, приведенное в статье Р.В. Прыгунковой (1974), мы построили обобщенную картину протекания жизненного цикла *O. similis* в Кольском заливе (рис. 3). В южной части Баренцева моря жизненный цикл ойтаны реализуется сходным образом, что и в Кольском заливе.

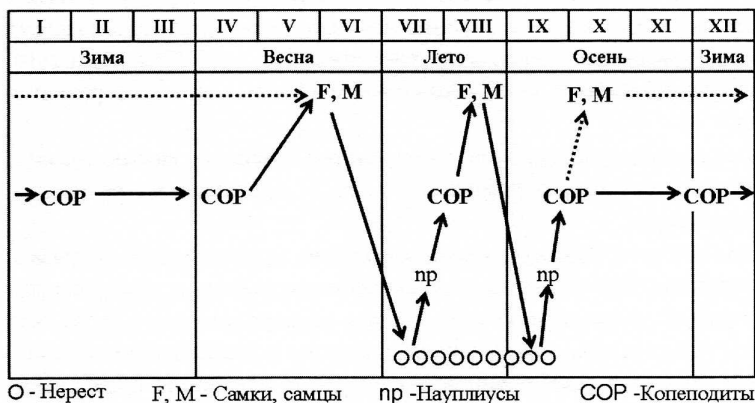


Рис. 3. Схема жизненного цикла *O. similis* в Кольском заливе и южной части Баренцева моря. Сплошными стрелками показано развитие массовых поколений, прерывистыми – образование небольшого числа взрослых особей.

В Печорском море с декабря по май количество ойтаны в планктоне незначительное, присутствуют в основном старшие копеподитные стадии и незначительное число половозрелых особей. Самцы появляются в начале июня за счет развития V копеподитов. За короткий промежуток времени 20-30 дней происходит существенное повышение численности половозрелых рачков. С конца июня начинается массовое размножение *O. similis*, в этот период велико количество яйценосных самок и науплиев, которые быстро развиваются в младшие копеподитные стадии, так что к концу июля в планктоне представлены все возрастные группы. Период размножения длится до конца сентября, после чего число самцов резко падает в результате их отмирания. Таким образом, у самцов всегда наблюдается только один четко выраженный количественный максимум – летом. В конце сентября науплиусы превращаются в копеподитов, развитие которых приостанавливается на осенне-зимний период. Развитие этого поколения протекает приблизительно за 11-12 месяцев: от летнего пика численности половозрелых особей, которому соответствует массовое развитие науплиусов нового поколения, до летнего пика численности половозрелых форм. Незначительная часть копеподитов может давать некоторое количество половозрелых стадий в ноябре. Основная доля копеподитов с осени замедляет свое созревание до следующего года. Данное поколение рачков может размножаться и в зимний период (март-апрель) при возникновении благоприятных условий, например, в зонах прикромочных льдов и

в полыньях.

В центральной и восточной частях Баренцева моря жизненный цикл *O. similis* протекает сходным образом. Зимующий фонд популяции представлен IV-V копеподитными стадиями, их численность в поверхностном слое сравнительно невелика. В начале мая в результате линьки практически все IV копеподиты превращаются в V стадию. В середине-конце мая начинается процесс дифференциации полов, из старших копеподитов формируются половозрелые особи. Начало размножения приурочено к июню, когда существенно повышается доля самок, несущих яйцевые мешки. Пик численности половозрелых особей наблюдается в начале июля. Размножение заканчивается в сентябре. Самцы в планктоне отсутствуют. Численность науплиев максимальна в самый разгар нерестового периода – в начале августа. К концу сентября все они превращаются в копеподиты I-III стадий, которые в свою очередь развиваются в старших копеподитов. Эти возрастные группы и являются доминирующими с ноября по май. Как и в предыдущем случае, незначительная часть копеподитов может небольшое количество половозрелых стадий. Видимо, некоторые особи этого поколения рачков способны размножаться и в зимний период (начиная с апреля), однако массовое развитие, как было указано выше, приурочено к весеннему периоду. Продолжительность цикла развития составляет основной генерации - 9-10 месяцев.

Отсутствие данных по сезонной динамике зоопланктона не позволяет точно описать протекание жизненного цикла ойтаны в арктической зоне. Тем не менее, схему развития можно представить следующим образом. На протяжении большей части сезона популяция *O. similis* представлена незначительным количеством копеподитных стадий. Только в начале августа активизируется процесс формирования старших копеподитов и половозрелых особей. Однако процесс этот протекает очень быстро, так что в середине августа отмечается появление самок с яйцевыми мешками, а к началу сентября приурочен пик размножения рачков. Соответственно в этот период численность половозрелых стадий максимальна, к середине месяца она существенно падает, а доля науплиусов резко повышается. Поступью нерест прекращается в конце сентября. Копеподитные стадии нового поколения появляются в планктоне в октябре, часть из них успевает развиваться до старших копеподитов, однако подавляющее количество приостанавливает свое развитие вплоть до августа следующего года. Иными словами, зимующий фонд *O. similis* представлен только копеподитными стадиями. Таким образом, общая продолжительность жизненного цикла ойтаны в высоких широтах равняется 11 месяцам (рис. 4).

В Белом море зимой (с декабря по апрель) в планктоне присутствуют главным образом копеподитные стадии. Из взрослых особей отмечается небольшое количество самок. В апреле появляются самцы, что свидетельствует о начале процесса дифференциации полов. В конце мая-начале июня численность копеподитов уменьшается в результате их массового превращения в самцов и самок. С мая отмечается присутствие яйценосных самок. Нерестовые самки присутствуют в планктоне до октября, а науплиусы – с апреля до ноября, иногда и до января.

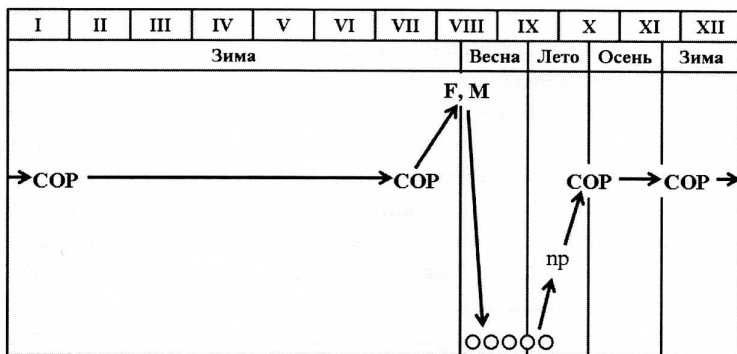


Рис. 4. Схема жизненного цикла *O. similis* в северо-восточной и северной частях Баренцева моря. Обозначения как на рис. 3.

Весенняя вспышка обилия половозрелых форм связана с развитием копеподитов, сформировавшихся в предшествующем году, летняя - обусловлена дифференцировкой рачков нового поколения *O. similis*. Эти особи в июне проходят науплиальные, а в июле - копеподитные стадии. Время развития данного поколения приблизительно составляет 2-3 месяца. Самки нового поколения *O. similis* нерестятся в июле-августе, в это время наблюдается большое число науплиев. В конце августа - начале сентября науплиусы завершают свое развитие, превращаясь в копеподитов. После чего рост рачков прекращается. Таким образом, в осенне-зимний период доминирующей группой остаются копеподитные стадии. Созревание второго поколения заканчивается весной следующего года. Весь цикл развития занимает примерно 9-10 месяцев. Небольшое количество самок и самцов в зимнем планктоне объясняется тем, что незначительная доля старших копеподитов успевает превратиться в половозрелых особей в конце октября - начале ноября текущего года. Картина сезонного развития *O. similis* в открытой части Белого море сходна с описанной ранее схемой жизненного цикла в губе Чупа (Иванова, 1963; Прыгункова, 1974).

Таким образом, количество генераций *O. similis* на исследуемой части ареала варьирует от одного до двух. Продолжительность развития летнего поколения особей изменяется от 9 до 11 месяцев.

На развитие *O. similis* существенное влияние оказывают океанологические факторы. Видимо, определяющее значение имеет температура и ледовый режим. Четко прослеживается закономерность: в более высоких широтах количество генераций сокращается.

Согласно нашим расчетам, продолжительность развития ойтаны в Баренцевом море составляет в зависимости от района 90-150 суток, т.е. во всех зонах на протяжении года следовало ожидать наличия в течение года не меньше двух генераций. В реальности картина выглядит несколько иначе. Одним из определяющих факторов являются ледовые условия отдельных областей. Ледовый покров препятствует проникновению света в водную толщу, и, как следствие, мешает развитию фитопланктона, служащего основой кормовой базы ойтаны в арктических

морях (Богоров, 1941). С другой стороны, проведенные исследования показали, что развитие фитопланктона начинается и в полностью покрытых льдом акваториях. В Баренцевом и Карском морях пик численности может совпадать по времени с апрельским сезонным максимумом ледовитости (Макаревич, 1998; Матишов и др., 1999). Исходя из имеющихся данных по специфике развития зимнего зоопланктона (Виноградов и др., 2001а, б), можно предполагать, что в некоторых районах, для которых мы отметили одно поколение ойтоны (восточная, центральная и северная часть Баренцева моря), может происходить формирование двух генераций. Однако это будет иметь место лишь при благоприятных ледовых условиях в отдельных локалитетах (полюнные зоны и участки около кромки льдов). В целом, развитие популяций в таких районах, видимо, будет протекать с формированием одной генерации.

Полученные нами данные соответствуют выявленным ранее закономерностям. В южной части Баренцева моря (губа Ярнышная) *O. similis* имеет 2 генерации в год. Расчеты показали, что при указанных температурных условиях развитие должно продолжаться не менее 90-110 суток, т.е. подтверждается реальность наличия у *O. similis* как минимум двух генераций в год (Тимофеев, 1994).

Сходная картина развития *O. similis* наблюдается в других районах Мирового океана. В морях Антарктики, в водах Канадской Арктики на протяжении года *O. similis* формирует 2 генерации (Atkinson, 1998; Ashjian et al., 2003). В Беринговом море представлены 2 генерации *O. similis* (Шагинян, 1982). Аналогично протекает жизненный цикл ойтоны в Гренландском море, однако там лишь небольшая доля особей способна формировать 2 генерации в год, для большинства рачков регистрируется только одно поколение (Ussing, 1938; Digby, 1954).

С другой стороны, в водах северо-западной части Баренцева моря, в Конгсфьордене, вполне возможно развитие 2 генераций *O. similis*: развитие первого поколения (McLaren, Corkett, 1986) - удлиненное, т.е. первые ювенильные стадии встречаются с февраля по март, однако большое количество копеподитов CI-CIII, появляется в июле и завершает свое развитие до августа-сентября. Второе поколение встречается в виде науплиев и ранних копеподитов в ноябре. Одна часть ноябрьских ювенильных особей может развиваться до взрослого состояния уже к февралю-марту, другая достигает зрелости не раньше мая (Lischka, Hagen, 2005). То же самое отмечалось и для других районов побережья северной Норвегии (Kwasniewski, 1990; Barthel, 1995). По нашим данным, в северной и северо-восточной частях Баренцева моря представлено лишь одно поколение ойтоны, основная причина отличий – климатические условия: в исследованных районах Шпицбергена поверхность воды свободна ото льда на протяжении большей части года, в то время как в зоне арх. Земля Франца-Иосифа на протяжении 5-6 месяцев присутствует стабильный слой льда. Для примера можно привести тот факт, что и в море Лаптевых на протяжении года также формируется лишь одна генерация *O. similis* (Lischka, et al., 2001).

Если суммировать данные по размерно-возрастному составу, половой структуре, особенностям репродуктивного цикла *O. similis* в Баренцевом море, можно выделить несколько группировок, существенно отличающихся друг от друга.

В прибрежной зоне (Кольский залив), южной и юго-восточной частях Баренцева моря существует популяция ойтоны, по своим характеристикам занимающие промежуточное положение между мелкой бореальной формой (характерной для Белого моря) и крупной арктической. Это подтверждается их модальными размерами 800-825 мкм, протеканием жизненного цикла и наличием на протяжении года двух генераций.

В северной и северо-восточной частях Баренцева моря обитает крупная форма *O. similis* (модальные размеры 850-875 мкм) по своим показателям наиболее близкая к арктическо-охотоморской группировке, выделенной В.С. Шуваловым (1965б). К ней вплотную примыкают по своим размерам (825 мкм) и репродуктивным свойствам популяции восточной и центральной зон Баренцева моря свойствам, характеризующиеся наличием лишь одного поколения рачков на протяжении года.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основе анализа морфологической изменчивости, размерно-возрастного состава и половой структуры в диссертационной работе показано, что наиболее важные черты биологии *Oithona similis*, широко распространенного в арктических морях, определяются, главным образом, сочетанием океанологических факторов, что находит свое отражение в географическом распределении. При этом, несомненно, важна роль и биотических условий. Размеры особей различных популяций в Баренцевом и Белом морях сильно отличаются друг от друга, то же самое относится и к схемам реализации жизненного цикла, которые имеют адаптивное значение, определяются естественным отбором и позволяют виду успешно выживать и существовать в пределах различных экосистем.

Анализ материала с точки зрения современных концепций жизненных циклов позволил нам оценить такие важнейшие параметры репродуктивной стратегии ойтоны, как размеры яиц и плодовитость. Их вариабельность во многом определяется экологической обстановкой, т.е. сочетанием биотических факторов и условий окружающей среды. Оценено влияние температуры и солёности воды в различных стадиях ойтоны на количество и размеры яиц. Полученные данные свидетельствуют о том, что, по всей видимости, плодовитость и размеры яиц каждой конкретной группировки *O. similis* в Баренцевом и Белом морях подвержены естественному отбору. Вместе с тем, градации этих показателей соответствуют условиям отдельных биотопов. Репродуктивное усилие варьирует в широких пределах. Основной механизм достижения наблюдаемых показателей репродуктивного усилия состоит в образовании икринок средних размеров. Для Баренцева моря выявлена тенденция повышения средней величины репродуктивного усилия при движении с юга на север, определяющим фактором, видимо, является температура, при которой протекает гаметогенез и формирование яиц.

Полученные данные могут послужить фундаментом для дальнейшего углубления знаний по экологии и реализации жизненных циклов массовых пелагических ракообразных, что в свою очередь может лечь в основу более детальной модели функционирования пелагических экосистем арктических морей.

ВЫВОДЫ

1. В пределах изученной части ареала у *Oithona similis* наблюдается вариация длины антеннул и их расчлененности. С севера на юг прослеживается тенденция повышения длины антеннул и щетинок. Основное значение морфологической изменчивости ойтаны – приспособление к экологическим условиям среды.

2. Численность, структура популяций и соотношение полов зависят от сезона и являются отражением отдельных этапов жизненного цикла *O. similis*. Осенью-зимой в популяции преобладают самки и IV-V копеподиты, суммарное обилие невелико. Весной отмечается увеличение доли самцов. Летом преобладают младшие копеподиты, регистрируется годовой максимум обилия *O. similis*.

3. Размеры рачков, изменчивость диаметра яиц внутри различных популяций *O. similis* определяются сочетанием океанологических и биотических факторов. С понижением температуры воды повышаются размеры особей и формируемых икринок.

4. Средние размеры яиц, показатели абсолютной и относительной плодовитости *O. similis* различных пространственных группировок сходны во всей репродуктивной части ареала вида независимо от абиотических условий.

5. В Баренцевом и Белом морях в популяциях *O. similis* отмечается положительная корреляция размеров яиц и относительной плодовитости от длины тела самок, а также репродуктивного усилия от диаметра яиц. Выявлено, что с понижением абсолютной плодовитости происходит укрупнение икринок. Установленные взаимосвязи размерно-репродуктивных характеристик имеют приспособительное значение и контролируются естественным отбором.

6. Жизненная стратегия рачков разных популяций *O. similis* сходна. Перераспределение энергии в процессах размножения смещено в сторону повышения ресурсобеспеченности яиц. Энергетический вклад самок беломорской популяции в будущее потомство выше, по сравнению с рачками, обитающими в Баренцевом море.

7. В Баренцевом море в зависимости от района на протяжении года сменяется не более двух генераций *O. similis*, в Белом море представлены минимум два поколения рачков. Время развития *O. similis* зависит в основном от океанологических и климатических условий, среди которых решающее значение имеют температура воды и, видимо, ледовая обстановка района, опосредованно влияющие на состояние источников пищи этого вида.

Список публикаций по теме диссертации

1. Дворецкий В.Г. Некоторые аспекты жизненного цикла *Oithona similis* в Печорском море // Тез. докл. Междунар. науч.- практич. конф. «Теория и практика комплексных морских исследований в интересах экономики и безопасности российского Севера», Мурманск, 15-17 марта. 2005. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. 2005. С. 29-30.

2. Дворецкий В.Г. Характеристика зоопланктона Печорского моря // Тез. докл. Междунар. науч.-практич. конф. «Теория и практика комплексных морских исследований в интересах экономики и безопасности российского Севера», Мурманск, 15-17 марта. 2005. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. 2005. С. 30-31.

3. Дворецкий В.Г. Состояние популяции *Oithona similis* в Печорском море в весенний период // Материалы XXIII конф. молод. уч. посвящ. 70-летию ММБИ (май 2005 г.). Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. 2005. С. 12-21.

4. Дворецкий В.Г. Некоторые аспекты популяционной биологии *Oithona similis* в юго-западной части Баренцева моря в весенний период // Матер. III Междунар. науч. конф. «Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах». Днепропетровск: Изд-во ДНУ. 2005. С. 38-39.

5. Дворецкий В.Г. Состав и распределение зоопланктона в Белом море в июле 2001 г. // Материалы XXIV конференции молодых ученых Мурманского морского биологического института (май 2006 г.). Мурманск: Изд-во ММБИ КНЦ РАН. 2006. С. 24-37.

6. Дворецкий В.Г. Характеристика популяции *Oithona similis* (Copepoda, Cyclopoidea) в прибрежной зоне и открытых участках Баренцева моря // Тез. докл. IX съезда Гидробиол. общ. РАН., Тольятти, 18-22 сентября 2006. Т. 1. Тольятти: ИЭВБ РАН. 2006. С. 129.

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

8. Дворецкий В.Г. Описание популяционных свойств *Oithona similis* // Матер. межд. конф. «Современные экологические проблемы Севера (к 100-летию со дня рождения О.И. Семенова-Тян-Шанского)». Апатиты. 10-12 октября 2006 г. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. 2006. С. 58-60.

9. Дворецкий В.Г. Исследование зоопланктона в районе Штокмановского газоконденсатного месторождения Баренцева моря летом 2005 года // Матер. Междунар. конф. «Нефть и газ арктического шельфа-2006», Мурманск, 15-17 ноября. Мурманск: Изд-во ММБИ КНЦ РАН. 2006. С. 95-99.

10. Дворецкий В.Г. Особенности популяционной структуры *Oithona similis* (Copepoda: Cyclopoidea) в Белом и Баренцевом морях // Докл. РАН. 2007. Т. 414. № 4. С. 1-4.

11. Дворецкий В.Г. Размерно-возрастная структура популяции и динамика численности *Oithona similis* (Copepoda, Cyclopoidea) в Кольском заливе // Материалы XXV конференции молодых ученых Мурманского морского биологического института (май 2007 г.). Мурманск: Изд-во ММБИ КНЦ РАН. 2007. С. 48-55.

12. Дворецкий В.Г. Основные подходы к оценке разнообразия зоопланктона Баренцева моря // Тез. докл. межд. науч. конф. «Естественные и инвазийные процессы формирования биоразнообразия водных и наземных экосистем» (г. Ростов-на-Дону, 5-8 июня, 2007 г.). Изд-во ЮНЦ РАН: Ростов-на-Дону. 2007. С. 103-104.

Отпечатано в издательском центре ММБИ КНЦ РАН.
Заказ № 03-07. Тираж 100 экз. Тел. 25-39-81