

УДК 574.583 (268.45)

Основные факторы формирования структуры планктонных сообществ на севере Баренцева моря в период потепления Арктики

Э.Л. Орлова*, В.Д. Бойцов, В.А. Ившин, А.В. Долгов, В.Н. Нестерова

Полярный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии им. Н.М. Книповича (ПИНРО, г. Мурманск)
e-mail: dolgov@pinro.ru

В работе рассмотрены видовой состав, распределение, особенности воспроизводства, возрастной состав и биомасса копепод в северной части Баренцева моря в 2006–2011 г. при потеплении Арктики. Выявлены основные факторы, оказывающие наибольшее влияние на основные характеристики зоопланктонного сообщества. Динамика численности *Calanus finmarchicus* определялась преимущественно интенсивностью приноса тёплых вод в Баренцево море, а *Calanus glacialis* — скоростью таяния льда и выеданием старших особей и самок пелагическими рыбами.

Ключевые слова: Баренцево море, зоопланктон, копеподы, температура, ледовая кромка.

ВВЕДЕНИЕ

Результаты большинства исследований зоопланктона на севере Баренцева моря с 1980-х до 2000-х гг. дают представление о размножении и развитии копепод в весенне-летний период в его центральной части [Skjoldal et al., 1987; Hassel et al., 1991; Melle, Skjoldal, 1998; Arashkevich et al., 2002]. Наибольшее внимание уделялось изучению структуры, размножения и жизненных циклов двух наиболее массовых видов копепод — *Calanus finmarchicus* (Gunner, 1765) и *Calanus glacialis* (Jaschnov, 1955). Также имеется информация о распределении и развитии зоопланктона в летне-осенний период, в том числе, на северо-востоке

моря [Коптев, Нестерова, 1983; Skjoldal et al., 1992; Orlova et al., 2002; Орлова и др., 2004]. В некоторых работах показана связь между температурой воды и интенсивностью дрейфа *C. finmarchicus* в Баренцево море из Норвежского моря [Helle, 2000; Бойцов, Орлова, 2004]. Большинство данных, полученных отмеченными выше авторами, характеризуют структурные и сезонные изменения состояния планктонных сообществ в условиях умеренных и холодных лет прошлого века в связи с климатическими и океанологическими особенностями этого периода.

Наступивший тёплый период, обусловивший снижение численности и изменения ви-

* Эмма Львовна Орлова (1941–2014), доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории трофологии ПИНРО, внесла огромный вклад в развитие рыбохозяйственных исследований в Баренцевом и Карском морях, изучала питание и пищевые взаимоотношения трески и других донных рыб, особое внимание уделив изучению структуры и функционирования зоопланктонных сообществ как кормовой базы рыб северных морей России. В настоящем сборнике публикуется одна из последних работ Э. Л. Орловой (в соавторстве).

дового состава зоопланктона в морях северной Атлантики [Beaugrand et al., 2002; Wassmann et al., 2008], поставил ряд вопросов о возможных изменениях в экосистеме Баренцева моря [Carmack, Wassmann, 2006; Richardson, 2008; Reygondeau, Beaugrand, 2011]. Также широко обсуждаются различные типы адаптации массовых видов копепод к условиям существования в высоких широтах, даются сценарии дальнейшего развития экологически разнородных видов на освобождающихся ото льда северных акваториях [Falk-Petersen et al., 2009; Blachowiak-Samolyk et al., 2008; Søreide et al., 2008, 2010; Leu et al., 2010, 2011; Orlova et al., 2010, 2013; Dalpadado et al., 2012]. По мнению многих исследователей [Hansen et al., 2003; Søreide et al., 2010, Leu et al., 2010] одним из важных факторов, влияющих на численность арктического вида *C. glacialis* может быть сокращение площади арктического льда и связанное с этим нарушение оптимальных сроков цветения ледовых и пелагических водорослей, что неблагоприятно отражается на питании и развитии этого вида.

Цель настоящей работы — выявить основные факторы, оказывающие наибольшее влияние на такие важные характеристики зоопланктонного сообщества, как видовой состав, пространственное распределение, сроки и продолжительность воспроизводства, возрастной состав и биомасса — на северных акваториях Баренцева моря в 2006–2011 гг. в период современного потепления Арктики.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для анализа сезонной и межгодовой изменчивости температуры воды в Баренцевом море были использованы данные ПИНРО на разрезе «Кольский меридиан» в слое 0–200 м в 2006–2011 гг., а для изучения её пространственного распределения в исследуемые годы — материалы экосистемных съёмок Баренцева моря в августе-сентябре 2006–2011 гг. Особенности ледовых условий оценивались по ежемесячным данным Мурманского управления по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды о площади, покрытой льдом, и положении кромки льда в июле-сентябре 2006–2011 гг. Для анализа условий заноса зоопланктона в Баренцево море была рассмотрена интенсивность

поступления атлантических вод с Нордкапским течением на участке разреза «Фулей — о. Медвежий» (70°40′–73°20′ с.ш., 20° в.д.) в 2006–2011 гг. Через этот разрез поступает основной поток атлантических вод, он следует на северо-восток, север и восток Баренцева моря, и динамика приноса этих вод во многом определяет физико-химические условия всего Баренцева моря. Оценка интенсивности поступления вод базировалась на результатах расчётов математической модели циркуляции [Трофимов, 2003].

Оценка межгодовых изменений численности арктических видов проводилась на примере *C. glacialis* на северо-востоке моря (76–82° с.ш. и 45–65° в.д.). По данным сетных ловов в границах выделенного участка, производился расчёт средних значений по этому виду. Также были рассмотрены изменения положения ледовой кромки в северо-восточной части Баренцева моря. Анализ ледовых условий базировался на данных National Ice Center (Suitland, USA). По оцифрованным данным спутниковых наблюдений (http://www.natice.noaa.gov/products/daily_products.html) строилось положение ледовой кромки для апреля-августа 2006–2011 гг. на первое и пятнадцатое число каждого месяца. Для каждого срока фиксировалось положение полей льда на заданной долготе (45° и 55° в.д.).

Данные по мезопланктону были собраны в период проведения совместной российско-норвежской экосистемной съёмки в августе-сентябре 2006–2011 гг. В 2006–2007 гг. исследованиями были охвачены акватории от запада до востока, а в 2008–2010 гг. — только центральные и северо-восточные районы. В качестве орудия лова использовалась сеть Джели (диаметр входного отверстия 37 см, ячея сита 180 мкм, скорость подъёма сети 0,8–1,0 м/с) [Инструкции..., 2001]. Всего было собрано и обработано 326 проб, в работе представлены данные по зоопланктону в слое 0-дно. Плотность скоплений планктонных организмов выражали в экз./м³, биомассу — в мг/м³ в сыром весе.

РЕЗУЛЬТАТЫ

ОКЕАНОГРАФИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ. Температура воды. В конце 1980-х — начале 1990-х гг. в Баренцевом море произошла смена

климатических периодов. Это проявилось в том, что отрицательные тренды в многолетней изменчивости температуры воздуха и воды сменились на положительные, т.е. началось потепление в атмосфере и в море [Voitsov et al., 2012].

В июне-октябре 2006–2011 гг. средняя температура воды в слое 0–200 м на разрезе «Кольский меридиан» была выше среднемноголетней, рассчитанной за 1951–2000 г. В 2008–2011 гг. её положительные аномалии составляли 0,4–0,8 °С, а в аномально теплые 2006 и 2007 гг. средняя аномалия в июне-октябре составила 1,3 °С (рис. 1).

Высокий уровень теплосодержания атлантических вод последнего десятилетия способствовал повышению температурного фона и на северных акваториях. Наиболее ярко это было выражено в 2006–2007 гг., когда в августе-сентябре севернее 78° с.ш. арктические воды верхнего 20–30-метрового слоя имели положительную температуру, которая на отдельных участках была на 1–2 °С (2006 г.) — 2–3 °С (2007 г.) выше нормы. Однако в 2007 г. уже на глубине 50 м площадь, которую занимали воды с температурой ниже 0 °С, была больше, чем в 2006 г. и изотерма 0 °С проходила вдоль 77° с.ш., в том числе и на северо-востоке моря.

Летом 2008 г. температура верхнего слоя северной части Баренцева моря в целом была на среднемноголетнем уровне, и только на востоке — выше его. На глубине 50 м положение изотермы 0 °С в среднем соответствовало её среднемноголетнему положению.

В августе-сентябре 2009 г. температура поверхностного слоя на большей части акватории Баренцева моря превышала среднемноголетний уровень и уровень 2008 г. на 0,5–1,0 °С. При этом на северо-востоке Баренцева моря (на участке до 81° с.ш. и 75° в.д.) температура воды превышала среднемноголетнюю на 1,5–2,0 °С. С глубиной температура понижалась и на значительной акватории в северной части моря на горизонте 50 м была ниже 1,0 °С, что соответствовало среднемноголетнему значению. В это же время к востоку и юго-востоку от архипелага Земля Франца-Иосифа воды были на 0,5–1,0 °С теплее, чем в 2008 г., что, возможно, было связано с более активным, чем обычно, поступлением атлантических вод через северные границы моря.

Летний период 2010 г. характеризовался очень слабым поступлением радиационного тепла, вследствие чего на большей части моря в поверхностном слое отмечалось пониженное теплосодержание вод. На участке Баренцева моря между архипелагами Шпицберген и Земля Франца-Иосифа к северу от 79° с.ш. температура воды верхнего слоя имела отрицательные значения. В слое пикноклина и ниже него в августе-сентябре наблюдался повышенный относительно среднемноголетних значений тепловой фон. Так, на глубине 50 м на большей части моря положительные аномалии температуры воды составляли 0,5–1,5 °С, а на отдельных участках севернее 76° с.ш. они достигали 2–3 °С.

В 2011 г. летний сезон в Баренцевом море характеризовался повышенным теплосодер-

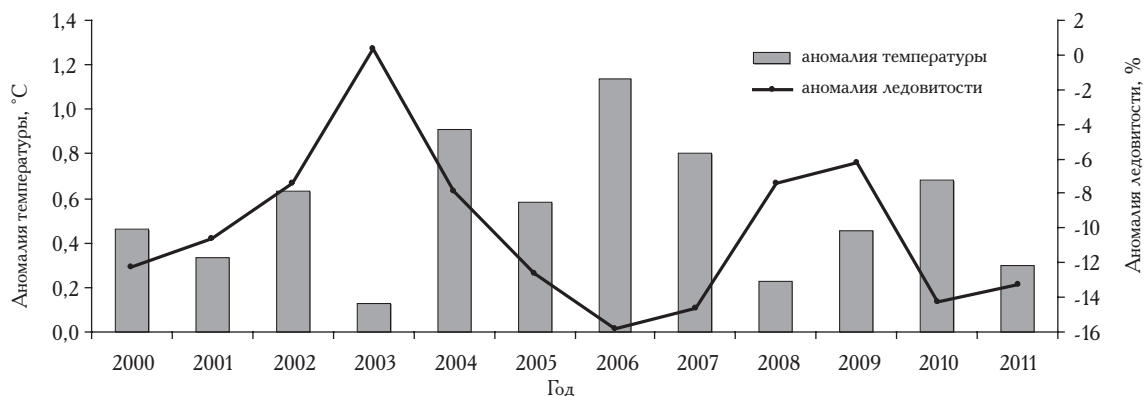


Рис. 1. Средние аномалии температуры воды в слое 0–200 м на разрезе «Кольский меридиан» Баренцева моря и его ледовитость в июне-октябре 2000–2011 гг.

жанием вод поверхностного слоя. На большей акватории моря аномалии температуры воды превышали $1,0\text{--}1,5\text{ }^{\circ}\text{C}$, а на участках севернее 76° с.ш. и восточнее 35° в.д. воды были теплее на $2,0\text{--}2,5\text{ }^{\circ}\text{C}$. Аномалии температуры в промежуточных слоях ($50\text{--}100\text{ м}$) изменялись от $-0,5$ до $+0,5\text{ }^{\circ}\text{C}$, причём положительные их значения отмечались преимущественно в секторе атлантических вод, а отрицательные — в арктических. В придонном слое температура воды была выше среднееголетней в среднем на $1,0\text{ }^{\circ}\text{C}$. По сравнению с 2010 г. воды были теплее на поверхности (до $2\text{ }^{\circ}\text{C}$) и у дна (около $1\text{ }^{\circ}\text{C}$). В промежуточных слоях в 2011 г. по сравнению с предыдущим годом воды стали

холоднее, что, вероятно, связано с изменчивостью интенсивности течений и смещением границ сезонного термоклина.

Ледовитость. Летом и осенью 2006–2011 гг. ледовитость Баренцева моря была в основном ниже среднееголетних значений (рис. 2). В июле-сентябре 2008 г. кромка льда в Баренцевом море наиболее далеко продвинулась на север на его северо-восточной акватории.

Летом 2009 г. ледовитость Баренцева моря была несколько выше, чем в 2008 г. В июле кромка льда располагалась севернее среднееголетнего положения на всей акватории моря, а в сентябре льда не было только восточнее 40° в.д. В этот период пролив между архипелага-

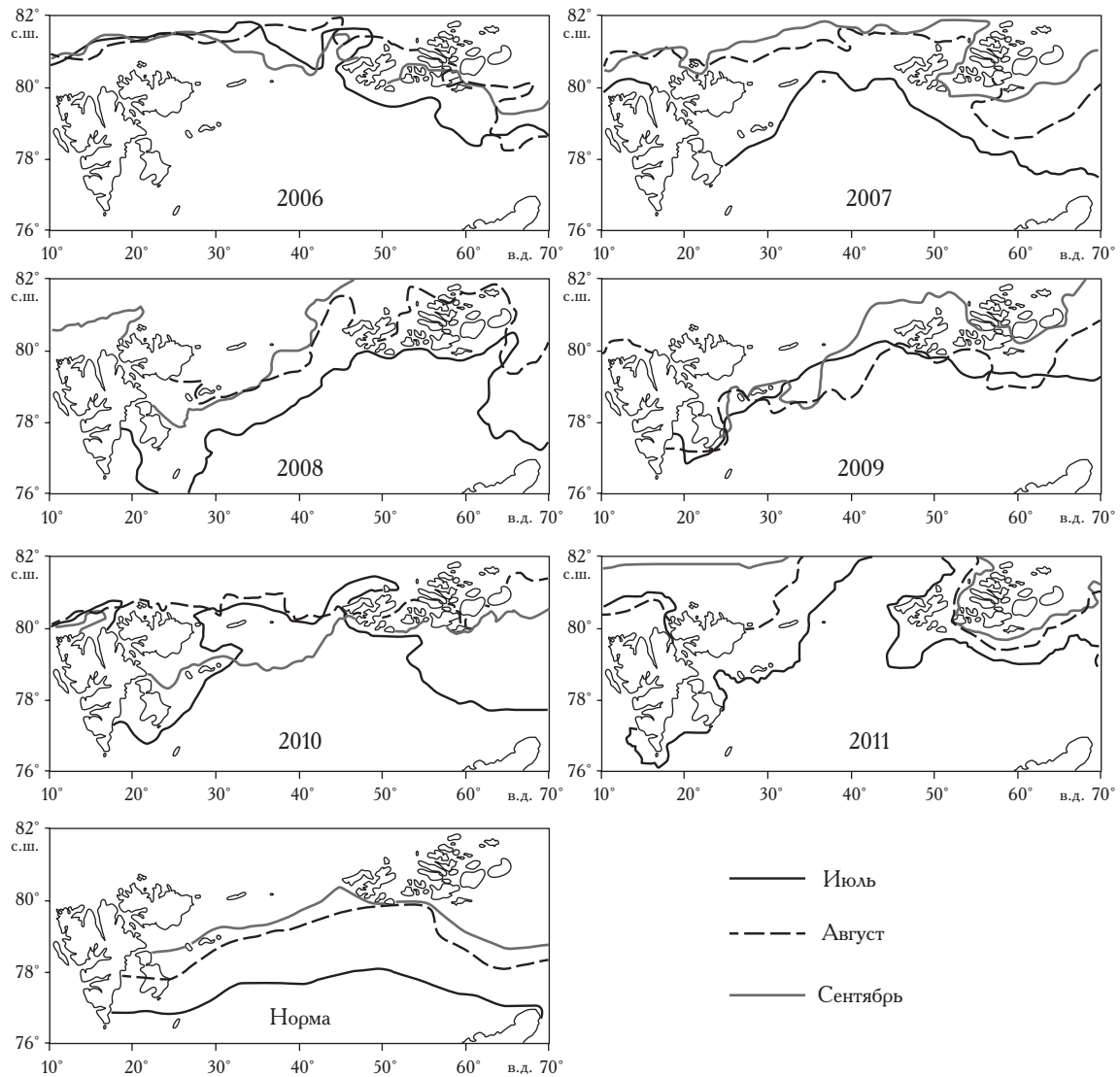


Рис. 2. Фактическое и среднееголетнее положение кромки льда в июле-сентябре 2006–2011 гг.

ми Земля Франца-Иосифа и Новая Земля был свободен ото льда (рис. 2).

В июле 2010 г. льда в Баренцевом море не было только на севере его центральной части. Через месяц всё море было свободно ото льда. В летний период 2011 г. ледовитость Баренцева моря была на крайне низком уровне. В июле отдельные ледовые поля отмечались на локальных участках, прилегающих к восточной периферии арх. Шпицберген. Интенсивные процессы таяния в августе привели к смещению границ льда далеко на север. Лёд в Баренцевом море практически не встречался южнее 80° с.ш.

В сентябре 2011 г. продолжалось дальнейшее таяние льда. Лёд отмечался в северной части арх. Земля Франца-Иосифа, а на отдельных участках моря его граница пролегла севернее 82° с.ш. По характеру распределения ледовой кромки условия 2011 г. были близки к условиям 2010 г.

Адвекция атлантических вод. Отмеченные особенности температурного и ледового режимов Баренцева моря в значительной степени были связаны с характером адвекции тёплых атлантических вод и поступлением арктических вод. Согласно полученным на разрезе «Фулей — о. Медвежий» данным, объём поступающих атлантических вод через западную границу Баренцева моря в весенний период 2006—2011 гг. имел достаточно высокую изменчивость (рис. 3). На фоне усиленной циркуляции вод за счёт действия Нордкапского течения в 2006 г. и значительно более низкого этого показателя в 2007 г., в 2008 г. было

вновь зарегистрировано предельно высокое поступление атлантических вод. В 2009 г. величина адвекции вод системой тёплых течений понизилась в сравнении с 2008 г. и была близка к среднемноголетней. В 2010 г. отмечалось некоторое увеличение переноса атлантических вод (рис. 3). После ряда лет (2008—2010 гг.) с высокой интенсивностью циркуляции вод, в 2011 г. отмечался спад адвективного поступления тепла в весенний период.

ПЛАНКТОН. Видовой состав и распределение. В рассматриваемый период на северных участках Баренцева моря доминирующий комплекс зоопланктона был представлен в основном копеподами из трёх подотрядов: Calanoida, Cyclopoida, Harpacticoida. Наиболее обильны были Calanoida, из которых наиболее часто встречались североатлантический вид *Calanus finmarchicus* и арктические виды *C. glacialis*, *Metridia longa* (Lubbock, 1854), *Pseudocalanus minutus* (Krøyer, 1845) и *C. hyperboreus* (Krøyer, 1838). Численность и соотношение указанных видов на отдельных участках моря в разные годы в значительной степени зависели от температурных условий и локальных особенностей смещения льда на север (рис. 1, 2). Особый интерес представляют данные по динамике численности *C. finmarchicus* и *C. glacialis*, играющих наиболее важную роль в формировании величин биомассы и в питании мойвы и сайки.

Численность *C. finmarchicus* на севере существенно колебалась и была связана с интенсивностью Нордкапского течения в весенний период. Выделялся 2006 г., когда большой объём атлантических вод способствовал высокой численности и широкому распространению *C. finmarchicus*. Рачки этого вида создавали скопления повышенной плотности на акватории от западных (в среднем 550 экз./м³) до восточных (в среднем 270 экз./м³) участков моря. Напротив, при более низкой интенсивности Нордкапского течения в 2007 г. скопления *C. finmarchicus* повышенной плотности наблюдались лишь на смежных участках западного и центрального районов, не превышая 175—190 экз./м³. В 2008 г. при повышенной адвекции атлантических вод весной плотные концентрации *C. finmarchicus* отмечались в проливе

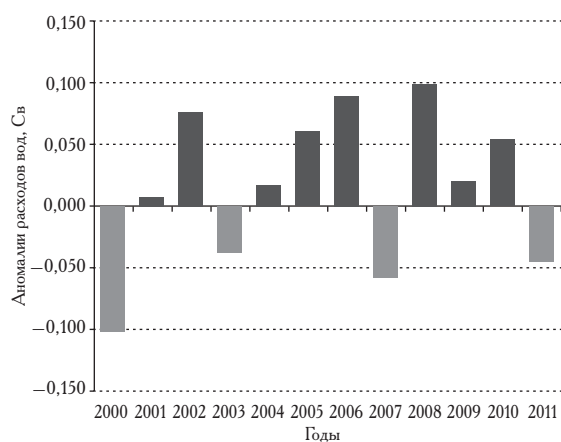


Рис. 3. Аномалии расхода вод (Св) в весенний сезон по данным на разрезе «Фулей — о. Медвежий» в 2000—2011 г.

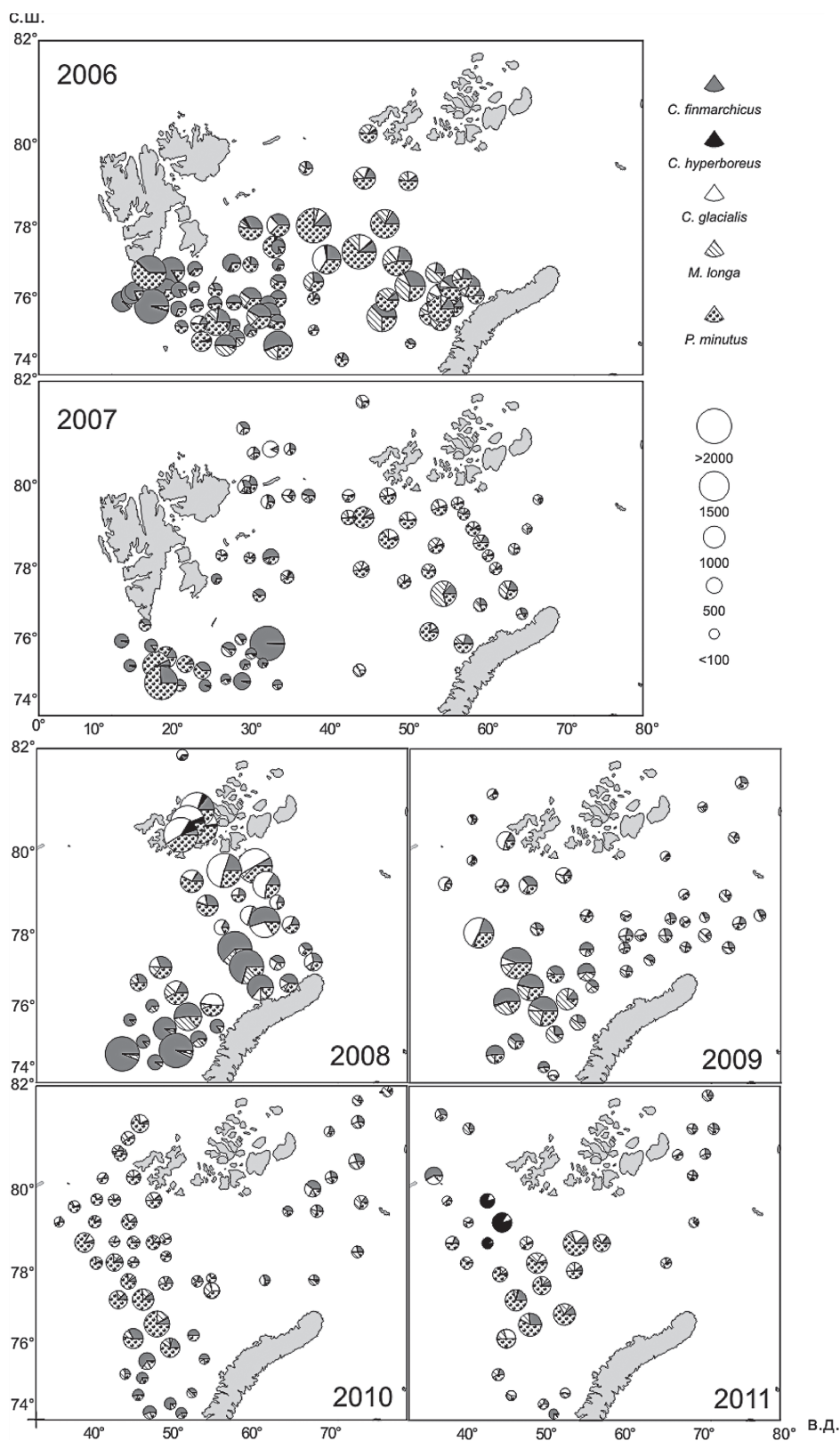


Рис. 4. Распределение разных видов копепод в Баренцевом море в августе-сентябре 2006–2011 гг. (экз./м³)

между арх. Новая Земля и Земля Франца-Иосифа (ЗФИ). При этом в районе ЗФИ его численность резко колебалась (65–1560, в среднем 485 экз./м³) (рис. 4). В то же время в 2009 г. поток атлантических вод на входе в Баренцево море имел умеренные положительные значения. В дальнейшем, с продвижением вод на восток, к лету произошло перераспределение интенсивности потоков. Так, аномалии переноса вод в центральной части моря, в районе разреза «Кольский меридиан» имели максимум за 2007–2011 гг. и уступали только показателям 2006 г. В последующие месяцы атлантические воды наиболее интенсивно распространялись в восточном, северо-восточном и юго-восточном направлениях. В 2010 г. поступление атлантических вод в Баренцево море было достаточно интенсивным, но воды в большей мере распространялись по ветвям Северной ветви Нордкапского течения (на восток от о. Медвежий) и оказывали меньшее влияние на занос планктона в восточном направлении. Похожая ситуация с распределением вод атлантического происхождения отмечалась в 2011 г., что обусловило довольно низкую численность *C. finmarchicus* на востоке (рис. 4).

Количественное распределение арктических видов в большей степени было связано с распределением холодных водных масс (рис. 5). В этих условиях *C. glacialis* в 2007 г. характеризовался довольно широким распределением и создавал скопления повышенной плотности на севере центральной части моря. Здесь его концентрации достигали в среднем 140–220 экз./м³ (максимально до 520 экз./м³). Однако первое место по численности занимал мелкий вид *P. minutus*, который в ряде случаев создавал очень плотные скопления — до 1600–4000 экз./м³ в центральной части моря (2006 г.) наряду с регулярно встречающимся видом *M. longa* (рис. 4).

В 2008 г. в северо-восточной части Баренцева моря *C. glacialis* был доминирующим видом (рис. 4). Наибольшей численности в конце августа-первой половине сентября *C. glacialis* достигал на северных акваториях района ЗФИ, где плотность его скоплений колебалась от 315 до 6735 экз./м³. На южных участках Возвышенности Персея и Новоземельской банки концентрации *C. glacialis*

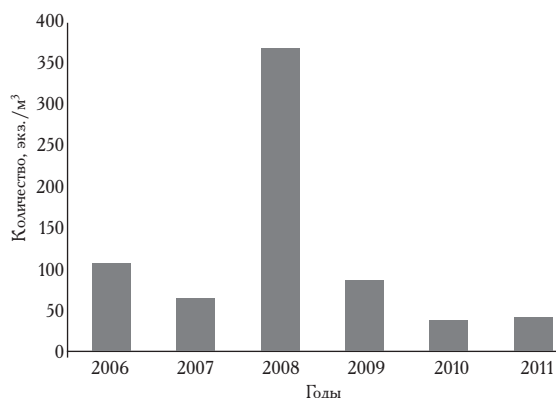


Рис. 5. Межгодовые изменения численности *C. glacialis* на северо-востоке Баренцева моря в августе-сентябре 2006–2011 гг. (экз./м³)

были минимальны, и только на севере последней они повышались до 190–240 экз./м³. Примерно тот же порядок численности *C. glacialis* наблюдался на северных участках района п-ва Адмиралтейства и в ряде случаев — в районе мыса Желания, на границе с Карским морем. В 2009 г. в связи с более высокой ледовитостью моря и более слабой по сравнению с 2008 г. адвекцией атлантических вод, мезопланктон отличался широким распространением арктических видов, среди которых на севере центральной части преобладали *C. glacialis*, *P. minutus* и *M. longa* (рис. 5). На востоке планктон был малочисленным, с заметным преобладанием *M. longa*, *P. minutus*, *C. glacialis* и *C. hyperboreus*. Океанографические условия 2010 г., достаточно близкие к таковым 2009 г., также способствовали формированию неплотных концентраций зоопланктона на большей части исследованного района, что, возможно, обуславливалось небольшой разницей в величинах уловов планктона на его северной и южной границе. По численности преобладал *P. minutus*. В 2011 г. важную роль в характере распределения зоопланктона в северо-восточной части Баренцева моря, вероятно, сыграло интенсивное смещение ледовых полей в период таяния. Так, к середине июля пролив между о-вами Новая Земля и арх. Земля Франца-Иосифа был практически свободен ото льда, что случается достаточно редко, даже в периоды тёплых лет.

В рассматриваемые годы наиболее высокой была численность *C. glacialis*, наряду с мелкими арктическими видами, в 2008 г. В этом

году во всех слоях наблюдался минимум температуры, и *C. glacialis* отмечался на большой акватории сектора арктических вод (рис. 5).

Для объяснения возможных причин крупных межгодовых флуктуаций численности *C. glacialis* были рассмотрены термохалинные характеристики водных масс в местах лова зоопланктона.

Все ловы, где присутствовал *C. glacialis*, были сгруппированы в зависимости от количества пойманных экземпляров этого вида: тысячи, сотни, десятки, единицы, доли единиц. Для каждой группы, на основе проведённых океанографических наблюдений, рассчитывались средние значения температуры и солёности в слое 0–200 м (табл. 1).

Максимальные концентрации *C. glacialis* формировались при низких значениях температуры и солёности воды (табл. 1). Таким образом, плотные концентрации этого вида были приурочены к арктическим водным массам.

Таблица 1. Средняя температура и солёность водных масс в слое 0–200 м при разной численности *C. glacialis* на северо-востоке Баренцева моря

Численность, экз.	Температура, °С	Солёность, ‰
> 1000	-0,48	34,57
100–1000	0,43	34,62
10–100	0,65	34,63
1–10	2,97	34,82
< 1	3,18	34,88

Расчёт теплосодержания вод по всем слоям в северо-восточной части Баренцева моря показал, что минимум температуры пришёлся на 2008 г. (рис. 6), когда *C. glacialis* отмечался

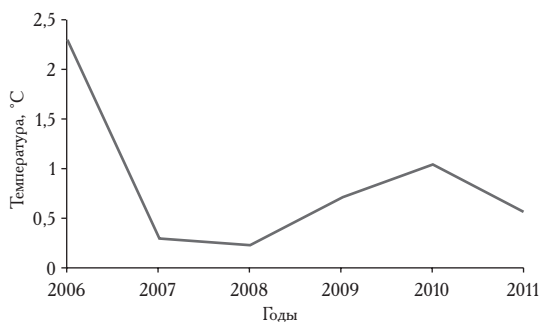


Рис. 6. Межгодовая динамика температуры воды на северо-востоке Баренцева моря в 2006–2011 гг. (°С)

на большой акватории сектора арктических вод и создавал плотные концентрации.

Размножение копепод. Различия океанографических условий отдельных лет существенно влияли на характер и скорость репродуктивных процессов, а также на развитие фитопланктона, что было детально рассмотрено для периода 2002–2007 гг. [Orlova et al., 2010]. В настоящей работе приводится лишь краткая сравнительная характеристика воспроизводства массовых видов копепод на северных участках Баренцева моря в 2006–2011 гг. О состоянии размножения копепод судили по совместному присутствию самок и самцов, что обычно свидетельствует об их размножении, нахождению яиц разного диаметра и науплий *Calanoida* разных стадий развития.

В аномально тёплом 2006 г. для *C. finmarchicus* на северо-западе моря было характерно раннее завершение размножения. Исключением были отдельные участки Западного Шпицбергена севернее 76° с.ш., Зюйдкапского (75–76° с.ш.) и Западного (74–75° с.ш.) желобов, где в конце августа в первых двух районах и в начале сентября в третьем районе ещё продолжали встречаться самки и самцы *C. finmarchicus*, а также яйца и науплии *Calanoida*. В центральной части завершающая фаза размножения *C. finmarchicus* — отсутствие яиц и низкая численность науплий *Calanoida*, отмечалась в конце августа — начале сентября на южных участках (Центральная возвышенность) и в первой половине сентября севернее 76–78° с.ш. (Возвышенность Персея). К этому периоду температура воды в верхнем 5-метровом слое составляла 7,22 °С в первом районе и 2,97–3,22 °С — во втором. У арктических видов, встречающихся на севере, в популяции *C. glacialis*, самки и самцы изредка появлялись вместе преимущественно в нижних слоях воды, однако малое количество крупных яиц *Calanus spp.* и науплий позволяет предполагать лишь начальную фазу размножения. В отличие от него, *M. longa* размножалась на довольно обширной (76–78° с.ш., 30–44° в.д.) площади, на которой встречались самки вместе с самцами, яйца и науплии *Metridia spp.* При этом размножающиеся особи *M. longa* в основном распределялись в нижних слоях воды до глубин 260–300 м, в то вре-

мя как яйца и науплии — во всех горизонтах и на большей площади. Ещё меньше был ареал *P. minutus* (77–78° с.ш. и 30–33°30' в.д.), в пределах которого во всех слоях встречались самки с преобладающими по численности самцами, хотя популяция в целом характеризовалась широким распределением. В районе Земли Франца-Иосифа на акватории 79–80° с.ш., 37–50° в.д. в 20-х числах сентября одновременно встречались самки и самцы *C. glacialis*, *C. hyperboreus* и *M. longa*, также отмечалось обилие науплий *Calanus* и *Metridia*, особенно много их было севернее 80° с.ш., что позволяет предположить размножение указанных видов. В этот период температура в районе ЗФИ в верхнем 5-метровом слое была довольно низкой (0,57–1,02 °С).

На востоке (Новоземельская банка) на акватории 76–78° с.ш. в середине сентября размножение копепод практически завершилось, на что указывала редкая встречаемость яиц и науплий *Calanus* и *Metridia*. В то же время было отмечено появление яиц и науплий *Calanus* в районе п-ва Адмиралтейства (75–76° с.ш., 54–58° в.д.) наряду с несколькими случаями совместного присутствия самцов и самок *C. glacialis* (температура 2,75–2,97 °С).

В 2007 г. сборы планктонного материала были осуществлены примерно на две недели раньше по сравнению с другими годами, благодаря чему удалось проследить более ранний период размножения копепод. В период с 15 по 20 августа в большинстве районов на западе размножение *C. finmarchicus* находилось на завершающей фазе, о чём свидетельствовала редкая встречаемость яиц и науплий *Calanoida*, хотя на южных станциях (Восточный склон Медвежинской банки, Западный жёлоб) при интенсивном прогреве верхнего 5-метрового слоя (температура до 7,14–8,25 °С) изредка встречались самки и самцы *C. finmarchicus*. Схожая картина сохранялась на обширных акваториях Возвышенности Персея (77–79° с.ш., 26–44° в.д.), но здесь с конца августа до начала сентября в пределах температур 2,10–3,55 °С периодически отмечались небольшие совместные скопления самок и самцов *C. glacialis*. Только на северо-западе этого района (79–81° с.ш.,

29–30° в.д.), где сохранялась высокая численность *C. finmarchicus*, в конце августа в значительных количествах обнаруживались яйца и науплии *Calanoida*. Обилие яиц и науплий *Calanoida*, включая *Metridia*, сохранялось на всех участках ЗФИ от 30 до 60° в.д. с конца августа до первой половины сентября в диапазоне температур 0,55–2,10 °С на западе, 1,41–2,57 °С в центре и 0,02–1,30 °С на востоке. При этом повсеместно довольно часто встречались самки и самцы *C. glacialis*, а в центре и на востоке вместе с таковыми — *C. hyperboreus*, реже — *C. finmarchicus*. Однотипная картина наблюдалась в середине сентября в большинстве районов на востоке (47–65° в.д.), где также встречались яйца и науплии *Calanoida*, но только севернее 77–78° с.ш. (Новоземельская банка) и 78–79° с.ш. (п-ов Адмиралтейства и Мыс Желания) — небольшие совместные скопления самок и самцов *C. glacialis*. Температурные условия здесь в этот период были благоприятнее: 2,98–3,82 °С на Новоземельской банке и 2,23–2,53 °С в районе Мыса Желания.

В 2008 г., когда темпы отступления льда в северо-восточной части моря были высоки (рис. 3), в первой половине сентября в центре и на востоке, при широком распределении *C. finmarchicus* и *C. glacialis*, наблюдались большие широтные различия в ходе размножения этих видов. На акватории 78°50'–79°15' с.ш., 52°13'–63° в.д., где температура верхнего слоя была положительной (0,9–2,0 °С), было характерным присутствие самок и самцов *C. glacialis*, яиц *C. finmarchicus* и *C. glacialis* и большого количества науплий. Ещё большим обилием науплий отличался район ЗФИ (82° с.ш., 51° в.д.), где температура верхнего слоя была низкой (–1,4 °С), но здесь в планктоне практически отсутствовал *C. finmarchicus*. В то же время на востоке (Новоземельская банка, п-ов Адмиралтейства) севернее 77° с.ш., где во втором районе отмечалась большая разница поверхностных и придонных температур (от –0,23–0,27 до +1,9–2,3 °С), изредка встречались совместно самки и самцы обоих видов, то есть размножение, по-видимому, продолжалось. Наибольшим обилием науплий в середине сентября характеризовался район мыса Желания (58–67° в.д.) на 78–79° с.ш.,

где при температуре в верхнем слое 1,3 °С и 0,7 °С в слое 0-дно также присутствовали яйца *C. glacialis* и *C. finmarchicus*, а в диапазоне температур в этих слоях 1,0 и 3,1 °С — только яйца *C. finmarchicus*.

В 2009 г., в соответствии с более ранним сбором материала в этом году (13–16 августа), в районе мыса Желания при температуре верхнего слоя 2,3–2,4 °С, судя по присутствию яиц разных видов калянусов, а также численности и скорости развития науплий, размножение здесь близилось к завершению. Несмотря на общую низкую численность зоопланктона в этом районе, последний отличался повышенной численностью науплий *Calanus*. Численность науплий (с преобладанием IV–VI стадий) достигала максимальных значений в слое 0–50 м — порядка 2400 экз./м³ на акватории 78°30' с.ш., 59°60' в.д. (рис. 7), где также отмечалось наибольшее количество яиц (300 экз./м³). Небольшая вспышка в развитии калянусов при численности науплий более 1500 экз./м³ была отмечена также на востоке (78°30' с.ш., 70° в.д.), но яйца здесь встречались единично. Второй максимум численности науплий (3700 экз./м³, при доминировании старших стадий) был отмечен 17–25 августа на акватории 81°12' с.ш., 43° в.д. в слоях 0–50 и 0–100 м (температура верхнего слоя 1,6 °С). В самом конце августа довольно вы-

сокая численность науплий последних стадий также сохранялась.

В 2010 г., когда сбор материала проводился в более поздние сроки (с 1 по 20 сентября), размножение копепод отражало завершающий этап. В центре в первой половине сентября яйца и науплии калянуса практически не встречались от южных участков до 78° с.ш. и появлялись только на северных границах района: яйца — единично, науплии — до 150–200 экз./м³. Близкой была ситуация в районе ЗФИ и на севере Новоземельской банки. В первом случае, при низких температурах в верхнем слое (–1,4 °С), регулярно встречались самки и самцы *C. glacialis*, и яйца в большинстве случаев принадлежали этому виду. Периодическое повышение численности науплий (максимально до 600 экз./м³) отмечалось только на отдельных участках до 80° с.ш., а севернее их встречаемость колебалась на низком уровне. Во втором случае (на севере Новоземельской банки) при температуре 1,1–1,9 °С также отмечалось присутствие самок и самцов *C. glacialis* и яиц *Calanoida*, но науплий было ещё меньше — до 110–150 экз./м³. Примерно в середине этого срока (7 сентября) на востоке мыса Желания при температуре в верхнем слое 1,6 °С также встречались самки и самцы *C. glacialis* и яйца *Calanoida* и было много науплий IV–VI стадий.

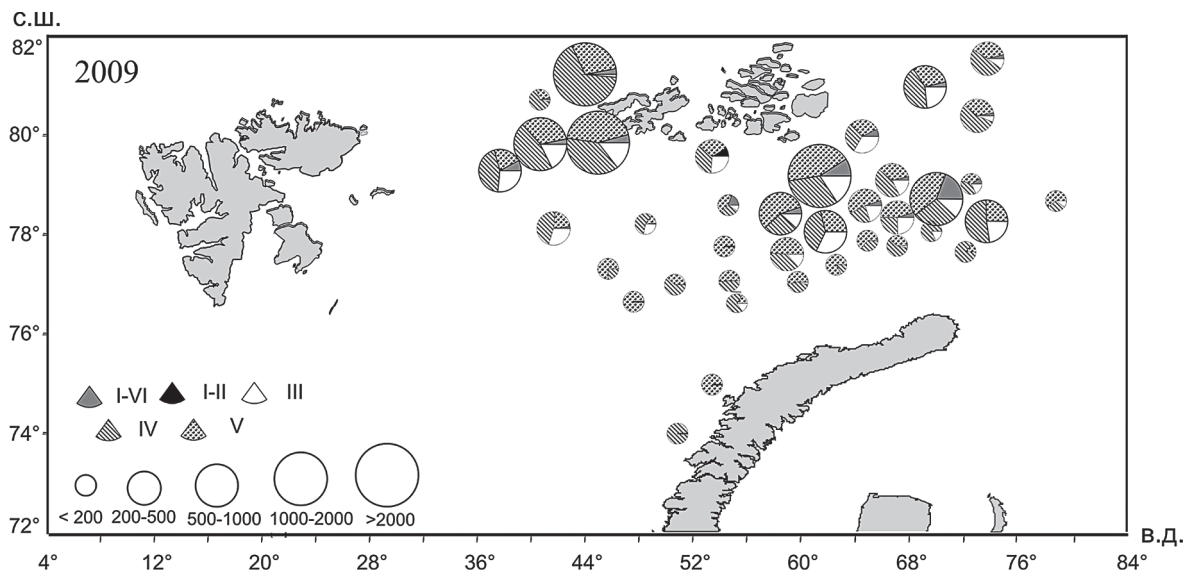


Рис. 7. Распределение науплий различных возрастных групп в слое 0–50 м на северо-востоке Баренцева моря в августе–сентябре 2009 г., экз./м³

В 2011 г. ситуация была близка к таковой в 2010 г., что было связано со сходными сроками сбора материала. В первой половине сентября в центре и на востоке моря от южных до северных границ (78° с.ш.) сохранялся низкий уровень размножения копепод, за исключением *M. longa* и *C. hyperboreus*. Только в районе ЗФИ севернее 80–81° с.ш. в конце месяца регулярно встречались все элементы, свидетельствующие о размножении *C. finmarchicus* и *C. glacialis*: яйца до 10–20 экз./м³, науплии максимально до 200–350 экз./м³, взрослые самки и самцы — единично.

Возрастная структура копепод. Специфические условия 2006 г. и продолжительный период отсутствия льда в Баренцевом море стали причиной ускоренного размножения и развития зоопланктона. В результате на северной

акватории моря (76° с.ш. и выше) повышенная численность молоди *C. finmarchicus* I–III стадий сохранялась лишь на северо-западе, где размножение этого вида продолжалось до начала сентября, а вдвое большая часть рачков достигла IV–V стадии (табл. 2). В центре моря молодь *C. finmarchicus* и *C. glacialis* незначительно преобладала над взрослыми особями, и только на востоке это преобладание было значительным (табл. 2). Исключение составляла *M. longa*, у которой преобладание молоди было существенным на всей акватории.

В 2007 г. в популяциях *C. glacialis* и *C. finmarchicus* доля молоди I–III стадий была выше, чем в 2006 г., но её количественное распределение было неравномерным. В конце августа — начале сентября на северных акваториях моря повышенной численностью молоди

Таблица 2. Видовая и возрастная структура копепод в Баренцевом море в 2006–2011 гг., экз./м³

Стадия	Запад				Центр			Восток				
	<i>C. finmarchicus</i>	<i>C. glacialis</i>	<i>M. longa</i>	<i>C. hyperboreus</i>	<i>C. finmarchicus</i>	<i>C. glacialis</i>	<i>M. longa</i>	<i>C. hyperboreus</i>	<i>C. finmarchicus</i>	<i>C. glacialis</i>	<i>M. longa</i>	<i>C. hyperboreus</i>
2006												
I–III	204	0,7	5,3	0,5	83	58	111	8,1	114	104	75	6
IV–V	531	8	4,9	2,9	67	51	21	25	5	28	2	12,5
2007												
I–III	15	127	16	0,3	38	95	45	1,3	116	42	55	0,8
IV–V	77	22	11	2,8	43	43	18	7,6	6	27	39	6,4
2008												
I–III	–	–	–	–	174	907	30	95	341	214	2	0,5
IV–V	–	–	–	–	44	80	17	8	432	10	4	1,6
2009												
I–III	–	–	–	–	136	260	53	15	175	144	58	1,5
IV–V	–	–	–	–	29	19	18	19	32	20	12	9,1
2010												
I–III	–	–	–	–	44	95	44	1,6	30	10,5	45	0,8
IV–V	–	–	–	–	22	17	89	4,0	41	6,7	17	4,1
2011												
I–III	–	–	–	–	33	43,1	36,7	0,4	83,9	64	83,4	0,4
IV–V	–	–	–	–	34	5,4	9,9	2,5	22,9	2,7	12,5	2,9

Примечание. Запад — 18–32° в.д., центр — 30–45° в.д., восток — 45–65° в.д.

характеризовался *C. glacialis*. В целом на западе молоди было немного, но при этом только у *C. finmarchicus* значительная часть перешла в старшие стадии (табл. 2). Несколько больше молоди *C. finmarchicus* было на северо-западе Возвышенности Персея (78–81° с.ш., 25–30° в.д.) — 77 экз./м³ (или 33%), как и молоди *C. glacialis* — 140 экз./м³ (или 86%). В этот же период в западной части ЗФИ в популяциях *C. finmarchicus* и *C. glacialis* молодь составляла 43 и 50% соответственно, постепенно увеличиваясь в центральной части района до 71 и 65%. Однотипная картина сохранялась на востоке (Новоземельская банка), где в первой половине сентября в популяциях *C. glacialis* и *C. finmarchicus* по-прежнему доминировала молодь (64–74%). В районе мыса Желания (60–65° в.д.) в середине сентября численность молоди оставалась повышенной, особенно на северных участках (78–79° с.ш.). Суммарное количество молоди в центре и на востоке моря было небольшим (табл. 1).

В 2008 г., когда в северо-восточной части моря темпы отступления льда отличались повышенной скоростью (рис. 2), в конце августа-первой половине сентября ситуация характеризовалась здесь повышенной численностью молоди *C. finmarchicus* наряду с необычно высокой численностью молоди *C. glacialis*. Максимальные концентрации молоди *C. glacialis* были отмечены в районе ЗФИ, где уловы достигали 2000–2300 экз./м³. Однако севернее 82° с.ш., 51° в.д. видовая структура в комплексе *Calanus spp.* изменилась: *C. finmarchicus* из планктона практически выпал, *C. hyperboreus* встречался единично на III–IV стадии, и только численность молоди *C. glacialis* сохранялась на высоком уровне. Высокая численность молоди *C. finmarchicus* и *C. glacialis* отмечалась и на восточных акваториях в первой половине сентября. Наибольшую площадь эти виды занимали в районе мыса Желания, при этом если на широте 76–77° с.ш. значительная часть *C. finmarchicus* была представлена старшими особями, то севернее доминирование молоди сохранялось. У *C. glacialis* молодь преобладала повсеместно. В 2009 г. в середине августа молодь *C. finmarchicus* и *C. glacialis* в центре и на востоке моря доминировала, а переход в старшие стадии только начинался. В 2010 г.

в центральной части моря у *C. finmarchicus* в первой половине сентября на акватории до 78° с.ш. наиболее значительную часть составляли особи III и IV (V) стадии. Однако севернее 78° с.ш. структура популяции этого вида характеризовалась чередованием небольших скоплений рачков разных стадий (I–V, I–III) и их единичной встречаемостью на самых северных участках. *C. glacialis*, напротив, при редкой встречаемости до параллели 78° с.ш., севернее стал появляться в возрастающих количествах исключительно в виде молоди. В районе ЗФИ похожие ситуации во второй половине сентября периодически повторялись, и хотя отличались более ярко выраженным формированием зимующих стадий обоих видов, в целом создавали картину их крайне беспорядочного распределения (рис. 4). В 2011 г. преобладание молоди на северных акваториях сохранялось у всех видов копепод (исключая *C. hyperboreus*) и было примерно на таком же уровне, как в 2010 г., однако старших особей было значительно меньше (табл. 2).

Биомасса копепод. Изменчивость видового и возрастного состава копепод, в свою очередь, отразилась на величинах биомассы зоопланктона. Их величины были наиболее высокими в 2006 г., что в первую очередь было связано с интенсивным приносом, широким распространением и высокими темпами развития *C. finmarchicus* и в наибольшей степени проявилось на западе (рис. 8). В центре повышенные биомассы формировались за счёт старших стадий калянусов всех трёх видов, на северо-востоке — за счёт старших стадий *C. glacialis* и *C. hyperboreus*, в то время как *C. finmarchicus* во втором случае играл существенную роль в основном на более южных акваториях. Подобная ситуация при высокой роли в формировании биомассы крупных арктических видов сохранялась и в 2007 г.

В 2008 г. под влиянием понижения теплосодержания атлантических вод и повышения теплосодержания арктических вод происходило расширение ареалов как *C. finmarchicus*, который преобладал в потоках тёплого Новоземельского течения, так и *C. glacialis*, который доминировал на северо-востоке. Максимальные биомассы достигали соответственно за счёт *C. finmarchicus* 500–1600 мг/м³ на южных

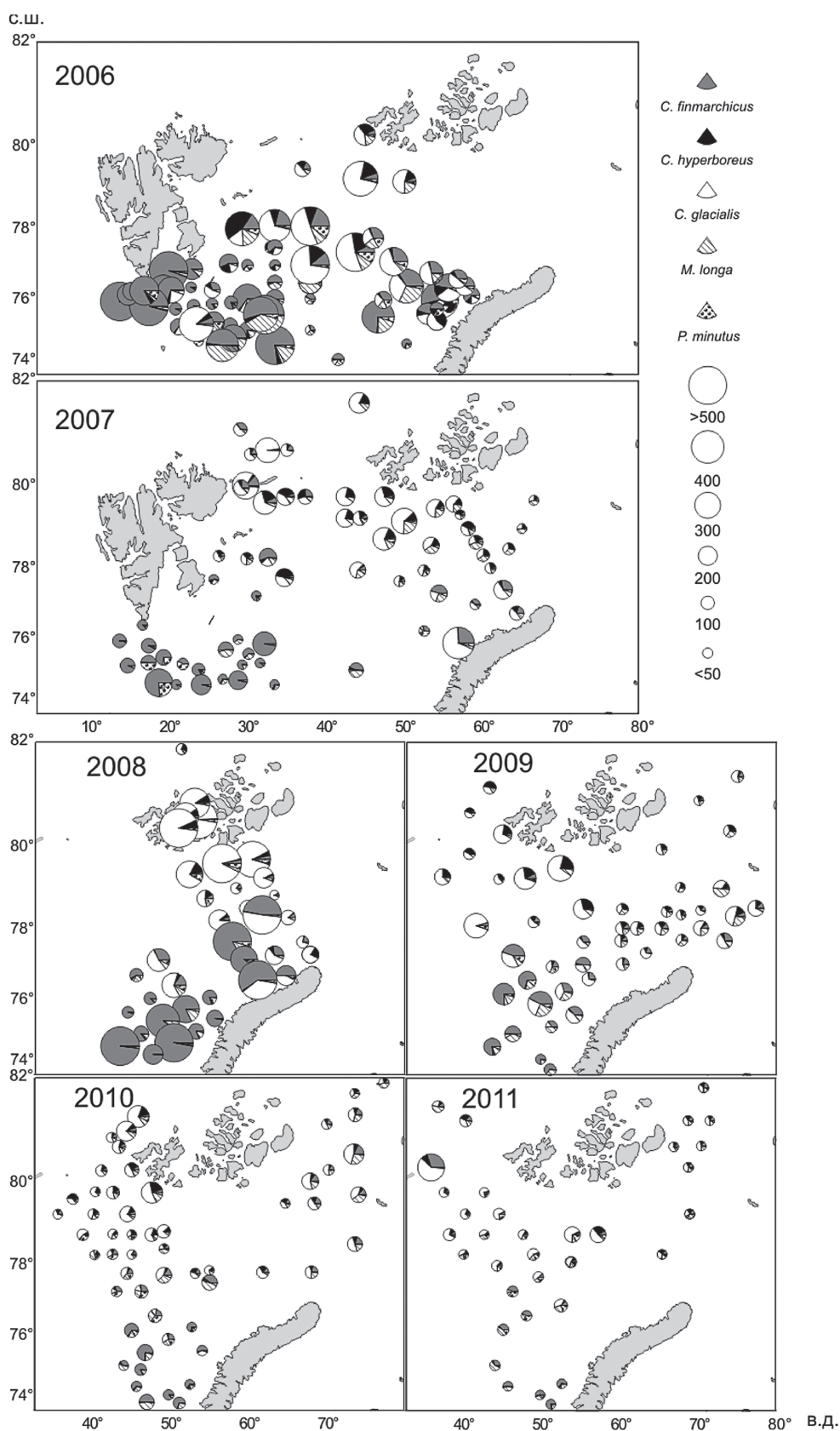


Рис. 8. Распределение биомассы копепоид в Баренцевом море в августе-сентябре 2006–2011 гг. ($\text{мг}/\text{м}^3$)

акваториях и 300–470 мг/м³ на севере Новоземельской банки; за счёт *C. glacialis* 330–820 мг/м³ на северо-востоке (рис. 8). В 2009 г. биомассы формировались за счёт небольшого числа копепоидов *C. finmarchicus* и *C. glacialis* преимущественно младших стадий. Небольшое исключение составлял *C. hyperboreus*, в популяции которого в центре и на востоке значительную долю составляли старшие особи. В целом биомасса зоопланктона, особенно на востоке моря, была довольно низкой (рис. 5), что из-за доминирования науплий последних стадий развития и низкой численности копепоидов не отражало уровня её потенциального развития в этом году. В районе ЗФИ максимальные биомассы за счёт *C. glacialis* достигали 155–160 мг/м³, на втором месте был *C. hyperboreus* (30–55 мг/м³). Ещё ниже биомассы в указанном районе были в 2011 г., составляя за счёт отдельных видов максимально 20–40 мг/м³ (*C. glacialis*), 10–15 мг/м³ (*M. longa*), 9–12 мг/м³ (*C. hyperboreus*) и 3–8 мг/м³ (*P. minutus*). Таким образом, в рассматриваемые годы *C. glacialis*, с одной стороны, играл ведущую роль в формировании величин биомассы на северо-востоке, с другой — их значения постепенно снижались.

Для выяснения возможных причин влияния ледовых условий на численность *C. glacialis* нами был рассмотрен ледовый режим на 77,5° с.ш. на северо-востоке Баренцева моря между 45 и 55° в.д. в 2007–2009 гг. (рис. 9).

В соответствии с нашими данными, в 2007 г. южная кромка льда проходила по 77,5° с.ш. с начала мая по середину июня (рис. 3). Таким образом, пик цветения ледовых водорослей и фитопланктона пришёлся на одни и те же сроки. В 2008 г. цветение фитопланктона на этой широте приходилось на вторую половину июня (момент отступления льда). Соответственно, разница во времени пиков цветения ледовых водорослей и фитопланктона составила около 7 недель, что является весьма благоприятным фактором для развития *C. glacialis* [Søreide et al., 2008]. Ледовые условия в 2009 г. так же, как и в 2008 г., могли благоприятно отразиться на численности *C. glacialis*. Сроки между предполагаемыми пиками нереста ледовых водорослей и фитопланктоном составили около 6 недель. Вместе с тем резкое отступление льдов к северу и повышенная температура воды на северо-востоке в 2009 г., открывшие обширные пищевые области для *C. glacialis*, возможно, обусловили смещение развития от ледовых

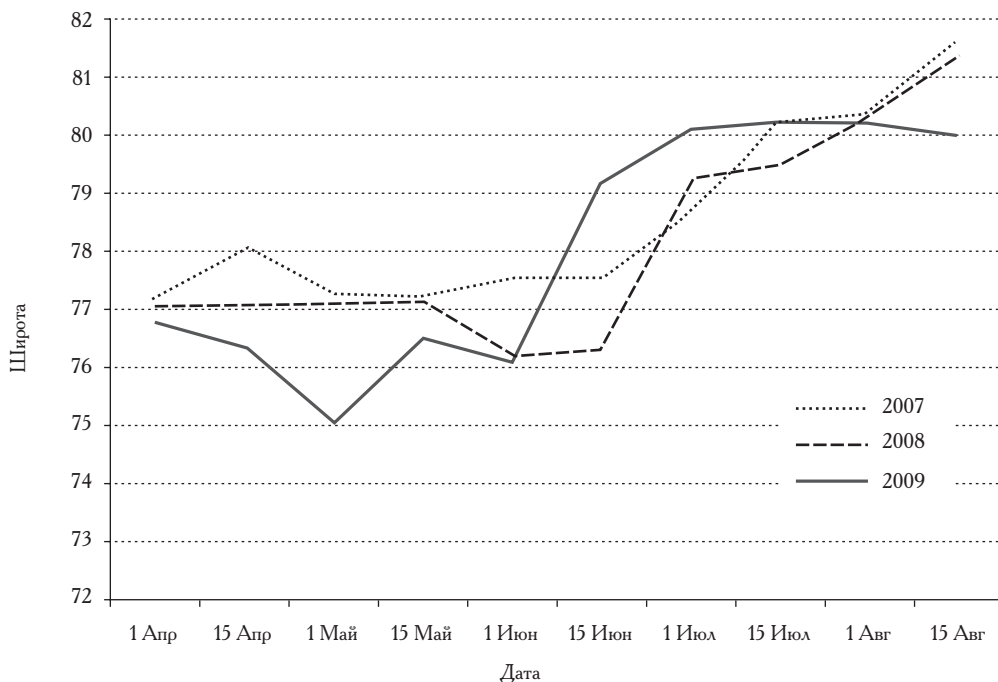


Рис. 9. Среднее положение ледовой кромки на участке между 45 и 55° в.д.

водорослей к фитопланктону. Это могло стать ограничивающим фактором на ранних этапах формирования численности *C. glacialis* и привести к задержке в его развитии. Таким образом, межгодовые изменения ледового покрова в северной части Баренцева моря в эти годы могли оказать влияние на вариабельность численности *C. glacialis*.

ОБСУЖДЕНИЕ

Океанографический режим Баренцева моря определяется целым рядом факторов. В весенне-летний период наибольшее значение для экосистемы моря имеют интенсивность адвекции тепла атлантическими водами системой Нордкапского и Мурманского течений, радиационный прогрев верхних слоёв, распространение арктических водных масс и ледовитость моря. Несмотря на то что географические границы распределения вод разного генезиса в Баренцевом море относительно постоянны [Ожигин, Ившин, 1999], их основные характеристики (температура и солёность) довольно изменчивы, что позволило другим авторам использовать в качестве границ водных масс положение изотерм [Орлова и др., 2007; Dalpadado et al., 2012].

В 2006–2011 гг., когда наблюдались значительные межгодовые вариации океанографических факторов, последние оказывали решающее влияние на состояние зоопланктона и такие важные его составляющие, как видовой состав, количественно-пространственное распределение, продолжительность репродукции, возрастной состав и биомасса.

Наиболее показательными для двух массовых крупных видов копепод — *C. finmarchicus* и *C. glacialis*, обеспечивающих высокую продуктивность Баренцева моря и пищевое обилие для основных планктофагов (мойва и сайка), являются аномально тёплый 2006 г. и холодный 2008 г. В первом случае, совпавшем с высоким уровнем адвекции (рис. 3), распределение *C. finmarchicus* было очень широким. Завершение его размножения в 2006 г. в основном было отмечено в начале сентября, и только на отдельных участках в конце августа-начале сентября ещё продолжали встречаться совместно самки и самцы *C. finmarchicus*, а также яйца и науплии Calanoida.

Формируемые за счёт *C. finmarchicus* численность и биомасса были высокими (соответственно более 200 экз./м³ и 87 мг/м³). Максимальные величины биомассы (225–372 мг/м³) в основном формировались на западе (Зюйдкапский жёлоб) за счёт массового созревания рачков, в то время как в центре и особенно на востоке молодь *C. finmarchicus* (I–III стадий) преобладала над взрослыми особями (табл. 2).

В 2008 г. специфика океанографических условий формировалась за счёт многих факторов: максимального уровня адвекции (рис. 3), повышенной скорости отступления льда, пониженными температурами, что обусловило высокую численность как *C. finmarchicus*, так и *C. glacialis*. Соответственно, этот год характеризовался повышенной численностью молоди обоих видов при максимальной концентрации молоди *C. glacialis* в районе ЗФИ (2000–2300 экз./м³), где размножение продолжалось в сентябре. Максимальные биомассы достигались соответственно за счёт *C. finmarchicus* — 500–1600 мг/м³ на южных акваториях и 300–470 мг/м³ на севере Новоземельской банки; и за счёт *C. glacialis* — 330–820 мг/м³ на северо-востоке.

Наблюдаемое в отдельные годы обилие молоди копепод могло быть обусловлено не только особенностями размножения, но и воздействием на взрослую часть популяции планктонных рыб, особенно мойвы, которая в короткие сроки (3–4 суток) может полностью выесть копепод на локальном участке [Hassel et al., 1991].

Данные по структуре зоопланктона в другие годы, различающиеся по океанографическим условиям, в значительной степени согласуются с таковыми в тёплые годы (2002, 2004, 2005) в северо-восточной части Баренцева моря [Орлова и др., 2007].

В 2002 г. северное положение ледовой кромки и усиление адвекции системой тёплых течений в летний период способствовали интенсивному приносу зоопланктона из Норвежского моря, его состав был смешанным (атлантические, арктические виды). В районах распределения арктических водных масс севернее 78° с.ш. видовой состав копепод характеризовался большими различиями в соотноше-

нии доминирующих видов — *C. finmarchicus*, *P. minutus* и *C. glacialis*. На обширном пространстве, занятом смешанными водами, в видовой структуре планктона на фоне резкого повышения численности *P. minutus* произошло столь же резкое падение численности *C. finmarchicus*. В итоге численность разных видов иногда колебалась в несколько раз. Биомассы были довольно высокими — от 4–6 до 20 г/м² в сухом весе. При этом была отмечена слабая роль *C. finmarchicus* в формировании биомасс. Несмотря на его доминирование по численности, по биомассе он занимал только третье место, в то время как *C. glacialis* вносил наибольший вклад в биомассу (44%), находясь по численности на третьем месте.

В 2004 г вследствие южного положения ледовой кромки на северо-востоке моря в июле и повышенных темпов разрушения льда в августе основу планктонного сообщества составляли арктические виды, отмечался дефицит *C. finmarchicus*. В связи с обилием в арктических водах молоди копепоид, формируемые ими биомассы были низкими и не превышали 200–400 мг/м³ или 3–5 г/м².

В 2005 г. в результате ослабления адвективного переноса тепла и более позднего освобождения ото льда восточных акваторий отмечено значительное снижение численности тепловодных видов. Порядок биомасс зоопланктона был примерно таким же, как и в 2002 г., их основные величины формировались в конце сентября за счёт *C. glacialis* V стадий. Спецификой этого года было ограниченное по площади распределение арктических водных масс.

Особенности структуры зоопланктонных сообществ в исследованные годы находят косвенное подтверждение в динамике распространения водных масс различного происхождения в Баренцевом море. Несмотря на устойчивый рост площади, занятой атлантическими водами с температурой более 3 °С с конца 1990-х гг., в 2008 г. наблюдалось значительное снижение этого показателя [Dalpadado et al., 2012]. Одновременно в 2008–2009 г. отмечалось резкое возрастание площади, занятой арктическими водами (температура менее 0 °С). Это привело к возрастанию в 2008 г. численности арктического вида *C. glacialis*.

Кроме того, в 2007–2008 гг. на северо-востоке Шпицбергена (Рийп-фьорд, 80°36' с.ш., 21°08' в.д.) норвежским учёным удалось выявить внутренние механизмы влияния океанографических факторов на численность *C. glacialis* по состоянию ледового покрова и сезонной обеспеченности этого вида пищей — ледовыми водорослями, играющими важную роль в его воспроизводстве и росте [Falk-Petersen et al., 2009; Søreide et al., 2008, 2010; Leu et al., 2011]. В соответствии с выявленными ранее закономерностями [Hirche, Kosobokova, 2003; Tamelander et al., 2008; Søreide et al., 2008], *C. glacialis* начинает питаться ледовыми водорослями в начале размножения подо льдом ранней весной, а после разрушения льда в июле-сентябре переходит на питание пелагическими водорослями. Таким образом, в годы с меньшим ледовым покрытием происходит сокращение временного интервала между сроками цветения ледовых водорослей и фитопланктона, что вызывает потенциальную несогласованность между пиком фитопланктона и онтогенетическим развитием *C. glacialis*. Установлено, что период продолжительностью два месяца между пиком цветения ледовых водорослей и фитопланктона является оптимальным для воспроизводства и роста *C. glacialis* при температуре от –1,6 °С в конце апреля до 0,5 °С в начале июня.

Характер разрушения ледового покрова в Рийп-фьорде в 2007–2008 гг. и связанные с ним условия питания *C. glacialis* резко различались [Leu et al., 2011]: в 2007 г. этот район характеризовался умеренным скоплением и средними сроками разрушения льда, в то время как в 2008 г. лёд начал разрушаться очень поздно и его скопление было очень высоким. В первом случае это способствовало оптимальной синхронизации цветения ледовых и пелагических водорослей, во втором — сокращению временного интервала между сроками цветения ледовых водорослей и фитопланктона. В результате, по данным этих авторов, 2007 г. характеризовался высокой численностью и биомассой *C. glacialis* и резким сокращением этих показателей в 2008 г.

По нашим данным, в эти годы картина на северо-востоке была противоположной, и пик численности *C. glacialis* наблюдался в 2008 г.

Причиной этого, вероятно, были большие различия указанных районов по динамике морского льда: в северо-западной части Баренцева моря кромка льда в июле-сентябре занимала наиболее южное положение, в то время как северо-восточная часть характеризовалась ранним освобождением ото льда, особенно в 2008 г., когда интенсивное таяние происходило в восточной части рассматриваемой акватории (вдоль 55° в.д.). Ледовая кромка в 2009 г. к концу зимнего сезона имела максимальное южное положение за рассматриваемые годы. Разница между границами полей льда в 2009 и 2007–2008 гг. в западной части исследований на начало мая достигала более 120 морских миль. В середине июня на восточных участках (55° в.д.) произошла резкая перестройка процессов таяния, вследствие чего лёд стал стремительно разрушаться. Через месяц (начало июля) граница льдов сместилась к 80° с.ш., что на 50–100 морских миль севернее положения кромки предыдущих лет. В дальнейшем граница льда в 2009 г. практически не изменилась, тогда как в 2007–2008 гг. лёд таял весь тёплый сезон года, и открытая вода наблюдалась севернее 81° с.ш.

В соответствии с концептуальным представлением о режиме первичного продуцирования в европейской Арктике вдоль широтного градиента [Leu et al., 2011], сроки цветения ледовых водорослей и фитопланктона имеют значимые отличия в зависимости от широты. Согласно этому представлению, пик цветения ледовых водорослей на широте $77,5^\circ$ с.ш. приходился на начало мая, пик цветения фитопланктона на этой широте — на середину июня.

Сравнивая данные о сроках размножения *C. glacialis* и сезонных изменениях структуры его популяции, связанных с особенностями питания и роста в Рийп-фьорде в марте-октябре 2007 и апреле-августе 2008 гг. [Leu et al., 2011], мы также попытались уточнить этапы в сезонном цикле развития популяции этого вида в августе-сентябре 2006–2011 гг. (наши данные) на северо-востоке Баренцева моря. Так, в 2007 г., когда условия питания *C. glacialis* в северо-восточных районах ввиду сближенных сроков цветения ледовых водорослей и фитопланктона были менее благоприят-

ными (рис. 9), развитие *C. glacialis* было неравномерным, тем самым, вероятно, отражая растянутый период размножения и недостаток пищи на ранних этапах онтогенеза. В августе — первой половине сентября в его популяции ещё изредка встречались яйца, были обильны науплии IV–V стадии, повсеместно присутствовали самки и самцы. Однако основу популяции составляла молодь I–III копеподитных стадий (от 50 до 75% на разных участках). Зимующие стадии, среди которых преобладала V стадия, составляли небольшую долю. В первой половине сентября в популяции *C. glacialis* преобладание копеподитов III стадии сохранялось, хотя в тёмное время суток в верхнем слое наблюдалась высокая численность I–II стадий. Севернее 79° с.ш. было много яиц, а также науплий каляноид последних стадий. Количество зимующих рачков *C. glacialis* заметно увеличилось, они состояли исключительно из копеподитов V стадий, значительная часть которых потреблялась мойвой. Таким образом, наши данные по структуре *C. glacialis* в августе-сентябре 2007 г. оказались близкими к таковым в Рийп-фьорде в августе 2008 г., где доля молоди I–III стадий составляла в среднем около 50%, в небольших количествах ещё встречались яйца и в обилии — науплии последних стадий [Leu et al., 2011]. В то же время они отличались от таковых в Рийп-фьорде более успешным ростом старших особей, благодаря чему их основная часть была готова к переходу в диапаузу на V стадии, в то время как в Рийп-фьорде диапаузирующие особи IV и V стадий встречались примерно в равных соотношениях. В 2008 г., при более благоприятных по сравнению с 2007 г. условиях питания молоди *C. glacialis* на северо-востоке моря (рис. 9), отмечались существенные различия его возрастной структуры. В конце августа в районе ЗФИ севернее 80° с.ш. для популяции *C. glacialis* были характерны очень высокая численность науплий и абсолютное преобладание молоди I–III стадий, но самки отсутствовали. В первой половине сентября пространственные различия в распределении рачков разного возраста проявлялись ещё в большей степени. На $76–78^\circ$ с.ш. (Возвышенность Персея) в популяции *C. glacialis* основную массу составляли рачки

III стадии, а науплии и самки практически отсутствовали. В районе ЗФИ севернее 79° с.ш. популяция *C. glacialis* была более развита и несмотря на обилие науплий характеризовалась высокой численностью молоди I—III стадий, появлением зимующих стадий IV и V и регулярным присутствием самок и самцов. Наибольшее количество науплий (наряду с редко встречающимися яйцами и присутствием самок и самцов) и повышенная численность зимующих особей стадии IV этого вида отмечались севернее 82° с.ш. в середине сентября. Как видно, основные отличия популяции *C. glacialis* в августе-сентябре 2008 г. от таковых в Рийп-фьорде в августе-сентябре 2007 г. заключались в повышенной доле молоди I—III стадий (в среднем 70 против 30% во фьорде) и низкой численности зимующих стадий IV—V и самок.

Сопоставление данных по развитию *C. glacialis* в течение вегетационного сезона в Рийп-фьорде и на северо-востоке Баренцева моря в августе-сентябре 2007—2008 гг. показало, что по многим характеристикам они достаточно хорошо совпадают с учётом различий по срокам разрушения льда и межсезонных вариаций. Рассмотренные нами на северо-востоке структурные характеристики состояния популяций *C. finmarchicus* и *C. glacialis* в летне-осенний период (август-сентябрь) позволяют заключить, что они отражают завершение цикла развития в данном сезоне. Это подтверждается редкими случаями размножения указанных видов, сохраняющейся невысокой численностью яиц и науплий при одновременном доминировании подростовой молоди и формировании зимующих особей, аналогично тому, что наблюдалось в конце репродуктивного цикла (август-октябрь) в Рийп-фьорде в 2007—2008 гг., где исследования проводились с момента размножения *C. glacialis* (март).

В соответствии с нашими данными, максимальной численности этот вид достигал в 2008 г. при оптимальной согласованности сроков продуцирования ледовых водорослей и фитопланктона, что близко к данным из Рийп-фьорда в 2007 г. Специфические условия 2009 г., а именно некоторое снижение теплозапаса и ослабление циркуляции вод

в весенний период (рис. 3) и последующее интенсивное разрушение льда, вероятно, были основными причинами запаздывания размножения и развития копепод, что подтверждается наличием большого количества науплий в августе. Такая ситуация на севере сохранялась до середины сентября из-за низких температур воды в верхнем слое, хотя на южных станциях уже формировались скопления зимующих рачков. В 2010 г. большие различия темпов разрушения льда в разных частях Баренцева моря обусловили неравномерность развития планктона. Стремительное отступление ледовой кромки на севере центральной части в июле, вероятно, также ограничивало формирование численности *C. glacialis*, в то время как в августе-сентябре его развитие проходило на фоне отрицательных температур в верхнем слое воды. В целом ситуация была близка к таковой в 2009 г. и характеризовалась ещё более низкой численностью зоопланктона.

На этом фоне было отмечено интенсивное выедание планктона мойвой, запас которой по сравнению с таковым в 2006 г. увеличился в 4,5 раза. Наиболее вероятной причиной низкой численности крупных особей *C. glacialis* на севере Баренцева моря представляется их интенсивное потребление в середине сентября мойвой [Orlova et al., 2013] и сайкой [Орлова, Прокопчук, 2013] при высоких запасах и широком распределении этих рыб. В 2008 г. в районе ЗФИ (79—80° с.ш., 41—47° в.д.), где основу пищи половозрелой мойвы размером 13—19 см составляли копеподы, *C. glacialis* доминировал в питании мойвы (37—86% по количеству съеденных организмов, или 23—77% по массе) и сайки длиной 11—19 см (34—97% и 25—95% соответственно). При этом мойва питалась преимущественно самками, а сайка — особями V стадии этого вида. В 2010 г. в районе ЗФИ севернее 80° с.ш. доля *C. finmarchicus* и *C. glacialis* в пище крупных рыб достигала 38—64% по массе, относительная доля самок *C. finmarchicus* в пище мойвы составляла 35—42%, *C. glacialis* — 59—65%. Ещё более интенсивное питание мойвы особями V стадии и самками указанных видов отмечалось в её небольших скоплениях на северных акваториях п-ва Адмиралтейства. В 2010 г. копеподы (*C. finmarchicus* IV—V стадии,

C. glacialis V стадии и самки), также играли большую роль в питании сайки. Наиболее высокий уровень их потребления (до 80–90% по массе) был отмечен на Возвышенности Персея, Новоземельской банке, в районе п-ва Адмиралтейства, меньше — в районе ЗФИ. Важно отметить, что в годы, когда запас мойвы оставался на низком уровне (2006 г.) или только начал повышаться (2007 г.), выедание зимующих особей *C. glacialis* V–VI стадий было не столь высоким, и они в значительных количествах присутствовали в популяции [Orlova et al., 2010]. Также слабым было потребление мойвой старших стадий *C. glacialis* в 2009 г., поскольку на северных акваториях она питалась преимущественно эвфаузидами [Orlova et al., 2013]. Вместе с тем, по мере снижения концентраций и биомасс планктона в 2009–2011 гг. (рис. 5 и 8) и роли копепод в питании мойвы, потребление ею *C. glacialis* старших стадий и самок оставалось высоким.

Сравнение различных параметров состояния зоопланктонного сообщества в центральной и северо-восточной части Баренцева моря, обеспечивающего за счёт арктических видов копепод формирование высокой биомассы в летне-осенний период, позволило выявить основные факторы, оказывающие ограничивающее влияние на рост последних. В наибольшей степени величины биомассы связаны с численностью и структурой популяции основного арктического вида — *C. glacialis*, который благодаря питанию ледовыми водорослями лучше других видов приспособлен к жизни в условиях ограниченных пищевых ресурсов [Søreide et al., 2008]. Данные последних лет (2009–2011), рассмотренные в соответствии с концепцией Е. Лой с соавторами [Leu et al., 2011] о решающей роли сроков развития ледовых и пелагических водорослей, дают основание предположить, что в указанные годы основными факторами, оказывающими негативное влияние на численность и биомассу *C. glacialis*, были, с одной стороны, океанографические условия (быстрое таяние льда, отрицательные температура верхнего слоя на северных участках), а с другой — интенсивное выедание рачков старших стадий и самок мойвой и сайкой на северных акваториях.

ЛИТЕРАТУРА

- Бойцов В.Д., Орлова Э.Л. 2004. Роль абиотических факторов в формировании биомасс зоопланктона центральной части Баренцева моря и его принос из других регионов // Изв. ТИНРО. Т. 137. С. 101–118.
- Гузенко В.В. 2007. Термохалинный режим восточной части Баренцева моря и его влияние на распределение промысловых рыб. Автореф. дисс. канд. геогр. наук. С. — Петербург. 24 с.
- Инструкции и методические рекомендации по сбору и обработке биологической информации в районах исследований ПИНРО. 2001. Мурманск: Изд-во ПИНРО. 291 с.
- Коптев А.В., Нестерова В.Н. 1983. Особенности широтного распределения летнего кормового планктона в восточных районах Баренцева моря // Исследования биологии, морфологии и физиологии гидробионтов. Апатиты: Изд-во Кольского филиала АН СССР. С. 22–28.
- Ожигин В.К., Ившин В.А. 1999. Водные массы Баренцева моря. Мурманск: Изд-во ПИНРО. 48 с.
- Орлова Э.Л., Бойцов В.Д., Ушаков Н.Г. 2004. Условия летнего нагула и роста мойвы Баренцева моря. Мурманск: Изд-во ПИНРО. 198 с.
- Орлова Э.Л., Прокопчук И.П. 2013. Питание взрослой сайки // Сайка Баренцева моря. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 126–132.
- Орлова Э.Л., Гузенко В.В., Нестерова В.Н., Габова О.В. 2007. Океанографические особенности формирования планктонного сообщества в северо-восточной части Баренцева моря в аномально тёплые годы // Вопросы рыболовства. Т. 8. № 2 (30). С. 195–208.
- Орлова Э.Л., Руднева Г.Б., Долгов А.В., Нестерова В.Н. 2004. Гиперииды и их роль в питании баренцевоморских рыб // Вопросы рыболовства. Т. 5. № 4 (20). С. 633–655.
- Трофимов А.Г. 2003. Динамика вод Баренцева моря и её влияние на распределении икры, личинок 0-группы трески и пикши. Мурманск: Изд-во ПИНРО. 87 с.
- Arashkevich E., Wassmann P., Pasternak A., Wexels Riser C. 2002. Seasonal and Spatial Changes in Biomass, Structure, and Development Progress of the Zooplankton Community in the Barents Sea // Journal of Marine Systems. V. 38. № 1–2. P. 125–145.
- Beaugrand G., Reid P. C., Ibanez F., Lindley J. A., Edwards M. 2002. Reorganization of North Atlantic Marine Copepod Biodiversity and Climate // Science. V. 296. № 5573. P. 1692–1694.
- Boitsov V. D., Karsakov A. L., Trofimov A. G. 2012. Atlantic Water Temperature and Climate in the Barents Sea, 2000–2009 // ICES Journal of Marine Science. V. 69. № 5. P. 833–840.

- Blachowiak-Samolyk K., Søreide J.E., Kwasniewski S., Sundfjord A., Hop H., Falk-Petersen S., Hegseth E.N.* 2008. Hydrodynamic Control of Mesozooplankton Abundance and Biomass in Northern Svalbard Waters (79–81° N) // *Deep-Sea Res. Part II*. V. 55. № 20–21. P. 2210–2224.
- Carmack E., Wassmann P.* 2006. Food Webs and Physical-Biological Coupling on Pan-Arctic Shelves: Comprehensive Perspectives, Unifying Concepts and Future Research // *Progress in Oceanography*. V. 71. № 2–4. P. 446–477.
- Dalpadado P., Ingvaldsen R.B., Stige L.C., Bogstad B., Knutsen T., Ottersen G., Ellertsen B.* 2012. Climate Effects on Barents Sea Ecosystem Dynamics // *ICES Journal of Marine Science*. V. 69. № 7. P. 1303–1316.
- Falk-Petersen S., Mayzaud P., Kattner G., Sargent J.R.* 2009. Lipids and Life Strategy of Arctic *Calanus* // *Marine Biology Research*. V. 5. № 1. P. 18–39.
- Hansen A.S., Nielsen T.G., Levinsen H., Madsen S.D., Thingstad F., Hansen B.W.* 2003. Impact of Changing Ice Cover On Pelagic Productivity and Food Web Structure in Disko Bay, West Greenland: A Dynamic Model Approach // *Deep-Sea Res. Part I*. V. 50. № 1. P. 171–187.
- Hassel A., Skjoldal H.-R., Gjørseter H., Loeng H., Omli L.* 1991. Impact of Grazing From Capelin (*Mallotus villosus*) on Zooplankton: A Case Study in the Northern Barents Sea in August 1985 // *Polar Research*. V. 10. № 2. P. 371–388.
- Helle K.* 2000. Distribution of the Copepodite Stages of *Calanus finmarchicus* from Lofoten to the Barents Sea in July 1989 // *ICES Journal of Marine Science*. V. 57. № 6. P. 1636–1644.
- Hirche H. — J., Kosobokova K.* 2003. Early Reproduction and Development of Dominant Calanoid Copepods in the Sea Ice Zone of the Barents Sea — Need for a Change of Paradigms? // *Marine Biology*. V. 143. № 4. P. 769–781.
- Leu E., Wiktor J., Søreide J.E., Berge J., Falk-Petersen S.* 2010. Increased Irradiance Reduces Food Quality of Sea Ice Algae // *Marine Ecology Progress Series*. V. 411. P. 49–60.
- Leu E., Søreide J.E., Hessen D.O., Falk-Petersen S., Berge J.* 2011. Consequences of Changing Sea Ice Cover for Primary and Secondary Producers in the European Arctic Shelf Seas: Timing, Quantity, and Quality // *Progress in Oceanography*. V. 90. № 1–4. P. 18–32.
- Melle W., Skjoldal H. — R.* 1998. Reproduction and Development of *Calanus finmarchicus*, *C. glacialis* and *C. hyperboreus* in the Barents Sea // *Marine Ecology Progress Series*. V. 169. P. 211–228.
- Orlova E.L., Boitsov V.D., Nesterova V.N., Ushakov N.G.* 2002. Composition and Distribution of Copepods, a Major Prey of Capelin in the Central Zone of the Barents Sea, in Moderate and Warm Years // *ICES Journal of Marine Science*. V. 59. № 5. P. 1053–1061.
- Orlova E., Boitsov V., Nesterova V.* 2010. The Influence of Hydrographic Conditions on the Structure and Functioning of the Trophic Complex «plankton-pelagic fishes-cod» / Ed. P.E. Renaud. Murmansk: Murmansk Printing Company. 190 p.
- Orlova E.L., Dolgov A.V., Renaud P.E., Boitsov V.D., Prokopchuk I.P., Zashihina M.V.* 2013. Structure of the Macroplankton — Pelagic Fish — Cod Trophic Complex in a Warmer Barents Sea // *Marine Biology Research*. V. 9. № 9. P. 851–866.
- Reygondeau G., Beaugrand G.* 2011. Future Climate-Driven Shifts in Distribution of *Calanus finmarchicus* // *Global Change Biology*. V. 17. № 2. P. 756–766.
- Richardson A.J.* 2008. In Hot Water: Zooplankton and Climate Change // *ICES Journal of Marine Science*. V. 65. № 3. P. 279–295.
- Skjoldal H.-R., Hassel A., Rey F., Loeng H.* 1987. Spring Phytoplankton and Zooplankton Reproduction in the Central Barents Sea in the Period 1979–1984 // In: The Effect of Oceanographic Conditions on Distribution and Population Dynamics of Commercial Fish Stocks in the Barents Sea / Ed. H. Loeng. Proceedings of the Third Soviet-Norwegian Symposium. Murmansk, 26–28 May 1986. Bergen, Norway: Institute of Marine Research. P. 59–89.
- Skjoldal H.-R., Gjørseter H., Loeng H.* 1992. The Barents Sea Ecosystem in the 1980s: Ocean Climate, Plankton, and Capelin Growth // *ICES Mar. Sci. Symp.* V. 195. P. 278–290.
- Søreide J.E., Falk-Petersen S., Hegseth E.N., Hop H., Carroll M.L., Hobson K.A., Blachowiak-Samolyk K.* 2008. Seasonal Feeding Strategies of *Calanus* in the high-Arctic Svalbard Region // *Deep-Sea Res. Part II*. V. 55. № 20–21. P. 2225–2244.
- Søreide J.E., Leu E., Berge J., Graeve M., Falk-Petersen S.* 2010. Timing of Blooms, Algal Food Quality and *Calanus glacialis* Reproduction and Growth in a Changing Arctic // *Global Change Biology*. V. 16. № 11. P. 3154–3163.
- Tameler T., Reigstad M., Hop H., Carroll M., Wassmann P.* 2008. Pelagic and Sympagic Contribution of Organic Matter to Zooplankton and Vertical Export in the Barents Sea Marginal Ice Zone // *Deep-Sea Res. Part II*. V. 55. № 20–21. P. 2330–2339.
- Wassmann P., Carroll J., Bellerby R.G.J.* 2008. Carbon Flux and Ecosystem Feedback in the Northern Barents Sea in an Era of Climate Change: An introduction // *Deep-Sea Res. Part II*. V. 55. № 20–21. P. 2143–2153.

Main Factors in Formation of Planctonic Communities Structure in the Northern Barents Sea under Warming Period in Arctic

E. L. Orlova, V. D. Boitsov, V. A. Ivshin, A. V. Dolgov, V. N. Nesterova

Polar Research Institute of Marine Fisheries and Oceanography (PINRO, Murmansk)

Species composition, distribution reproduction, age composition and biomass of copepods in the northern Barents Sea in 2008–2011 under warming of Arctic are considered in the paper. Main factors which impact on main characteristics of zooplankton communities are revealed. Dynamics of abundance of *Calanus finmarchicus* mainly determined by intensity of warm water flux to the Barents Sea, while for rate of ice melting and predation on older individuals and females by pelagic fishes were the most important for *C. glacialis*.

Key words: Barents Sea, zooplankton, copepods, temperature, ice border.