

УДК 595.344.1 (268.45)

ГЕНЕРАТИВНАЯ ПРОДУКЦИЯ ПЛАНКТОННОГО РАЧКА *PSEUDOCALANUS MINUTUS* В ПРИБРЕЖЬЕ БАРЕНЦЕВА МОРЯ

В. Г. Дворецкий, А. Г. Дворецкий

В работе проведена экспериментальная оценка скорости формирования яиц мелким веслоногим рачком *Pseudocalanus minutus*, который является одним из доминирующих представителей зоопланктона арктических морей. Величина кладки варьировала от 28 до 38 яиц на один яйцевой мешок. Средняя суточная генеративная продукция изменялась от 6,6 (при 5°C) до 8,6 (при 10°C) яиц на самку за первые сутки наблюдений, впоследствии эти показатели существенно понижались. Удельная генеративная продукция за первые сутки составила в среднем 19,8–26,8% от массы тела самки. Выявлена прямая зависимость размеров формируемых яиц от длины просомы самки.

Ключевые слова: зоопланктон, веслоногие ракообразные, продукция, Баренцево море.

Копеподы-каляниды доминируют в составе зоопланктона большинства районов Мирового океана (Бродский и др., 1983). Их роль в морских экосистемах трудно переоценить, поскольку они связывают первичных продуцентов с более высокими трофическими уровнями, включая промысловые виды рыб (Виноградов, Шушкина, 1987). Исследование демографических характеристик, особенностей репродукции и протекания жизненных циклов веслоногих рачков позволяет получать полезную информацию о процессах трансформации энергии в трофических цепях пелагиали (Mauchline, 1998). Однако в большинстве случаев получить такие данные, используя только материалы полевых исследований, невозможно. Особенно сложно изучать процессы воспроизводства в популяциях видов, характеризующихся постоянным размножением на протяжении всего года. Наиболее подходящим методом исследования генеративных процессов становится экспериментальное разведение морских ракообразных (Davis, 1983).

Копеподы рода *Pseudocalanus* Voeck, 1872 – одни из наиболее массовых представителей зоопланктона арктических и умеренных морей (Frost, 1989). *Pseudocalanus minutus* Krøyer, 1845 широко распространен в Баренцевом море (Бродский и др., 1983), а в Белом море он занимает первое место по численности (Перцова, Прыгункова, 1995; Перцова, Кособоква, 1996). Вклад *P. minutus* в суммарную биомассу зоопланктона в северных морях также высок, особенно в прибрежных районах (Камшилов, 1961; Прыгункова, 1974; Corkett, McLaren, 1978).

Несмотря на важность данного вида в планктонных сообществах, многие черты его биологии оста-

ются до конца неисследованными. В частности, мало данных о процессах репродукции *P. minutus* в Баренцевом море. Цель работы – экспериментальное определение скорости формирования яиц и удельной генеративной продукции *P. minutus* при разных температурных режимах.

Материалы и методы

Копеподы были отобраны с помощью тотальных вертикальных ловов, выполненных сетью Джеди (диаметр входного отверстия 37 см, размер ячеей фильтрующего полотна 168 мкм) со стационарной точки, расположенной в губе Дальнезеленецкая (69°7'7,9" с.ш., 36°4'10,6" в.д.) 6–9 июля 2011 г. Через 10–15 мин после отбора материал обрабатывали в лаборатории Мурманского морского биологического института. Рачков аккуратно переносили в термоконтейнер с предварительно профильтрованной морской водой. Для опыта отбирали активных половозрелых самок, которых по одной помещали в стеклянные чашки Петри. Перед инкубацией животных акклиматизировали в течение суток в затемненном помещении. Всего было проведено 3 опыта при 5, 8 и 10°C, в каждом из которых использовали по 20 самок *P. minutus*. Каждый эксперимент длился трое суток, проверку животных проводили через каждые 24 ч, самок, которые формировали яйцевой мешок, фиксировали формалином. После опытов у рачков измеряли длину просомы, в каждой кладке подсчитывали число яиц, а также рассчитывали их средний диаметр.

Среднюю скорость продукции яиц за сутки вычисляли как произведение средней величины кладки за период эксперимента и доли самок, сформировавших

яйцевой мешок (Norcroft, Kosobokova, 2010). Удельную генеративную продукцию вычисляли как отношение массы яиц к массе тела самки. Сухую массу самок (Bf, мкг) рассчитывали по уравнению (Liu, Norcroft, 2008):

$$\text{Log}_{10}[\text{Bf}] = 2,85 \cdot \text{Log}_{10}[L] - 7,62,$$

где L – длина просомы самки (мкм). Полученную величину переводил в углеродные единицы, полагая, что 1 мг сухой массы равен 0,4 мг С (Виноградов, Шушкина, 1987). Углеродную биомассу яйца вычисляли исходя из его объема по соотношению (Huntley, Lopez, 1992): $1 \text{ мкм}^3 = 0,14 \cdot 10^{-6} \text{ мкг С}$.

Обработку данных проводили методами описательной статистики и регрессионного анализа. Величины удельной генеративной продукции, полученные в разных экспериментах, сравнивали с помощью однофакторного дисперсионного анализа (в случае нормального распределения данных) или теста Крускала–Уоллиса (в противном случае). Парные сравнения проводили с помощью теста Хольма–Сидьяка или теста Данна. Средние данные представлены со стандартной ошибкой ($\pm \text{SE}$).

Результаты

Смертность рачков во время эксперимента была невысокой (не превышала 5–7%). Независимо от температуры, при которой проводился опыт, подавляющая часть самок *P. minutus* формировала яйцевые мешки за первые двое суток, поэтому исследование было ограничено именно этим временным интервалом. Величина кладки варьировала от 28 до 38 яиц на один яйцевой мешок. Количество яиц в кладке (табл. 1) в первые и вторые сутки статистически не отличалось (однофакторный дисперсионный анализ, $F = 0,272-1,876$, $p = 0,191 - 0,610$). В то же

время парное сравнение показало, что средний размер кладки при 5°C был значимо ниже, чем при 8 и 10°C (тест Данна, $p = 0,017 - 0,025$). Сходная зависимость была найдена для скорости формирования яиц: наиболее высокие значения регистрировали при 8 и 10°C (табл. 1).

Удельная генеративная продукция изменялась от 0,51 до 36,8% от массы тела самки в сутки. Максимум регистрировали при 10°C. Во вторые сутки каждого опыта данный показатель был существенно ниже, чем в первые (однофакторный дисперсионный анализ или тест Крускала–Уоллиса, $p < 0,05$). Парное сравнение удельной генеративной продукции за первые сутки выявило, что она была статистически значимо выше при 8 и 10°C (тест Хольма–Сидьяка, $p < 0,05$).

В табл. 2 представлены результаты регрессионного анализа, показывающего связь между разными репродуктивными характеристиками самок *P. minutus*. При рассмотрении всей совокупности данных была найдена тесная прямая зависимость среднего диаметра яйца с размерами самки, удельная генеративная продукция, напротив, повышалась при уменьшении длины просомы. Кроме того, удельная скорость формирования яиц была прямо связана с величиной кладки (табл. 2).

Обсуждение

В работе впервые приведены оценки генеративной продукции самок *P. minutus* южной части Баренцева моря. Ранее исследования репродуктивной биологии вида в российских арктических водах охватывали изучение жизненного цикла *P. minutus* (Камшилов, 1961; Прыгункова, 1974), а также включали определение суммарной плодовитости вида, времени развития и величины кладки. В частности, было показано, что средняя величина кладки в централь-

Т а б л и ц а 1

Репродуктивные показатели (среднее \pm SE) самок *Pseudocalanus minutus* из южной части Баренцева моря при разных температурных режимах за первые и вторые сутки экспериментов

Показатель	Температура, °C					
	5		8		10	
	1 сут	2 сут	1 сут	2 сут	1 сут	2 сут
CS	14,7 \pm 3,8	12,6 \pm 3,6	16,7 \pm 3,9	14,3 \pm 4,0	17,1 \pm 4,0	12,5 \pm 3,9
EPR	6,6 \pm 1,7	2,5 \pm 0,0	8,4 \pm 1,9	2,9 \pm 0,0	8,6 \pm 2,0	2,2 \pm 0,0
SEP	19,8 \pm 5,1	7,5 \pm 0,1	26,3 \pm 6,1	9,0 \pm 0,1	26,8 \pm 6,2	6,9 \pm 0,1

О б о з н а ч е н и я: CS – величина кладки, количество яиц на яйцевой мешок, EPR – абсолютная генеративная продукция (число яиц на самку в сутки), SEP – удельная генеративная продукция (% от массы тела самок в сутки).

Т а б л и ц а 2

Размерно-репродуктивные зависимости самок *Pseudocalanus minutus* за первые сутки экспериментов при разной температуре

Уравнение	R^2	r	F	p
5°C				
$CS = -8,89 \cdot L + 49,54$	0,007	-0,083	0,110	0,744
$D = 12,78 \cdot L + 117,30$	0,024	0,155	0,394	0,539
$SEP = -46,09 \cdot L + 72,69$	0,588	-0,767	22,850	<0,05
$D = -0,03 \cdot CS + 132,75$	0,001	-0,035	0,019	0,891
$SEP = 0,03 \cdot CS + 19,05$	0,003	0,056	0,050	0,826
$SEP = 0,37 \cdot D - 29,10$	0,261	0,511	5,662	<0,05
8°C				
$CS = -12,92 \cdot L + 49,07$	0,101	-0,317	1,788	0,200
$D = 21,54 \cdot L + 108,67$	0,270	0,520	5,925	<0,05
$SEP = -56,25 \cdot L + 90,53$	0,867	-0,931	104,592	<0,001
$D = -0,08 \cdot CS + 135,77$	0,006	-0,078	0,097	0,760
$SEP = 0,41 \cdot CS + 12,68$	0,077	0,277	1,334	0,265
$SEP = -0,28 \cdot D + 63,9$	0,036	-0,191	0,606	0,448
10°C				
$CS = -11,69 \cdot L + 48,16$	0,064	-0,254	1,099	0,310
$D = 19,98 \cdot L + 109,32$	0,194	0,441	4,817	<0,05
$SEP = -57,21 \cdot L + 92,34$	0,824	-0,908	93,511	<0,001
$D = -0,07 \cdot CS + 134,33$	0,006	-0,079	0,126	0,726
$SEP = 0,34 \cdot CS + 14,92$	0,081	0,285	1,762	0,199
$SEP = -0,06 \cdot D + 34,2$	0,002	-0,041	0,034	0,856
Объединенные данные				
$CS = -13,70 \cdot L + 49,47$	0,049	-0,222	2,690	0,107
$D = 19,91 \cdot L + 109,75$	0,138	0,372	8,330	<0,05
$SEP = -59,91 \cdot L + 92,60$	0,518	-0,720	55,910	<0,001
$D = -0,06 \cdot CS + 134,21$	0,004	-0,065	0,220	0,642
$SEP = 0,41 \cdot CS + 10,79$	0,093	0,304	5,310	<0,05
$SEP = 0,15 \cdot D + 3,93$	0,010	0,101	0,540	0,467

О б о з н а ч е н и я: D – средний диаметр яйца (мкм), L – длина просомы (мм), обозначения остальных репродуктивных показателей см. в табл. 1; R^2 – коэффициент детерминации, r – коэффициент корреляции, F – значение критерия Фишера, p – уровень значимости.

ных и северных районах Баренцева моря изменялась от 1 до 32 яиц при температуре от $-1,5$ до $1,5^\circ\text{C}$ (Kosobokova, Lischka, 1997; Hirche, Kosobokova, 2003). В Белом море среднее число яиц в кладке колебалось от $15,7 \pm 0,9$ до $19,5 \pm 1,5$ (Перцова, Кособоко-

ва, 1996). Наши величины (средняя плодовитость для всех опытов около 16 яиц на кладку) сопоставимы с приведенными результатами.

Нами обнаружено увеличение скорости формирования яиц *P. minutus* с ростом температуры воды. По-

добная зависимость вполне закономерна, так как процессы размножения в популяциях морских ракообразных во многом контролируются температурным режимом (Заика, 1983; Хмелева, 1988). Для веслоногих рачков и, в частности для представителей рода *Pseudocalanus* имеются сведения о положительном влиянии температуры среды на скорость их роста и размножения (Corkett, McLaren, 1978; Mauchline, 1998).

Другой важный фактор, определяющий успех репродукции морских гидробионтов – это доступность и концентрация пищевых ресурсов (Винберг, 1968; Петипа, 1981; Тимофеев, 2000). Наши работы проведены в начале июля, это период летнего сбалансированного развития фитопланктонного сообщества (Матишов, 1997). Средняя биомасса микроводорослей, как правило, не превышает 100 мкг/л. Тем не менее полученные нами показатели генеративной продукции были достаточно высокими по сравнению с другими арктическими районами. Например, в Чукотском море средняя скорость продукции яиц составляла 2–12 шт. на самку в сутки или 15% от массы тела самки в сутки при температурах от 0 до 6°C (Horscroft, Kosobokova, 2010).

Укажем, что отмеченные в нашем исследовании максимальные величины удельной генеративной продукции (табл. 1) были близки к таковым, зарегистрированным для других видов данного рода, обитающих в более тепловодных районах, например, в Северном море (Drif et al., 2010) и японских водах (Lee et al., 2003). Скорее всего, это связано с тем, что в июне в прибрежной зоне Баренцева моря отмечается раннелетний сукцессионный цикл развития фитопланктона, регистрируется повышенная концентрация микропродуцентов (Матишов, 1997). Первичная продукция активно используется типичными растительноядными копеподами, к которым относится и *P. minutus* (Бродский и др., 1983). Аккумулированная во время цветения энергия впоследствии расходуется рачками на рост и размножение (Петипа, 1981; Mauchline, 1998; Тимофеев, 2000).

Помимо внешних условий (наличие пищи и температура среды) не менее важны и биологические особенности размножающихся особей. Так, в опытах, проведенных на образцах из Белого моря, было пока-

зано, что самки, зимовавшие на стадии копеподитов IV, характеризовались повышенной смертностью и не откладывали яиц, тогда как самки, происходящие из перезимовавших копеподитов III, были вполне жизнеспособны и активно размножались (Перцова, Кособокова, 1996). В нашем исследовании, по всей видимости, все самки принадлежали к одному поколению, поскольку уровень их смертности был невысоким, и большинство из них формировали яйцевые мешки в ходе экспериментов.

Определенную роль в успешности размножения играют и размеры самок (Mauchline, 1998). Очевидно, что более крупные особи инвестируют больше энергии в размножение, однако характер перераспределения ресурсов в процессах репродукции у морских ракообразных может существенно различаться. В большинстве случаев отмечают возрастание величины кладки с удлинением тела самки, в том числе и для представителей рода *Pseudocalanus* (Lee et al., 2003). По данным других авторов (Napp et al., 2005), в отдельные сезоны (в основном весной и летом) число яиц в кладке *Pseudocalanus* spp. не зависит от длины просомы самок. Нами также не выявлено подобной зависимости для особей баренцевоморской популяции. Однако мы обнаружили, что более крупные самки формировали более крупные яйца, т.е. перераспределение энергии было направлено в сторону увеличения ресурсообеспеченности яиц. Подобная жизненная стратегия характерна и для других копепод, которые не откладывают яйца непосредственно в воду, а формируют яйцевые мешки, например для *Oithona similis* Claus, 1866 Баренцева и Белого морей (Дворецкий, 2007).

Полученные в ходе работы результаты могут быть использованы для расчетов суммарной продукции *P. minutus* в Баренцевом море. С учетом того, что средняя температура во всей водной толще в прибрежной зоне летом составляет около 4–6°C (Матишов, 2011), для вычислений целесообразно применять данные эксперимента, проведенного при 5°C. Непосредственно в губах и заливах, где на мелководье температура воды может достигать 9–12°C (Матишов, 2011), мы рекомендуем использовать величины, полученные нами в опыте при 10°C.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бродский К.А., Вышкварцева Н. В., Кос М.С., Мархасева Е.Л. Веслоногие ракообразные (Copepoda: Calanoida) морей СССР и сопредельных вод. Л., 1983. 358 с.

Винберг Г.Г. (ред.). Методы определения продукции водных животных. Минск, 1968. 246 с.

Виноградов М.Е., Шушкина Э.А. Функционирование планктонных сообществ эпипелагиали океана. М., 1987. 240 с.

Дворецкий В.Г. Особенности популяционной структуры *Oithona similis* (Copepoda: Cyclopoida) в Белом и

- Баренцевом морях // Докл. РАН. 2007. Т. 414. № 4. С. 557–560.
- Заика В.Е. Сравнительная продуктивность гидробионтов. Киев., 1983. 206 с.
- Камишилов М.М. Материалы по биологии *Pseudocalanus elongatus* В. Баренцева и Белого морей // Гидрологические и биологические особенности прибрежных вод Мурмана. Мурманск, 1961. С. 109–126.
- Матишов Г.Г. (ред.). Планктон морей Западной Арктики. Апатиты, 1997. 352 с.
- Матишов Г.Г. (ред.). Комплексные исследования больших морских экосистем России. Апатиты, 2011. 516 с.
- Перцова Н.М., Кособокова К.Н. Соотношение полов, размножение и плодовитость *Pseudocalanus minutus* (Кroyer) в Белом море // Океанология. 1996. Т. 36, № 5. С. 747–755.
- Перцова Н.М., Прыгункова Р.В. Зоопланктон // Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. Ч. 1. СПб., 1995. С. 115–141.
- Петина Т.С. Трофодинамика копепоид в морских планктонных сообществах. Киев, 1981. 241 с.
- Прыгункова Р.В. Некоторые особенности сезонного развития зоопланктона губы Чула Белого моря // Исследования фауны морей. 1974. Вып. 13(21). С. 4–55.
- Тимофеев С.Ф. Экология морского зоопланктона. Мурманск, 2000. 216 с.
- Хмелева Н.Н. Закономерности размножения ракообразных. Минск, 1988. 208 с.
- Corkett C.J., McLaren I.M. The biology of *Pseudocalanus* // Adv. Mar. Biol. 1978. Vol. 15. P. 1–231.
- Davis C.S. Laboratory rearing of marine calanoid copepods // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1983. Vol. 71. P. 119–133.
- Drif K., Hirst A.G., Hay S. Seasonal abundance and egg production rates of *Oithona similis* and *Pseudocalanus elongatus* in the northern North Sea: a first comparison of egg-ratio and incubation methods // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2010. Vol. 415. P. 159–175.
- Frost B.W. A taxonomy of the marine calanoid copepod genus *Pseudocalanus* // Can. J. Zool. 1989. Vol. 67. P. 525–551.
- Hirche, H.J., Kosobokova, K.N. Early reproduction and development of dominant calanoids copepods in the sea ice zone of the Barents Sea – need for a change of paradigms? // Mar. Biol. 2003. Vol. 143. P. 769–781.
- Hopcroft R.R., Kosobokova K.N. Distribution and egg production of *Pseudocalanus* species in the Chukchi Sea // Deep-Sea Res. II. 2010. Vol. 57. P. 49–56.
- Huntley M.E., Lopez M.D.G. Temperature-dependent production of marine copepods: a global synthesis // Am. Nat. 1992. Vol. 140. P. 201–242.
- Kosobokova, K.N., Lischka, S. Egg production in pelagic copepods // Ber. Polarforsch. 1997. Vol. 255. P. 60–63.
- Lee H.W., Ban S., Ikeda T., Matsuishi T. Effect of temperature on development, growth and reproduction in the marine copepod *Pseudocalanus newmani* at satiating food condition // J. Plankton Res. 2003. Vol. 25. P. 261–271.
- Liu H., Hopcroft R.R. Growth and development of *Pseudocalanus* spp. in the northern Gulf of Alaska // J. Plankton Res. 2008. Vol. 30. P. 923–935.
- Mauchline J. The biology of calanoid copepods // Adv. Mar. Biol. 1998. Vol. 33. P. 1–710.
- Napp J.M., Hopcroft R.R., Baier C.T., Clarke C. Distribution and species-specific egg production of *Pseudocalanus* in the Gulf of Alaska // J. Plankton Res. 2005. Vol. 27. P. 415–426.

Поступила в редакцию 06.11.12

DAILY EGG PRODUCTION OF PLANCTONIC COPEPOD *PSEUDOCALANUS MINUTUS* IN THE COASTAL BARENTS SEA

V.G. Dvoretzky, A.G. Dvoretzky

Experimental estimations of egg production rates of the small copepod *Pseudocalanus minutus*, one of the dominant species in the Barents Sea, were obtained for the first time. Clutch size varied from 28 to 38 eggs. Average daily egg production ranged from 6.6 (at 5°C) to 8.6 (at 10°C) eggs per female per the first day of the observation. Further this parameter was reducing considerably. Specific egg production rates at the first day of each experiment were in average 19.8–26.8% body mass of a female. A positive relation between egg size and prosome length was established.

Key words: zooplankton, copepods, production, Barents Sea.

Сведения об авторах: Дворецкий Владимир Геннадьевич – ст. науч. сотр. Мурманского морского биологического института КНЦ РАН, канд. биол. наук: (vdvoretzkiy@mmbi.info); Дворецкий Александр Геннадьевич – зав. лабораторией Мурманского морского биологического института КНЦ РАН, канд. биол. наук.