

УДК 577.475 (268.46)

ЗООПЛАНКТОН ГЛУБОКОВОДНОЙ ЧАСТИ БЕЛОГО МОРЯ В КОНЦЕ ГИДРОЛОГИЧЕСКОЙ ЗИМЫ

© 2005 г. К. Н. Кособокова¹, Н. М. Перцова²¹Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва²Московский государственный университет им. М.В.Ломоносова, биологический факультет

Поступила в редакцию 22.12.2004 г., после доработки 25.01.2005

Состав и распределение зоопланктона исследовали в глубоководной части Белого моря в конце гидрологической зимы – в апреле 2003 г. Видовой и возрастной состав зоопланктона был типичен для зимнего сезона. Доминировали представители холодноводного комплекса видов - копеподы *Calanus glacialis*, *Metridia longa* и *Pseudocalanus minutus*, а также щетинкочелюстные *Sagitta elegans*. Распределение суммарной биомассы на исследованной акватории показало обедненность зоопланктона в мелководных районах (Горле и прилежащих областях) по сравнению с Бассейном и глубоководной частью Кандалакшского залива, что было следствием осенне-зимнего опускания зоопланктона и скатывания его запаса в глубокие районы моря. По сравнению с началом зимы изменилось вертикальное распределение массовых видов копепод. Максимумы численности и биомассы *C. glacialis* и *P. minutus* переместились уже из самых глубоких слоев выше 150 м. Имелись отличия и в степени продвинутой миграции у разных возрастных стадий этих копепод. Кроме начала весеннего подъема зимовавших популяций с глубин, отмечено присутствие фитопланктона и ледовых водорослей в желудках уже поднявшихся рачков, а также начало сезона размножения *C. glacialis*. Все эти признаки свидетельствовали о начале весеннего биологического сезона в пелагиали, несмотря на еще зимние гидрологические условия.

ВВЕДЕНИЕ

Белое море, непосредственно граничащее с арктической областью, находящееся в субарктике и только частично за Полярным Кругом, по условиям обитания и характеру населения является настоящим холодным арктическим морем, даже более арктическим, чем прилегающая к нему южная часть Баренцева моря [4, 7, 8]. Внутриконтинентальное положение моря определяет его климат. Ежегодно в течение 6–7 месяцев Белое море покрыто льдом. Холодная и продолжительная зима сменяется коротким, но теплым летом, и годовая амплитуда температур оказывается почти на 10°C больше, чем в Баренцевом море, что очень значительно для морских водоемов [7]. В связи с сезонными изменениями условий среды в течение года резко меняется состав, обилие и распределение населения толщи вод, уровень первичной и вторичной продукции [9, 17, 30]. Поэтому изучение сезонных и межгодовых изменений в экосистеме беломорской пелагиали, и в том числе зоопланктона, требует круглогодичных наблюдений. Однако в силу недоступности замерзающих зимой открытых глубоководных районов моря большая часть зимних исследований проводилась до последнего времени только в его прибрежье [1, 13, 16, 17, 25, 26, 28]. В глубоководном районе зимние наблюдения за всю историю изучения Белого моря были проведены только однажды в 1951–1952 гг. [10] и не повторялись уже

более 50 лет. В районе Горла зимой зоопланктон вообще не исследовали.

В апреле 2003 г. в конце гидрологической зимы в ледовых условиях Институтом океанологии РАН совместно с Институтом им. Альфреда Вегенера (Германия) была организована комплексная океанографическая экспедиция, проходившая в глубоководных районах – Бассейне, Кандалакшском и северном Двинском заливе, а также в юго-западной части Горла Белого моря [14]. Исследования проводились в рамках международного проекта Комиссии Европейских Сообществ “Пути образования и трансформации органического вещества в применении к вопросам биоразнообразия и рационального использования естественных ресурсов Белого моря” (WOMP). Задачами экспедиции было выяснить, как протекают гидрофизические процессы в конце зимнего периода и как они отражаются на жизни населения толщи вод и дна. Настоящая работа посвящена результатам изучения зоопланктона и включает описание его состава в Горле, центральной части моря и глубоководной части Кандалакшского залива, анализ его горизонтального и вертикального распределения, а также сезонного состояния популяций массовых видов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Экспедиция прошла с 18 по 26 апреля 2003 г. на ГС “Сергей Кравков” (Архангельск). Благоприятные ледовые условия в период исследований [14] позволили провести гидрологическую съемку по всей глубоководной части моря от южной части Горла до Кандалакшской впадины. Зоопланктон был собран на 13 станциях (табл. 1), на которых также проводилось гидрологическое зондирование, отбор проб воды для изучения взвеси и фитопланктона, отбор проб грунта и ледовые наблюдения [14]. Планктонные станции располагались на двух разрезах, пересекавших южную часть Горла Белого моря, а также на пути следования судна через Бассейн до наиболее глубокой части Кандалакшского залива (рис. 1).

Пробы зоопланктона отбирали сетями Джеди с диаметром входного отверстия 37 см и фильтрующим конусом из газа с ячейей 180 мкм путем послонного вертикального облова водной толщи от дна до поверхности. Зоопланктон отбирали по

стандартным горизонтам 0–10, 10–25, 25–50, 50–100, 100–150, 150–200, 200–250, 250 м – дно, однако в силу сложных погодных условий и сильного волнения границы отдельных слоев облова на ряде станций отличались от стандартной схемы (табл. 1). В районе Горла горизонты ловов также отклонялись от нее, так как зачастую из-за сильных течений и большого угла наклона троса лова с замыканием осуществлять не удавалось. В последнем случае проводили последовательный тотальный облов 2–3 слоев воды сверху вниз без замыкания сети (табл. 1). Пробы зоопланктона фиксировали 4%-ым раствором формалина. Всего было собрано 74 пробы зоопланктона.

Обработка проб включала тотальный подсчет и видовое определение всех встреченных организмов и их стадий развития, а также измерение представителей *Hydromedusae*, *Pteropoda*, *Amphipoda*, *Euphausiacea*, *Chaetognatha*, и *Appendicularia*. Биомассу (сырой вес) рассчитывали, используя дан-

Таблица 1. Белое море, экспедиция э/с “Сергей Кравков” (апрель 2003 г.). Список станций, на которых отбирали зоопланктон

№ станции	Дата/время суток	Широта, с.ш.	Долгота, в.д.	Глубина, м	Горизонты ловов, м
1	19.04.03 07:20–07:45	65° 48.5′	40° 05.0′	40	0–10, 0–38
3	19.04.03 14:53–15:15	65° 59.4′	39° 58.8′	60	0–10, 0–25, 25–58
4	19.04.03 17:35–18:05	66° 05.7′	39° 58.8′	90	0–10, 10–25, 23–50, 47–88
5	19.04.03 21:15–21:35	66° 09.5′	39° 56.9′	42	0–10, 0–27, 26–57
6	20.04.03 07:05–07:30	66° 01.5′	39° 08.0′	48	0–10, 10–25, 0–25, 24–43
8	20.04.03 10:45–11:20	65° 54.2′	39° 29.1′	83	0–10, 10–27, 0–52, 0–105
10	20.04.03 17:05–17:25	65° 42.8′	39° 45.4′	57	0–11, 11–25, 23–50, 49–85
15	21.04.03 09:15–10:10	65° 53.4′	38° 49.6′	81	0–9, 9–23, 23–45, 0–45, 45–75, 0–75, 0–55
20	21.04.03 21:10–23:30	65° 42.6′	37° 33.6′	135	0–11, 11–20, 20–48, 46–105, 105–130
28	22.04.03 19:20–21:05	65° 42.3′	36° 35.5′	273	0–10, 10–25, 25–51, 51–99, 99–146, 146–183, 183–252
35	23.04.03 12:35–17:05	66° 06.7′	35° 40.1′	270	0–9, 9–25, 0–50, 48–100, 91–140, 140–212, 212–265, 0–120, 0–225
42	24.04.03 08:45–09:50	66° 14.8′	34° 50.3′	235	0–10, 0–10, 0–25, 0–50, 0–105, 0–105, 105–152, 152–207, 205–230
45	24.04.03 18:50–20:05	66° 21.0′	34° 28.1′	243	0–9, 9–25, 0–46, 46–100, 100–135, 0–135, 135–193, 193–245

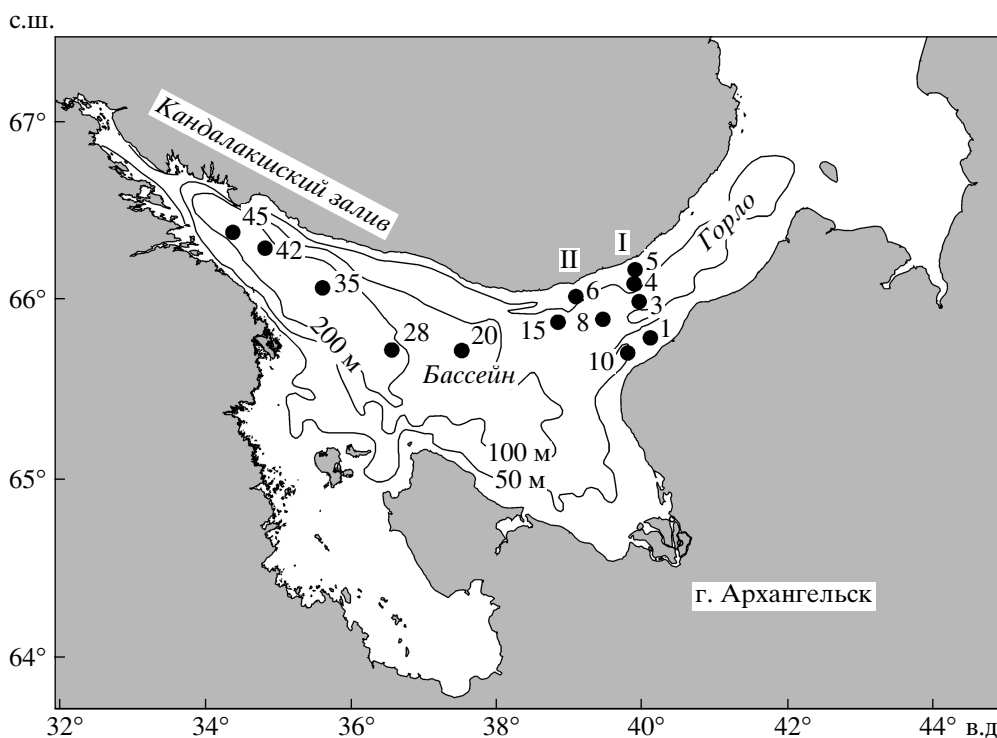


Рис. 1. Белое море. Карта планктонных станций, выполненных в экспедиции ГС “Сергей Кравков”, апрель 2003 г. I–II – номера разрезов в Горле.

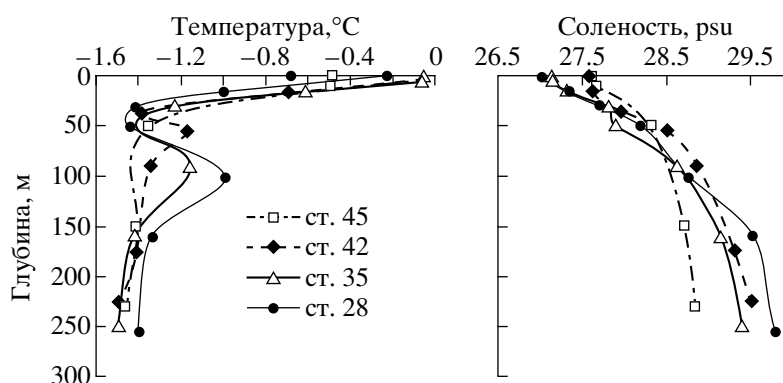


Рис. 2. Белое море. Вертикальное распределение температуры и солёности на глубоководных станциях в апреле 2003 г.

ные о сыром весе представителей беломорского и арктического зоопланктона [3, 18].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Ледовые и гидрофизические условия в период исследований. Как правило, в апреле в Белом море в водной толще отмечается наименьший запас тепла [2] и наблюдается максимальная толщина ледового покрова (50–80 см) [27]. Однако в середине марта 2003 г. глубокий циклон привел к разрушению крупных ледяных полей почти по всей центральной части моря, и ледовая обстановка в апреле оказалась аномальной. Большая часть дрейфующего льда была вынесена через Горло в

северную часть моря, в Воронку и Мезенский залив. В Бассейне встречались отдельные дрейфующие поля и сравнительно небольшие льдины. Такая же обстановка наблюдалась в пограничной с Бассейном глубоководной части Кандалакшского залива, в то время как в Двинском заливе образовалось мощное поле сплоченных и торосистых льдов. Крупные поля располагались также в южной части Горла. Интересно, что плавающий лед не имел характерных признаков весеннего таяния сверху, хотя оно все же происходило снизу и с боков льдин, по-видимому, за счет контакта с поверхностным слоем воды, температура которого

Таблица 2. Состав биомассы зоопланктона (% сырого веса)

Вид	Бассейн–Канда- лакшский залив (глубины 230–260 м)	Бассейн (глубины <130 м)	Горло (глубины 40–85 м)
	Среднее	Среднее	Среднее и возможный диапазон
COPEPODA			
<i>Calanus glacialis</i>	39.8	26.2	19.1 (0–63.5)
<i>C. finmarchicus</i>	0.03	–	0.01 (0–0.06)
<i>Metridia longa</i>	30.6	5.4	0.2 (0–1.0)
<i>Pseudocalanus minutus</i> + <i>P. acuspes</i>	6.9	24.9	37.6 (25.6–67.8)
<i>Neoscolecithrix farrani</i>	0.01	<0.01	–
<i>Acartia longiremis</i>	0.03	0.09	0.24 (0.07–0.88)
<i>Temora longicornis</i>	–	–	<0.01
<i>Microcalanus pusillus</i>	–	0.01	0.01 (0–0.04)
<i>Oithona similis</i>	0.8	1.9	0.8 (0–2.4)
<i>Oncaea borealis</i>	3.0	0.4	0.02
<i>Dermatomyzon nigripes</i>	–	–	<0.01
<i>Microsetella norvegica</i>	<0.01	0.01	<0.01
<i>Tisbe furcata</i>	<0.01	<0.01	<0.01
<i>Harpacticus sp.</i>	<0.01	–	<0.01
<i>Monstrilloida spp.</i>	<0.01	–	–
HYDROMEDUSAE			
<i>Bougainvillia superciliaris</i>	–	–	*
<i>Hybocodon prolifer</i>	–	–	*
<i>Plotocnide borealis</i>	*	*	*
<i>Aeginopsis laurentii</i>	*	*	*
<i>Aglantha digitale</i>	*	*	*
CTENOPHORA			
<i>Larvae gen.sp.</i>	–	*	*
<i>Pleurobrachia pileus</i>	*	*	–
<i>Beroe cucumis</i>	*	–	–
AMPHIPODA			
<i>Themisto libellula</i>	1.9	6.2	6.6 (0–28.5)
<i>Themisto abyssorum</i>	*	*	*
EUPHAUSIACEA			
<i>Thysanoessa raschii</i>	3.0	–	0.7 (0–3.0)
MYSIDACEA			
<i>Erythrops erythrophtalma</i>	0.07	–	–
PTEROPODA			
<i>Limacina helicina</i>	<0.01	<0.01	<0.01
<i>Clione limacina</i>	<0.01	<0.01	–
CHAETOGNATHA			
<i>Sagitta elegans</i>	13.4	34.6	33.3 (4.7–50.0)
APPENDICULARIA			
<i>Fritillaria borealis</i>	–	–	<0.01
<i>Oikopleura vanhoeffeni</i>	0.05	0.05	<0.01
<i>Bivalvia larvae</i>	<0.01	<0.01	<0.01
<i>Gastropoda larvae</i>	–	<0.01	<0.01
<i>Polychaeta larvae</i>	<0.01	<0.01	<0.01
<i>Cirripedia larvae</i>	–	0.07	1.0 (0.03–6.2)
<i>Bryozoa larvae</i>	–	–	<0.01

Примечание. Жирным шрифтом выделены средние величины для таксонов, вклад которых превышает 1%.

была выше температуры замерзания при наблюдавшейся солености [14].

Особенности термохалинной стратификации в районе исследований описаны [14]. По-видимому, благодаря поверхностной инсоляции из-за раннего разрушения ледового покрова, температура воды вблизи поверхности на некоторых станциях была выше, чем обычно в этот период года и составляла $-0.2 \sim -0.5^{\circ}\text{C}$ (рис. 2). Под слоем поверхностного максимума до глубин 50–60 м располагался холодный промежуточный слой с температурой в ядре $-1.4 \sim -1.45^{\circ}\text{C}$, под ним – теплый промежуточный слой с температурой в ядре $-1.0 \sim -1.2^{\circ}\text{C}$, под ним до дна – слой глубинного минимума $-1.4 \sim -1.5^{\circ}\text{C}$. Вертикальное распределение солености характеризовалось относительно монотонным ее увеличением от 27 - 27.5 psu на поверхности до 28.5–29.6 psu у дна.

Освещенность. В исследованный период наблюдалась четкая смена дня и ночи. Продолжительность темного времени составляла около 6 часов, примерно с 23 до 5 утра, светлого времени – около 15 часов, с 6 утра до 9 вечера, утренних и вечерних сумерек – около 3-х часов.

Состав зоопланктона. Состав зоопланктона в Бассейне и глубоководной части Кандалакшского залива был довольно однороден (табл. 2). По численности преобладали ракообразные, а среди них – веслоногие рачки (*Copepoda*). В незначительном количестве встречались гидроидные медузы, гребневики, амфиподы, эвфаузииды, крылоногие моллюски и аппендикулярии.

По биомассе преобладали представители холодноводного комплекса видов – арктические копеподы *Calanus glacialis*, *Metridia longa* и *Pseudocalanus minutus*, а также щетинкочелюстные *Sagitta elegans*. Вместе эти 4 вида составляли более 90% биомассы на всех исследованных станциях (табл. 2). Из видов тепловодного комплекса, чрезвычайно обильных в прибрежье Белого моря в летний период [24, 41, 42], единично встречалась только *Acartia longiremis*, доля которой не превышала 0.3 % общей биомассы (табл. 2). Примечательными являются находки баренцевоморской копеподы *Calanus finmarchicus*, для которой Белое море является зоной стерильного выселения [32, 33, 38]. Единичные экземпляры взрослых самок и IV–V копеподитных стадий были обнаружены на каждой из ст. 28, 32, 42 и 45 (рис. 1) на глубинах, превышающих 100 м. Немногочисленные экземпляры этого вида и ранее находили в Белом море [12, 14, 19, 23, 29, 31–33].

В районе Горла в планктоне присутствовали также элементы, обычно редкие в фауне Белого моря: (*Dermatomyzon nigripes*, *Microcalanus pusillus*, табл. 2), проникающие сюда с баренцевоморскими водами. Также были встречены личинки ряда донных животных, в этот период отсутство-

Таблица 3. Белое море. Биомасса зоопланктона (среднее для столба воды, мг/м³) в апреле 2003 г.

Район	№ станции	Глубина, м	Биомасса, мг/м ³
Горло, разрез I (станции с юга на север)	1	40	52.2
	3	60	67.4
	4	90	137.6
	5	42	59.5
Горло, разрез II (станции с юга на север)	10	57	131.2
	8	83	248.4
	6	48	152.6
Граница Горло–Бассейн	15	81	79.1
Бассейн	20	135	146.0
	28	273	194.6
	35	270	148.5
Кандалакшская впадина	42	235	184.8
	45	243	321.0

вавшие на остальной исследованной акватории (личинки мшанок, полихет (*Spionida*), двустворчатых и брюхоногих моллюсков, науплии балянусов). Все они давали очень незначительный вклад в численность и биомассу.

Количественное распределение зоопланктона в Кандалакшской впадине, Бассейне и Горле. Средняя для столба воды биомасса зоопланктона в глубокой части Бассейна и Кандалакшского залива колебалась от 148 до 321 мг/м³ сырого веса (табл. 3). Максимальная суммарная биомасса и наибольшее скопление видов холодноводного комплекса отмечались в районе Кандалакшской впадины (ст. 45, табл. 3, рис. 3а, 3б, 3г–3ж), причем доля метридии здесь была выше других (рис. 3б). К юго-востоку, в глубокой части Бассейна (станции 42, 35, 28) суммарная биомасса зоопланктона уменьшалась почти вдвое (табл. 3, рис. 3а), при этом вдвое и даже более уменьшалась доля метридии и увеличивалась доля калянуса (рис. 3б, 3г, 3д). Доля псевдокалянуса и сагитты в глубоководной части моря практически не изменялась, составляя не более пятой (псевдокалянус) и десятой (сагитта) части суммарной биомассы (рис. 3б).

В восточной части Бассейна с уменьшением глубины (ст. 20) суммарная биомасса была заметно ниже и соотношение видов изменилось – снова более, чем вдвое была ниже доля метридии, выше доля псевдокалянуса и заметно выше – сагитты (рис. 3б). С дальнейшим уменьшением глубин на границе Бассейна с Горлом и в юго-западной части самого Горла (станции 15, 6) биомасса зоопланктона резко уменьшилась (табл. 3, рис. 3а). Метридия в пробах более не встречалась (рис. 3д). Массовыми оказались калянус, псевдокалянус и

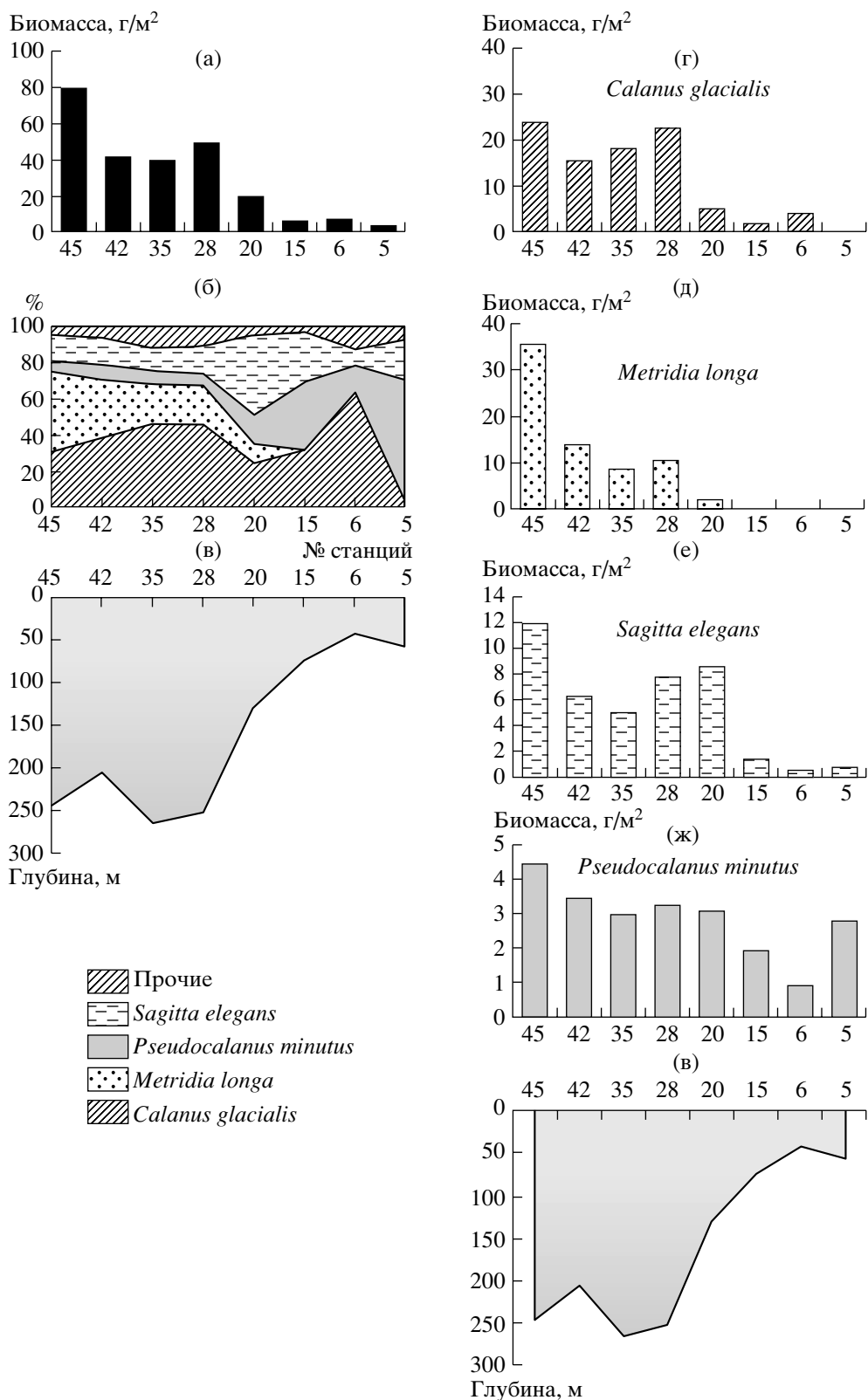


Рис. 3. Распределение суммарной биомассы (г/м²) от Кандалакшского залива до Горла (а), вклад в нее отдельных видов (%) (б), профиль дна (в), биомасса массовых видов: *Calanus glacialis* (г), *Metridia longa* (д), *Pseudocalanus minutus* (е), *Sagitta elegans* (ж).

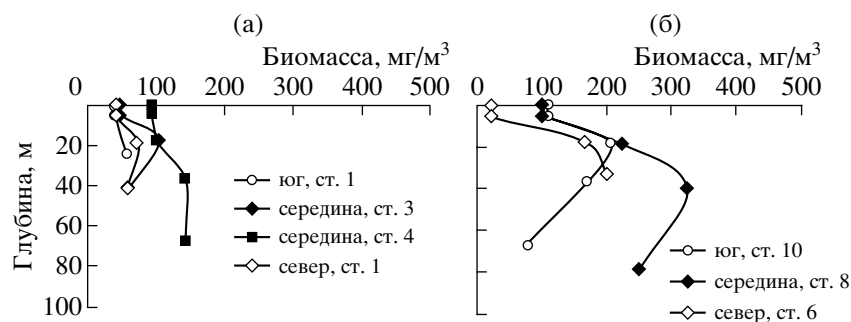


Рис. 4. Вертикальное распределение биомассы зоопланктона (мг/м^3) в Горле Белого моря на разрезах I (а) и II (б) в апреле 2003 г.

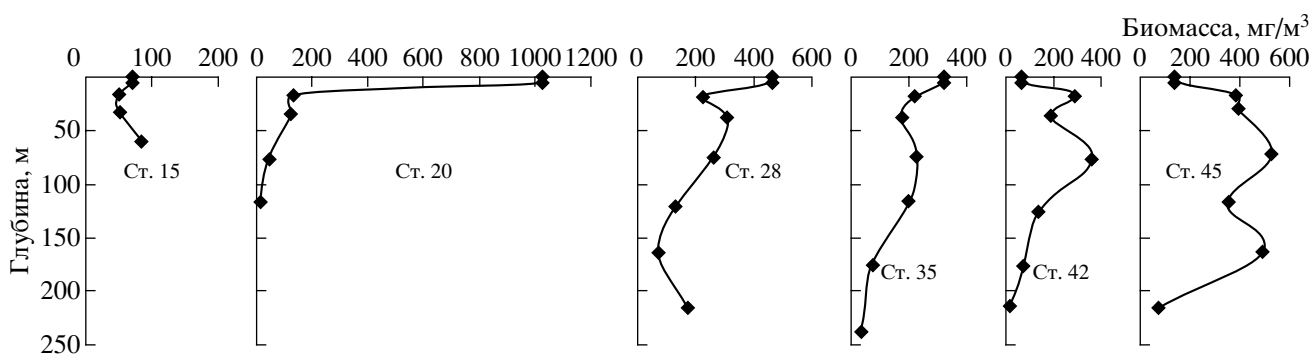


Рис. 5. Вертикальное распределение биомассы зоопланктона (мг/м^3) в Бассейне и Кандалакшском заливе Белого моря в апреле 2003 г.

сагитта. В самом Горле у Терского берега (ст. 5) при низкой суммарной биомассе псевдокалянус и сагитта абсолютно преобладали, доля же калянуса была чрезвычайно низка (рис. 3б). Средняя для столба воды биомасса в восточном районе составляла $80\text{--}146 \text{ мг/м}^3$ (табл. 3).

На разрезах поперек Горла биомасса и роль отдельных видов заметно варьировали. На наиболее удаленном от Бассейна разрезе I в Горле (станции 1, 3, 4, 5, рис. 1, 4а) средняя для столба воды биомасса составляла от 52 до 138 мг/м^3 (табл. 3). На станциях разреза II, расположенного ближе к Бассейну (станции 6, 8, 10, рис. 1, 4б), она была несколько выше – от 131 до 248 мг/м^3 (табл. 3). На обоих разрезах максимальная биомасса отмечалась на самых глубоких станциях, расположенных в в районе желоба, тянущегося вдоль Терского берега (станции 8 и 4), в районе с более низкой температурой и высокой соленостью. В направлении к обоим берегам она на обоих разрезах уменьшалась (табл. 3).

Вертикальное распределение общей биомассы и популяций массовых видов. Вертикальное распределение биомассы имело разный характер в районе Горла и на остальной части акватории. На всех станциях в Горле в верхнем 10-метровом слое она была минимальной (рис. 4а, 4б), возрас-

тала на глубинах от 10 до 50 м, и в слоях 10–25 (станции 3, 5, рис. 4а) или 25–50 м (станции 1, 4, 6, 8 рис. 4б) отмечался ее максимум. Глубже 50 м она вновь снижалась.

В глубоководном районе распределение биомассы также не было равномерным. Общей закономерностью для всех станций являлось то, что в верхних 150 м она была выше по сравнению с глубже лежащими слоями (рис. 5). В пределах же верхнего 150-метрового слоя наблюдалось 2 основных типа распределения, характер которых не зависел от времени суток. Так, на 3-х станциях в Бассейне (станции 20, 28, 32) наблюдался максимум биомассы в узком поверхностном слое 0–10 м и еще один слабо выраженный “промежуточный” максимум на глубинах 25–50 или 50–100 м (рис. 5). Поверхностный максимум был образован в основном взрослыми самками калянуса и щетинкочелюстными, а промежуточный – скоплениями калянуса, состоявшими из неполовозрелых особей зимующего фонда, а также II–VI копепоидитными стадиями метридии. На 2-х же станциях в Кандалакшском заливе (станции 42, 45) у поверхности, напротив, наблюдался минимум, а под ним – 2 пика биомассы. Верхний максимум – как и в Бассейне – был образован взрослыми самками калянуса и щетинкочелюстными, а также популя-

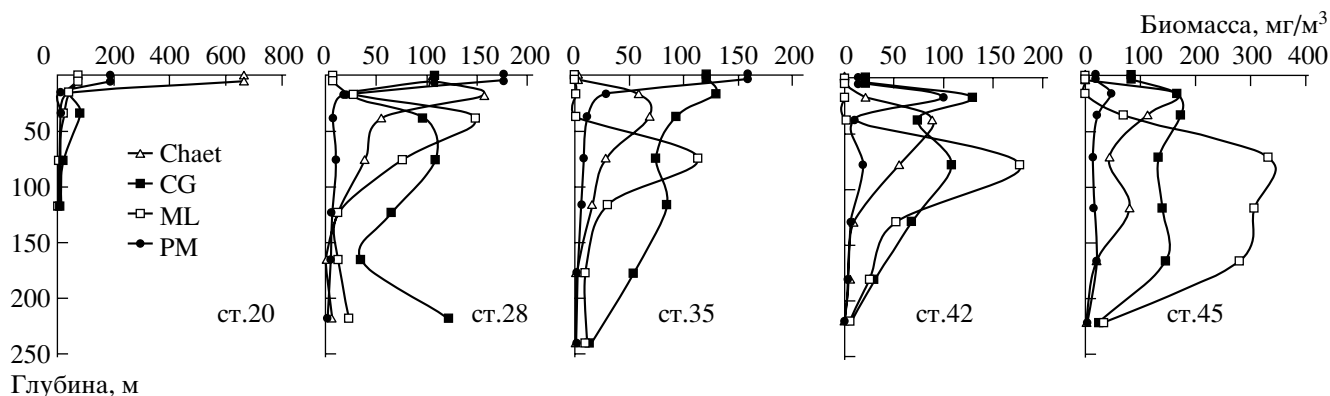


Рис. 6. Вертикальное распределение биомассы массовых видов в Бассейне и Кандакшском заливе Белого моря в апреле 2003 г. CG – *Calanus glacialis*, ML – *Metridia longa*, PM – *Pseudocalanus minutus*, Chaet – *Sagitta elegans*.

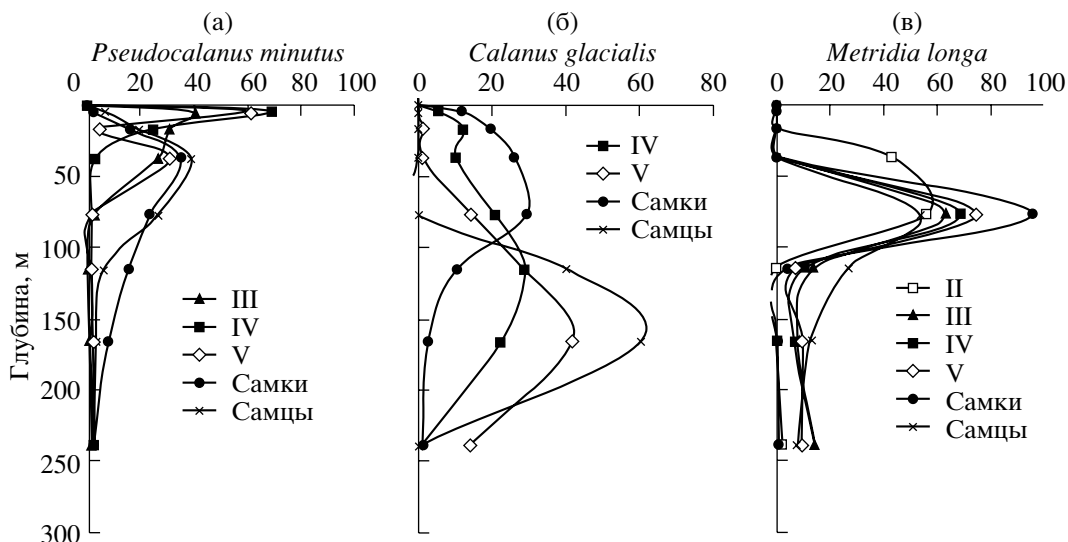


Рис. 7. Вертикальное распределение возрастных стадий (% численности) *Pseudocalanus minutus* (а), *Calanus glacialis* (б), *Metridia longa* (в) на ст. 35.

цией псевдокалянуса, глубинный – зимующим фондом калянуса и популяцией метридии.

Каждый из массовых видов занимал свои, только ему свойственные глубины (рис. 6). Нередко слои, предпочитаемые разными возрастными стадиями одного вида, различались (рис. 7). Так, псевдокалянус на всех станциях концентрировался в поверхностном слое. При этом копепоидитные стадии III–V держались ближе к поверхности, чем взрослые самки и самцы (рис. 7). Максимум биомассы популяции в целом несколько заглублялся по направлению от мелководных районов к глубоководным – от Горла к Кандакшскому заливу (рис. 6).

Характер распределения *C. glacialis* варьировал: от станции к станции менялось обилие вида у поверхности и положение пиков биомассы (рис. 6). Отмечалось наличие двух пиков. Верхний распо-

лагался или у поверхности, или в слое 10–25 м и, как уже говорилось, был образован скоплениями взрослых самок и IV копепоидитной стадии (рис. 7). Еще один – глубинный пик – располагался глубже 50 м. Формировался он за счет высокой численности еще не поднявшихся после зимовки IV и V стадий (рис. 7). В его положении прослеживалась та же тенденция – чем западнее (ближе к району Кандакшской впадины) находилась станция, тем глубже он располагался. Различия в распределении разных стадий у *C. glacialis* были весьма отчетливыми (рис. 7).

Популяция *M. longa* концентрировалась глубже 50 м практически на всех станциях, кроме самых восточных (рис. 6). Заглубление максимума биомассы по направлению к глубоководным станциям также было хорошо заметно (рис. 6),

но, в отличие от *C. glacialis*, разные стадии населяли сходные глубины (рис. 7).

Популяция *S. elegans* была сосредоточена в основном в пределах верхнего 50-метрового слоя. Максимум биомассы вида совпадал (станции 20, 45) или располагался чуть глубже максимума биомассы псевдокалянуса (станции 28, 35, 42) (рис. 6).

Возрастной состав и сезонное состояние популяций массовых видов. В популяциях копепоид *C. glacialis* и *P. minutus* преобладали старшие копепоидитные стадии и взрослые особи. В популяции *C. glacialis* доминировала IV стадия, а самыми малочисленными были взрослые самцы (рис. 8а). В популяции *P. minutus* присутствовали III–VI стадии, но преобладали взрослые самки и V копепоидиты (рис. 8б). Судя по состоянию гонад, многие самки обоих видов уже были готовы к откладке яиц. В ряде точек наблюдался нерест калянуса, и его яйца присутствовали в небольшом количестве в планктоне, однако интенсивность нереста была еще низка. Самки калянуса, содержавшиеся в экспериментальных сосудах при температуре 0...–1.0°C откладывали кладки размером от 16 до 102 яиц. Интервал между кладками составлял более 24 часов. Средняя плодовитость *C. glacialis* на разных станциях колебалась от 1 до 19.4 яиц на самку в сутки (табл. 4). На восточных станциях количество нерестившихся самок было больше, чем на западных (табл. 4).

Самки псевдокалянуса с яйцевыми мешками также были обнаружены. Количество яиц у них обычно не превышало 1–2-х. В кишечниках многих особей *C. glacialis* и *P. minutus*, державшихся у поверхности, присутствовали диатомовые.

Популяция *M. longa* была представлена II–V стадиями и взрослыми особями. Среди копепоидитов доминировала III стадия, а среди взрослых особей – самцы (рис. 8в).

ОБСУЖДЕНИЕ

Работы, проведенные в апреле 2003 г. позволили наблюдать процессы, протекающие в пелагиали Белого моря в конце зимы до начала существенного прогрева водной толщи, но при значительном увеличении продолжительности светового дня и характерной для этого года аномально легкой ледовой обстановке.

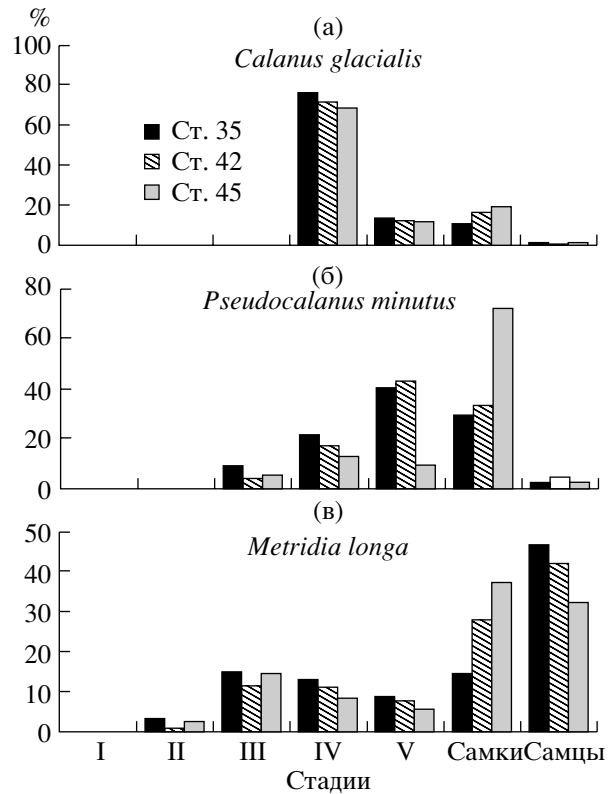


Рис. 8. Возрастной состав популяций массовых видов копепоид в апреле 2003 г. *Calanus glacialis* (а), *Metridia longa* (б), *Pseudocalanus minutus* (в).

Видовой и возрастной состав зоопланктона был типичен для глубоководного района и для зимнего сезона. Основной чертой видового состава была его бедность, а возрастного – преобладание стадий, обычных для беломорских популяций зимой [14, 17, 20]. Присутствие в Бассейне и Кандалакшской впадине на глубинах свыше 100 м индикатора баренцевоморских вод *C. finmarchicus* [33, 38] свидетельствовало о том, насколько широко эти воды распространяются зимой, а также о том, что под их влиянием формируется глубинная водная масса Белого моря [14, 15].

Вертикальное распределение зоопланктона отличалось от его распределения в другие сезоны. Как известно, весной и в начале лета (май – начало июня) до 80–90% биомассы зоопланктона

Таблица 4. Размер кладок и плодовитость *Calanus glacialis* в Белом море в апреле 2003 г.

№ станции	Дата	Кол-во самок в эксперименте	Кол-во нерестившихся самок	Диапазон размеров кладок, яиц/самку	Средний размер кладки, яиц/самку	Средне-суточная плодовитость, яиц/самку сутки
Ст. 8	20.04.03	13	6 (46%)	16–102	50.0 ± 32.2	19.38
Ст. 15	21.04.03	18	7 (39%)	32–56	46.8 ± 9.3	13.11
Ст. 35	23.04.03	36	2 (6%)	19	19	1.06

в Белом море концентрируется в приповерхностном 10-метровом слое [42], где откармливаются, размножаются и растут популяции массовых копепод *C. glacialis* и *P. minutus*. К середине лета, с прогревом поверхностных вод, они оставляют поверхностные слои, что приводит к более равномерному распределению биомассы в столбе воды [42]. К осени их популяции опускаются еще глубже, в результате чего основная масса зоопланктона оказывается сконцентрированной глубже 100–150 м. Вертикальное распределение биомассы зоопланктона в апреле 2003 г. свидетельствовало о начале его весенней миграции из глубинных слоев в поверхностные. И хотя основная его масса поверхности еще не достигла, глубины свыше 150 м уже были обеднены по сравнению с вышележащими слоями.

Горизонтальное распределение биомассы показало большее богатство Бассейна и глубоководной части Кандалакшского залива в конце зимы по сравнению с Горлом и прилежащими к нему районами. В перечисленных глубоководных районах величины биомассы мало отличались от тех, что наблюдались там в весенне-летний сезон. В восточной же части Бассейна она была заметно ниже, чем летом [42]. Такое распределение зоопланктона является следствием сезонного опускания холодноводных видов осенью и “скачивания” их популяций в глубокие районы моря под действием течений. Оно говорит о том, что высокие биомассы в этих районах имеют “аллохтонное” происхождение и образуются за счет скопления в них популяций, выросших в продукционный период на более обширной мелководной акватории моря.

Как распределение, так и возрастной состав популяций каждого из массовых видов имел свои особенности, связанные с особенностями их жизненных циклов и физиолого-биохимическими стратегиями.

Распределение по вертикали преимущественного фитофага-фильтратора *C. glacialis* четко свидетельствовало о начале подъема после зимовки. Ранее неоднократно было показано, что к осени популяция *C. glacialis* опускается в Белом море на глубины и концентрируется за пределами верхнего 100-метрового слоя, а весной обнаруживается в верхнем слое 0–10 м, где рачки откармливаются фитопланктоном в период цветения [12, 42]. Однако, когда начинается подъем, известно не было, поскольку самые ранние весенние наблюдения проводились в глубоководной части Белого моря до нашего исследования лишь в конце мая – начале июня, когда уже вся популяция обитала в поверхностных слоях [42]. Распределение в апреле 2003 г. оказалось переходным между “зимним” и “весенним” состояниями: на самых больших глубинах калянус уже практически отсут-

ствовал, а у поверхности еще не сконцентрировался (рис. 6). Любопытно, что каждая возрастная стадия вела себя по-своему. IV копеподиты и самки явно находились в процессе подъема, небольшая их часть уже достигла поверхности, при этом подъем самок опережал подъем IV стадии (рис. 7). V стадия оставалась глубже остальных, на тех же глубинах, что и немигрирующие самцы, заметно запаздывая по сравнению с подъемом IV стадии и самок (рис. 7). Неодновременное опускание осенью и подъем весной разных стадий видов, совершающих сезонные миграции – явление для полярных районов хорошо известное [5, 43]. В этом отношении характер распределения и последовательность подъема отдельных стадий *C. glacialis* хорошо вписывается в схему, описанную Н.М.Ворониной в антарктических водах [5]. Очередность подъема объясняется разной скоростью движения разных стадий [5] и, возможно, их неодновременным выходом из диапаузы.

Для горизонтального распределения *C. glacialis* характерным оказалось высокое обилие вида в районе, ограниченном изобатой 200 м, предполагающее, что его зимовка в Белом море происходит на тех же глубинах, что и в других районах [8, 34] – несмотря на то, что беломорская популяция изолирована от основной части ареала вида [39]. Благодаря донному рельефу, именно Бассейн и Кандалакшская впадина оказываются районами, где в результате вертикальных миграций и действия течений основная часть популяции скапливается к зиме.

Отчетливое доминирование IV копеподитной стадии *C. glacialis* (рис. 8а) еще раз подтвердило, что, во-первых, эта стадия является основой его зимующего фонда [12, 17, 25], и во-вторых, что вид имеет двухлетний жизненный цикл в Белом море [11, 17, 39, 42]. Ранее уже было показано, что после перехода рачков в V стадию до наступления дифференциации полов должно пройти по крайней мере 5–6 месяцев, а последующее созревание гонад у самок занимает еще 3–4 месяца [11, 39]. Поэтому становится совершенно очевидным, что завершение цикла (вымет яиц) особями, находящимися на IV стадии в апреле при наличии лишь одного – весеннего – сезона размножения возможно лишь следующей весной в возрасте 2-х лет.

Абсолютный возраст и судьбу V копеподитов, присутствовавших в популяции в апреле, без исследования состояния их гонад установить затруднительно. Они могут быть как особями, рано появившимися на свет и достигшими V стадии в течение первого года жизни, так и двухлетними особями, по какой-то причине задержавшимися в развитии и не перешедшими во взрослое состояние осенью и зимой. В любом случае, их малая доля в популяции в конце зимы (12–13%) (рис. 8а)

говорит о том, что более типичной для жизненного цикла вида в Белом море является зимовка на IV, а не на V стадии.

Доля самок в популяции *C. glacialis* также оказалась невелика и не превысила 19% (рис. 8а). К поверхности поднялись в среднем лишь 20% из них, и лишь менее половины поднявшихся приступили к размножению (табл. 4). Интенсивность нереста была еще очень низка (табл. 4) [35–37, 40]. Очевидно, мы застали его самое начало, и это самые ранние сроки нереста, отмеченные для открытых вод Белого моря на сегодня. Судя по вертикальному распределению и доле размножающихся самок (табл. 4), подъем и нерест начались в восточном районе раньше, чем на западе.

Распределение другого фильтратора – *P. minutus* – как по горизонтали, так и по вертикали отличалось гораздо большим однообразием. Подавляющая часть популяции уже была сконцентрирована в пределах поверхностного слоя (рис. 6). Известно, что для псевдокалянуса характерен тот же тип сезонных миграций, что и для калянуса [21]. С осени его зимующий фонд, состоящий из III–VI стадий, держится на глубинах, где рачки перезимовывают в диапаузе. Уже в марте происходит их подъем и концентрация вблизи поверхности, которые характерны и для апреля [13, 21]. Наши данные подтверждают такой характер распределения псевдокалянуса в апреле, возрастной состав его зимующего фонда и то, что начало размножения приходится на период, когда море еще покрыто льдом [13, 22].

Вертикальное распределение всеядной копеподы *M. longa* мало отличалось от того, что наблюдалось в конце ноября [42]. В этот месяц в начале ледостава в дневные часы она концентрировалась глубже 50 м [20, 42], образуя максимум биомассы в слое от 50 до 100 м. В апреле 2003 г. ее вертикальное распределение оказалось практически таким же. Хотя ранее было показано, что в апреле в ночные часы метридия может на короткое время подниматься к поверхности, совершая суточные вертикальные миграции [20], ни на одной из наших ночных станций такого подъема зафиксировано не было. Возрастной же состав метридии, в том числе присутствие II копеподитной стадии, подтвердил ранее высказанное мнение о том, что вид может размножаться осенью и в начале зимы [20].

В целом можно заключить, что вертикальное распределение всех массовых видов в апреле 2003 г. свидетельствовало о начале весенней миграции из глубинных слоев в поверхностные. При этом приуроченность максимумов биомассы почти у всех видов к меньшим глубинам на мелководных станциях (рис. 6) показывает, что в глубоководных районах подъем зоопланктона запаздывает по сравнению с более мелководными. По-види-

мому, основным сигналом к подъему является свет, который достигает глубин, где держатся зимующие популяции, тем позже, чем глубже район зимовки.

Начало весенних процессов проявлялось не только в изменении вертикального распределения зоопланктона. Заметное по сравнению с зимой увеличение длины светового дня и интенсивности проникновения света под лед и в воду, а также высокие концентрации биогенов во льду [14] стимулировали развитие ледовых водорослей. Кроме них, в районах с плавучим льдом и на свободных ото льда акваториях начали развиваться крупные планктонные диатомовые [14]. Как ледовые, так и планктонные водоросли оказались доступными для массовых планктонных гетеротрофов – копепод-фильтраторов *C. glacialis* и *P. minutus*, уже частично достигших поверхности. Все перечисленные процессы, несомненно, указывали на начало весеннего биологического сезона в пелагиали, несмотря на отсутствие существенного поверхностного прогрева и выраженной плотностной стратификации вод. Они еще раз подтвердили, что биологическая весна в арктических морях опережает весну гидрологическую.

Авторы глубоко признательны д-ру А. Рахору за неоценимую помощь в организации работ и руководство проектом WOMP. Авторы благодарят капитана и экипаж ГС “Сергей Кравков” за помощь в проведении работ в зимних условиях, а также К.А.Соловьева и П.В.Рыбникова, помогавших в отборе проб зоопланктона.

Работа выполнена при финансовой поддержке Комиссии европейских сообществ, грант № ICA2-ST-2000-10053 (WOMP) и Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 02-05-65059 и № 03-05-64871).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Арашкевич Е.Г., Кособокова К.Н. К вопросу о жизненной стратегии растительноядных копепод: физиология и биохимический состав зимующего фонда *Calanus glacialis* в условиях голодания // Океанология. 1988. Т. 28. № 4. С. 657–662.
2. Арсеньева Н.Я. Многолетние изменения теплового состояния вод Белого моря // Тр. Госуд. океаногр. ин-та. 1960. Т. 55. С. 30–62.
3. Богоров В.Г. Стандартизация морских планктонных исследований // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. 1957. Т. 24. С. 205–215.
4. Бергер В.Я., Наумов А.Д., Лоренц Г.К., Лукин Л.Р. Физико-географическая характеристика Белого моря. Общая характеристика // Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. Исследования фауны морей. 1995. Т. 42 (50). Ч. I. С. 47–51.

5. Воронина Н.М. Экосистемы пелагиали Антарктики. М.: Наука, 1984. 20 с.
6. Гейнрих А.К., Кособокова К.Н., Рудяков Ю.А. Сезонные изменения вертикального распределения некоторых массовых видов копепод Арктического бассейна // Биология Центрального Арктического бассейна. М.: Наука, 1980. С. 155–166.
7. Гурьянова Е.Ф. Белое море и его фауна. Петрозаводск, 1948. 132 с.
8. Дерюгин К.М. Фауна Белого моря и условия ее существования // Исследования морей СССР. Т. 7–8. 1928. 511 с.
9. Ильяш Л.В., Житина Л.С., Федоров В.Д. Фитопланктон Белого моря. М., 2003. 167 с.
10. Камшилов М.М. Зимний зоопланктон Белого моря // Докл. АН СССР. 1952. Т. 85. № 6. С. 1403–1406.
11. Кособокова К.Н. Новые данные о жизненном цикле *Calanus glacialis* в Белом море (на основе сезонных наблюдений за развитием генеративной системы) // Океанология. 1998. Т. 38. № 3. С. 387–396.
12. Кособокова К.Н., Перцова Н.М. Биология арктической копеподы *Calanus glacialis* в Белом море // Биологический мониторинг прибрежных вод Белого моря. М.: ИО АН СССР, 1990. С. 57–71.
13. Кособокова К.Н., Ратькова Т.Н., Сажин А.Ф. Ранне-весенний зоопланктон подо льдом губы Чупа, Белое море, 2002 // Океанология. 2003. Т. 43. № 5. С. 775–784.
14. Кособокова К.Н., Пантюлин А.Н., Рахор А. и др. Комплексные океанографические исследования в Белом море в апреле 2003 г. // Океанология. 2004. Т. 44. № 2. С. 313–320.
15. Пантюлин А.Н. Некоторые особенности структуры вод Белого моря // Тр. Беломорской биол. станции МГУ. М.: Изд-во МГУ, 1974. Т. 4. С. 7–13.
16. Перцова Н.М. Состав и динамика биомассы зоопланктона пролива Великая Салма Белого моря. Биология Белого моря // Тр. Беломорской биол. ст. МГУ. М.: Изд-во МГУ, 1962. Т. 1. С. 35–50.
17. Перцова Н.М. Зимний зоопланктон Великой Салмы Кандалакшского залива Белого моря // Проблемы использования промысловых ресурсов Белого моря и внутренних водоемов Карелии. Вып. 1. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 107–112.
18. Перцова Н.М. Средние веса и размеры массовых видов зоопланктона Белого моря // Океанология. 1967. Т. 7. № 2. С. 305–313.
19. Перцова Н.М. Зоопланктон Кандалакшского залива Белого моря // Тр. Беломорской биол. ст. МГУ. М.: Изд-во МГУ, 1970. Т. 3. С. 34–45.
20. Перцова Н.М. Распределение и жизненный цикл *Metridia longa* Lubbock в Белом море // Тр. Беломорской биол. ст. МГУ. М.: Изд-во МГУ, 1974. С. 14–31.
21. Перцова Н.М. Жизненные циклы массовых видов копепод планктона Белого моря // Канд. диссертация. М.: МГУ, 1984. 189 с.
22. Перцова Н.М., Кособокова К.Н. Соотношение полов, размножение и плодовитость *Pseudocalanus minutus* (Kroyer) в Белом море // Океанология. 1996. Т. 36. № 5. С. 747–755.
23. Перцова Н.М., Пантюлин А.Н. Связь фауны веслоногих рачков (Copepoda, Calanoida) Белого и Баренцева морей и механизмы независимости беломорских популяций // Зоологический журнал. 2005 (в печати).
24. Перцова Н.М., Прыгункова Р.В. Зоопланктон // Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. Исслед. фауны морей. Т. 42 (50). Ч. I. Л.: Наука, 1995. С. 115–141.
25. Прыгункова Р.В. Некоторые особенности сезонного развития зоопланктона губы Чупа Белого моря // Сезонные явления в жизни Белого и Баренцева морей. Исслед. фауны морей. Т. 13 (21). Л.: Наука, 1974. С. 4–53.
26. Ратькова Т.Н., Сажин А.Ф., Кособокова К.Н. Одноклеточное население беломорской пелагиали в зимний период // Океанология. 2004. Т. 44. № 2. С. 259–266.
27. Савоськин Ю.М. О влиянии льдов на условия обитания в литоральной зоне Белого моря // Исслед. фауны морей. Т. 7 (15). Л.: Наука, 1967. С. 197–202.
28. Сажин А.Ф., Ратькова Т.Н., Кособокова К.Н. Население прибрежного льда Белого моря в ранневесенний период // Океанология. 2004. Т. 44. № 3. С. 92–100.
29. Трошков В.А. К характеристике зоопланктона Горла Белого моря. // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. 1998. Материалы 7-ой Межд. конф. 1998 г. Архангельск. С. 130–131.
30. Хлебович Т.В. Качественный состав и сезонные изменения численности фитопланктона в губе Чупа Белого моря // Сезонные явления в жизни Белого и Баренцева морей. Л.: Наука, 1974. С. 56–64.
31. Эпштейн Л.М. Некоторые данные по зоопланктону Белого моря в марте-апреле 1960 г. // Материалы рыбохозяйственных исследований Северного бассейна. Вып. 4. Мурманск, 1964. С. 64–67.
32. Яшинов В.А. Морфология, распространение и систематика *Calanus finmarchicus* s.l. // Зоологический журнал. 1965. Т.34 № 6. С. 1210–1223.
33. Яшинов В.А. Водные массы и планктон. 4. *Calanus finmarchicus* и *Dimorphies arctica* как индикаторы атлантических вод в Полярном бассейне // Океанология. 1966. Т. 6. № 3. С. 493–503.
34. Ashijan C.J., Campbell R.G., Welch H.E. et al. Annual cycle in abundance, distribution, and size in relation to hydrography of important copepod species in the western Arctic Ocean // Deep-Sea Research I, 2003. V. 50. P. 1235–1261.
35. Hirche H.-J. Egg production of the Arctic copepod *Calanus glacialis* - laboratory experiments // Marine Biology. 1989. V. 103. P. 311–318.
36. Hirche H.-J., Kattner G. Egg production and lipid content of *Calanus glacialis* in spring: indication of a food-dependent and food-independent reproductive mode // Marine Biology. 1993. V. 117. P. 615–622.
37. Hirche H.-J., Kosobokova K.N. Early reproduction and development of dominant calanoid copepods in the ice

- zone of the Barents Sea – need for a change of paradigms? // *Marine Biology*. 2003. V. 143. P. 769–781.
38. *Jaschnov V.A.* Distribution of *Calanus* species in the Seas of the Northern Hemisphere // *International Reviewes Hydrobiology*. 1970. V. 55. P. 197–212.
39. *Kosobokova K.N.* The reproductive cycle and life history of the Arctic copepod *Calanus glacialis* in the White Sea // *Polar Biology*. 1999. V. 22. P. 254–263.
40. *Kosobokova K., Hirche H.-J.* Reproduction of *Calanus glacialis* in the Laptev Sea, Arctic Ocean // *Polar Biology*. 2001. V. 24. P. 33–43.
41. *Pertzova N.M., Kosobokova K.N.* Zooplankton of the White Sea. History of investigations and the present state of knowledge – a review // *Berichte zur Polarforschung*, 2000. № 359. 30–41.
42. *Pertzova N.M., Kosobokova K.N.* Zooplankton of the White Sea: Features of the Composition and Structure, Seasonal Dynamics, and the Contribution to the Formation of Matter Fluxes // *Oceanology*. 2003. 43. Suppl. I. P. S109-S122.
43. *Spiridonov V.A., Kosobokova K.N.* Winter ontogenetic migrations and the onset of gonad development in large dominant calanoid copepods in the Weddell Gyre (Antarctica). *Marine Ecology Progress Series*. 1997. V. 157. P. 233–246.

Zooplankton of the Deep White Sea Basin in the end of Hydrological Winter

K. N. Kosobokova, N. M. Pertzova

The composition and distribution of zooplankton were studied in the deep-water open part of the White Sea in the end of hydrological winter, in April 2003. The species composition and developmental stage structure of the zooplankton populations were typical for the winter season. Species of the cold-water zooplankton assemblage, the copepods *Calanus glacialis*, *Metridia longa*, *Pseudocalanus minutus*, and a chaetognath *Sagitta elegans* dominated in terms of biomass. The horizontal biomass distribution showed the lower zooplankton stock at relatively shallow sites of the Gorlo and eastern White Sea Basin compared to that in the deepest Basin part and the Kandalaksha Bay depression. Such distribution pattern results from the seasonal redistribution of the dominant populations within the sea during the year, and in particular, from their autumnal downward vertical migration and concentration in the depressions by currents. The vertical distribution of zooplankton differed significantly from the late autumnal pattern. Maximum abundance and biomass of *C. glacialis* and *P. minutus* was found at the shallower depths compared to late fall indicating an upward migration of the populations. Different developmental stages of these species demonstrated different extent of seasonal ascend. In addition to the onset of the upward migration, feeding on phytoplankton and ice algae near the sea surface, the commencement of reproduction in *C. glacialis* was observed. Altogether, these biological characteristics indicate the onset of the biological spring in the pelagic despite the winter hydrological conditions over the studied area.