

УДК 595.344.1 (268.45)
DOI: 10.7868/S25001640190409

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ *PSEUDOCALANUS MINUTUS* (KRØYER, 1845) В ЮЖНОЙ ЧАСТИ БАРЕНЦЕВА МОРЯ

© 2019 г. В.Г. Дворецкий¹, А.Г. Дворецкий¹

Аннотация. Рассмотрены основные черты жизненного цикла и сезонного развития массовой планктонной копеподы *Pseudocalanus minutus* (Krøyer, 1845) в Баренцевом море. Численность рачков максимальна летом, наименьшие показатели регистрируются зимой. На основе опубликованных и оригинальных данных построена схема реализации жизненного цикла вида в южной части Баренцева моря (район Кольского залива и прилегающие воды). На протяжении года формируется по меньшей мере два поколения рачков, то есть *P. minutus* размножается в южной части Баренцева моря два раза в год: в начале весны и в начале осени. Первые самки с яйцевыми мешками в поверхностном планктоне южной части моря обнаруживаются с конца марта, в середине апреля начинается массовое размножение *P. minutus*. Максимум численности молоди приходится на май – июнь. Количество яиц в яйцевом мешке у самок *P. minutus* варьировало в довольно широких пределах (6–30 яиц на мешок) при среднем количестве 17 яиц на мешок. Экспериментальные работы показали, что в южной части Баренцева моря средняя суточная генеративная продукция изменялась от 6,6 (при 5 °С) до 8,6 (при 10 °С) яиц на самку за первые сутки наблюдений, впоследствии эти величины существенно понижались. Удельная генеративная продукция за первые сутки составила в среднем 19,8–26,8 % массы тела самки.

Ключевые слова: зоопланктон, *Pseudocalanus*, динамика обилия, Арктика, шельф.

SEASONAL DYNAMICS OF ABUNDANCE AND LIFE CYCLE OF *PSEUDOCALANUS MINUTUS* (KRØYER, 1845) IN THE SOUTHERN BARENTS SEA

V.G. Dvoretzky¹, A.G. Dvoretzky¹

Abstract. The article describes the main features of the life cycle and seasonal development of the common planktonic copepod *Pseudocalanus minutus* (Krøyer, 1845) in the Barents Sea. The abundance of the crustaceans reaches its maximum in summer, while the lowest values are registered in winter. On the basis of published and original data, a scheme of the life cycle of the species in the southern part of the Barents Sea (Kola Bay area and adjacent waters) is suggested. It is shown that during the year at least two generations of these crustaceans are formed, i.e. *P. minutus* reproduces itself in the southern Barents Sea twice per year – in early spring and in early autumn. The first egg-carrying females in the surface plankton of the southern Barents Sea appear since late March and an intense reproduction starts in mid April. Peak of juveniles number is in May–June. Number of eggs in the egg sacs in *P. minutus* females varied within a wide range (6–30 eggs per sac) with a mean value of 17 eggs per sac. Experimental studies have shown that in the southern part of the Barents Sea the average daily egg production varied from 6.6 (at 5 °C) to 8.6 (at 10 °C) of eggs per female for the first day of observations, later on these values significantly reduced. Specific generative production for the first day averaged 19.8–26.8 % of body weight of the female.

Keywords: zooplankton, *Pseudocalanus*, dynamics of abundance, Arctic, shelf.

¹ Мурманский морской биологический институт Кольского научного центра Российской академии наук (Murmansk Marine Biological Institute, Kola Scientific Centre, Russian Academy of Sciences, Murmansk, Russian Federation), Российская Федерация, 183010, г. Мурманск, ул. Владимирская, 17, e-mail: vdvoretzkiy@mmbi.info

Зоопланктон – один из ключевых компонентов пелагических экосистем арктических морей. Его основная функция – передача энергии от микропродуцентов на последующие трофические уровни, включая промысловые виды рыб. В составе зоопланктона арктических морей доминирующее положение занимают веслоногие ракообразные, которые составляют в отдельные сезоны до 99 % общей численности и биомассы. Среди копепоид преобладают представители родов *Calanus* Leach, 1816, *Pseudocalanus* Voeck, 1872, а также *Oithona similis* Claus, 1866 [1].

В литературе понятие «жизненный цикл» является многозначным. Чаще всего придерживаются следующего определения: жизненный цикл – это общая последовательность морфологических стадий и физиологических процессов, которые проходят отдельные виды за время своей жизни, эффективно связывающая одну генерацию с другой.

Несмотря на высокую численность, биомассу и роль в планктоне, особенности биологии *Pseudocalanus* spp. (*P. elongatus* (Voeck, 1865) и *P. minutus* (Krøyer, 1845)) в южной части Баренцева моря исследованы недостаточно, в частности, нет данных о генеративной продукции, изменчивости размеров яиц и плодовитости псевдокалянуса в летний период, не изучена популяционная динамика и жизненный цикл в Кольском заливе. В настоящее время имеется лишь информация о жизненном цикле *P. elongatus* в прибрежной зоне Восточного Мурмана [2], а также данные о морфологической измен-

чивости и генеративной продукции *P. minutus* [3; 4]. Для других районов моря имеется довольно обширная информация о распределении и особенностях размножения видов рода *Pseudocalanus* [1; 5–7]. Южная часть Баренцева моря – высокопродуктивный район [1], поэтому исследование особенностей развития массовых копепоид, составляющих основу кормовой базы личинок рыб и молоди пелагических рыб, представляется актуальной задачей.

Цель представленной работы – анализ особенностей жизненного цикла *Pseudocalanus minutus* (Krøyer, 1845) в южной части Баренцева моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В качестве исходного материала использованы результаты количественной обработки проб зоопланктона, отобранных в Баренцевом море и сопредельных водах в 2001–2015 гг. в ходе рейсов научно-исследовательского судна «Дальние Зеленцы», а также при проведении береговых экспедиций Мурманского морского биологического института Кольского научного центра РАН. Орудием лова служила сеть Джели (диаметр входного отверстия 37 см, размер ячеей фильтрующего полотна 170 мкм). В открытом море отбор проб проводили от дна до поверхности при скорости подъема 0,8–1 м/с.

На берегу в лабораторных условиях осуществляли камеральную обработку проб по стандартным методикам при помощи стереоскопического микроскопа МБС-10. Виды рода *Pseudocalanus* были разделены по морфометрическим критериям и размеру формируемых яиц [8]. Всего проанализировано более 550 проб, отобранных в разные сезоны года (табл. 1, рис. 1). Морфометрические промеры выполнены у более чем 30 тыс. особей разных возрастных стадий. Массу рачков рассчитывали по длине тела, используя размерно-весовые зависимости, опубликованные ранее [9].

Для более корректного описания размножения и жизненного цикла *P. minutus* были привлечены экспериментальные данные, описывающие генеративную продукцию указанного рачка. Опыты были проведены нами в губе Дальнезеленецкая в летний период 2013 г. [4]. 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 °С, в каждом из которых использовали по 20 самок *P. minutus*. Эксперименты

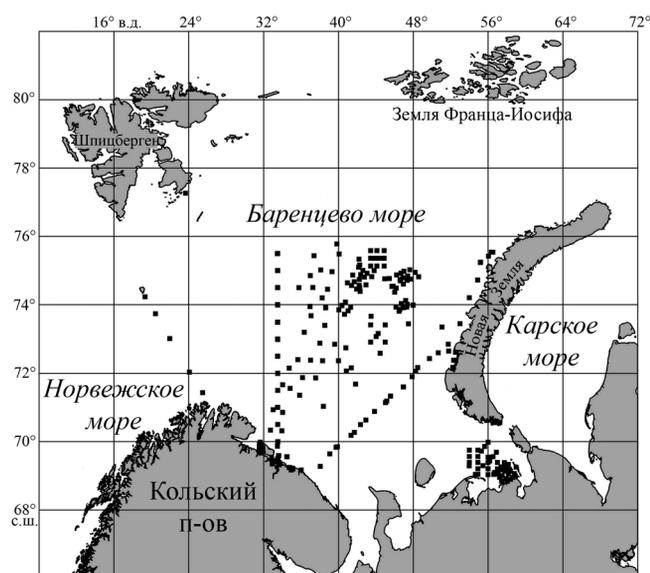


Рис. 1. Карта отбора проб в Баренцевом море в 2001–2015 гг.
Fig. 1. Map of sampling stations in the Barents Sea in 2001–2015.

длились по трое суток, рачков не кормили, проверку животных вели через каждые 24 часа, самок, которые формировали яйцевой мешок, фиксировали 4%-м формалином. После опытов у рачков измеряли длину просомы, в кладках подсчитывали количество яиц, а также вычисляли их средний диаметр. Удельную генеративную продукцию рассчитывали как соотношение углеродных масс яиц и тела самки [4].

Для построения схемы жизненного цикла и описания годовой динамики возрастного состава использованы обобщенные данные за период с 2001 по 2015 г. Для каждого месяца были рассчитаны средние величины абсолютного и относительного обилия отдельных стадий, полученные данные были положены в основу описания годового цикла *P. minutus*.

Статистическая обработка данных и построение графиков проведены с использованием программ NCSS-PASS 8.0 и Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На протяжении года обилие *P. minutus* в южной части Баренцева моря (мурманские прибрежные воды) варьирует в широких пределах. Наименьшие показатели регистрируются в течение зимнего периода, когда численность вида не превышает 10–50 экз./м³. Максимальные показатели характерны для июля – августа, в отдельные годы обилие *P. minutus* летом может превышать 1000 экз./м³. На рисунке 2 показана динамика среднемесячной численности и возрастного состава *P. minutus* в южной части Баренцева моря (район Кольского залива и прилегающие воды).

Первые самки с яйцевыми мешками в поверхностном планктоне моря обнаруживаются с конца марта. В более восточных районах и в открытой части Баренцева моря размножающиеся самки встречаются с середины апреля. В водах Северной Норвегии самки с яйцевыми мешками присутствуют в планктоне с апреля по август, что согласуется с нашими данными, однако пик обилия в Балс-фьорде приходится на осенний период [5].

Анализ данных показал, что в начале марта в популяции *P. minutus* представлены нерестовые самки, то есть начинается процесс размножения, среди копеподитов преобладают III–V стадии, которые можно считать основными зимующими группами. Причем более высокая доля копеподитов III и V указывает на то, что массовой линьки с обра-

Таблица 1. Объем проанализированного материала, собранного в Баренцевом море в 2001–2015 гг.

Table 1. List of analysed data collected in the Barents Sea in 2001–2015

Период отбора проб / Sampling period	Число станций / Number of stations	Число проб / Number of samples
Зима / Winter	48	69
Весна / Spring	75	125
Лето / Summer	248	248
Осень / Autumn	77	117
Всего / Total	448	559

зованием последующих стадий не происходит [1]. В весенний период (конец мая – начало июня) в популяции *P. minutus* представлены все стадии, но доля копеподитов I–III не такая большая (рис. 2б). По-видимому, пик нереста приходится на начало – середину апреля, а в июне доля нерестовых самок уже довольно низка.

Если проанализировать возрастную структуру популяции *P. minutus* в конце июля, то можно увидеть, что молодь занимает доминирующее положение, то есть массовое размножение имеет место

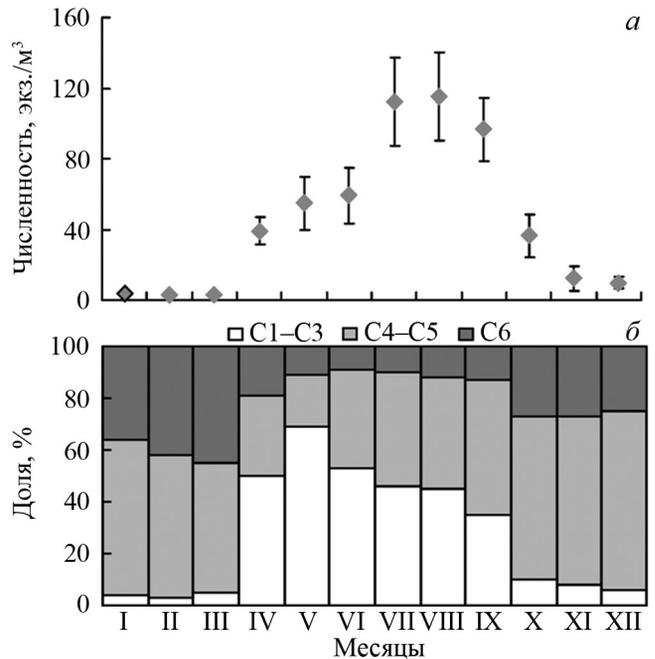


Рис. 2. Динамика среднемесячной численности (а) и возрастного состава (б) *Pseudocalanus minutus* в южной части Баренцева моря (обобщенные данные за 2001–2015 гг.): C1–C5 – 1–5 копеподитные стадии; C6 – взрослые особи. Вертикальные линии показывают стандартную ошибку.

Fig. 2. Dynamics of mean month abundance (a) and age structure (b) of *Pseudocalanus minutus* in the southern Barents Sea (combined data for 2001–2015): C1–C5 – 1–5 copepodite stages; C6 – adult specimens. Vertical bars show standard errors.

в начале – середине июля (рис. 2б). Вместе с тем стоит отметить присутствие всех стадий (от науплиев до взрослых особей), но морфометрический состав (би- и полимодальные размерные спектры) свидетельствует о наличии рачков как минимум двух генераций. Осенью в популяции *P. minutus* преобладают копеподиты III–V (рис. 2б), которые представляют основные зимующие стадии, однако присутствует и молодь, которая, по всей видимости, является результатом нереста рачков летней генерации [1]. Сходная картина с доминированием старших копеподитов во время зимнего периода характерна для других районов Баренцева моря.

Анализ хода изменений численности и возрастного состава (рис. 2) позволяет выделить следующие особенности жизненного цикла *P. minutus* [1; 2]. В январе в планктоне присутствуют в основном старшие копеподиты. Половозрелые особи в заметном количестве появляются с февраля. Взрослые самки в отдельные годы достигают максимальной численности в августе, в другие периоды – в июне; взрослые самцы в наибольшем количестве встречаются в июне. Максимум обилия молоди приходится на июнь. Максимальное количество самок с яйцевыми мешками встречается в июне – июле. Изменчивость доли нерестовых самок отражает двухвершинная кривая с максимумами в июне и в сентябре, то есть *P. minutus* размножается в южной части моря два раза в год: в начале весны и в начале осени. Продолжительность развития летней генерации составляет около 3 месяцев (с июня по сентябрь).

В северной части Баренцева моря, в арктических водах ледовой зоны, в июне в популяции *P. minutus* доминировали старшие копеподиты (49–94 %) и самки, молодь составляла менее 3 % [6]. Младшие копеподиты новой генерации были массово

представлены в водах, свободных ото льда, они составляли 36–65 %, что свидетельствовало об эффективном размножении вида [6]. По имеющимся оценкам, размножение вида в указанном районе начинается в марте – апреле, поэтому в мае – июне доля молоди повышается, при этом максимальное обилие возрастает с севера на юг. В этот период доля самок с яйцевыми мешками невелика (не более 3 %), количество яиц в яйцевом мешке варьировало от 1 до 8 [7].

Средний размер тела самок *P. minutus* претерпевает в течение года выраженные изменения. Весной, в начале размножения, средний размер самок минимален. Их потомки, развившиеся в условиях относительно низкой температуры, имеют значительно более крупные размеры, так же, как это отмечено для другого представителя копепод – *Oithona similis* [1]. Максимальный размер тела *P. minutus* отмечается в июне [3]. Впоследствии наблюдается уменьшение среднего размера рачков. Выявлено, что июньские самки несут самые крупные яйцевые мешки. Таким образом, с увеличением размеров самок *P. minutus* повышается их плодовитость [2], что было подтверждено и нашими экспериментальными работами.

Ранее мы выявили, что в экспериментальных условиях независимо от температуры подавляющая часть самок *P. minutus* формирует яйцевые мешки за первые двое суток [4]. Величина кладки составляет 28–38 яиц на один яйцевой мешок. Количество яиц в кладке (табл. 2) статистически не отличается в первые и вторые сутки [4]. В то же время парное сравнение показало, что средний размер кладки при 5 °С был значимо ниже, чем при 8 и 10 °С. Аналогичная зависимость была выявлена для скорости формирования яиц: наиболее высокие значения ре-

Таблица 2. Репродуктивные показатели (среднее ± SE) самок *Pseudocalanus minutus* из южной части Баренцева моря при различных температурных режимах за первые и вторые сутки эксперимента [4]. CS – величина кладки, количество яиц на яйцевой мешок; EPR – абсолютная генеративная продукция (число яиц на самку в сутки); SEP – удельная генеративная продукция (% массы тела самок в сутки)

Table 2. Reproductive characteristics (mean ± SE) of *Pseudocalanus minutus* female from the southern Barents Sea at different temperature regimes for the first and second day of experiments [4]. CS – clutch size, eggs per sac; EPR – egg production rate (eggs per sac per day); SEP – specific egg production (% female body mass per day)

Показатель Parameter	Температура / Temperature					
	5 °С		8 °С		10 °С	
	1 сутки 1 st day	2 сутки 2 nd day	1 сутки 1 st day	2 сутки 2 nd day	1 сутки 1 st day	2 сутки 2 nd day
CS	14,7 ± 3,8	12,6 ± 3,6	16,7 ± 3,9	14,3 ± 4,0	17,1 ± 4,0	12,5 ± 3,9
EPR	6,6 ± 1,7	2,5 ± 0,1	8,4 ± 1,9	2,9 ± 0,0	8,6 ± 2,0	2,2 ± 0,1
SEP	19,8 ± 5,1	7,5 ± 0,1	26,3 ± 6,1	9,0 ± 0,1	26,8 ± 6,2	6,9 ± 0,1

гистрируются при 8 и 10 °С (табл. 2). Удельная генеративная продукция (отношение углеродной массы яиц к углеродной массе самки) варьирует от 0,51 до 36,8 % в сутки. Максимум отмечается при 10 °С. На вторые сутки каждого опыта данный показатель существенно ниже, чем в первые ($p < 0,05$). Парное сравнение удельной генеративной продукции за первые сутки выявило, что она статистически значимо выше при 8 и 10 °С ($p < 0,05$). Прослеживается тесная прямая зависимость среднего диаметра яйца от размеров самки. Удельная генеративная продукция, напротив, повышается при уменьшении длины просомы особей. Кроме того, удельная скорость формирования яиц прямо коррелирует с величиной кладки [4].

Сравнение с другими районами показало, что в Баренцевом море величина кладки близка к показателям, отмеченным для *Pseudocalanus* spp. в Северном море (5–38 яиц на самку) [10] и Чукотском море (17–38 яиц на самку) [11], но выше, чем в Кандалакшском заливе (13–19 яиц на самку) [12], что может быть связано с более низкой соленостью в Белом море. Величина генеративной продукции в нашем исследовании также была сопоставима с показателями, зарегистрированными для Чукотского моря (2–12 яиц на самку в сутки) [11], и выше, чем продукция яиц *Pseudocalanus* spp. в Балтийском море (0–8 яиц на самку в сутки) [10].

Таким образом, на протяжении года в прибрежном планктоне южной части Баренцева моря формируется по меньшей мере два поколения рачков (рис. 3). Мы выяснили, что количество яиц в яйцевом мешке у самок *P. minutus* в фиксированных пробах варьирует в довольно широких пределах (6–30 яиц на мешок), однако в летний период в мурманских прибрежных водах эта величина в среднем составляет 17 яиц на мешок, что сопоставимо с более ранними данными [2]. В целом протекание жизненного цикла *P. minutus* в мурманских прибрежных водах сходно с таковым, установленным для Белого моря [12], основные отличия связаны со временем начала нереста.

В открытых районах моря в пределах атлантической водной массы жизненный цикл *P. minutus* сходен с таковым в мурманских прибрежных водах, хотя, в зависимости от климатических условий, возможно смещение сроков начала нереста в ту или иную сторону.

По-иному протекает жизненный цикл *P. minutus* в восточной и северной частях Баренцева моря [1]. В зоне арктических вод развитие рачков вслед-

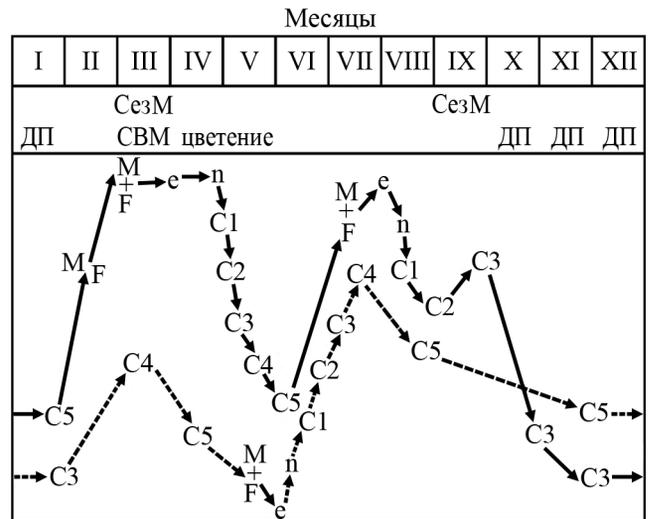


Рис. 3. Схема жизненного цикла *Pseudocalanus minutus* в южной части Баренцева моря: e – яйца; n – науплии; C1–C5 – копеподиты I–V; F – самки; M – самцы; ДП – диапауза (октябрь – январь); СВМ – суточные вертикальные миграции (март – сентябрь); СезМ – сезонные вертикальные миграции (март, сентябрь). По горизонтали отложены месяцы года, по вертикали показаны разные поколения рачков (сплошные и прерывистые стрелки).

Fig. 3. Scheme of life cycle of *Pseudocalanus minutus* in the southern Barents Sea: e – eggs; n – nauplii; C1–C5 – copepodites I–V; F – females; M – males; ДП – diapause; СВМ – daily vertical migration; СезМ – seasonal vertical migration; I–XII – months of the year. Solid and dotted lines indicate different generations of the copepod.

ствие более суровых термических условий в большей степени привязано к весеннему цветению фитопланктона, пик которого наблюдается после таяния льда, в конце июля – августе. Действительно, в августе – сентябре у берегов архипелага Земля Франца-Иосифа преобладает молодь *P. minutus*, присутствуют и нерестовые самки, использующие первичную продукцию фитопланктона для продукции яиц [1]. Конечно, нельзя исключать, что размножение *P. minutus* начинается задолго до начала разрушения ледового покрова. Однако, скорее всего, на протяжении года формируется одна основная генерация, как это было отмечено для Гренландского моря (прибрежные воды архипелага Шпицберген) [13], что соотносится с более ранними данными, полученными для залива Хорнсунн [14]. В Канадской Арктике для *P. acuspes* (Giesbrecht, 1881) также показан годовой жизненный цикл [15]. Во фьордах Северной Норвегии в течение года представлены 2 генерации *P. minutus* и 3 поколения *P. acuspes* [5]. Увеличение числа генераций у копепод при продвижении в более низкие широты – хорошо известный феномен.

В восточной части Баренцева моря схема развития приблизительно такая же [1], но, поскольку данный район сильнее подвержен влиянию теплых атлантических вод, можно предполагать, что размножение здесь начинается на 1–1,5 месяца раньше, чем в северной части Баренцева моря.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В южной части Баренцева моря *P. minutus* представлен в планктоне на протяжении всего года. Как правило, формируется не менее двух поколений рачков. Летняя генерация развивается быстрее, чем осенняя. Больше всего самок с яйцевыми мешками регистрируется в июне – июле. Весной размер самок минимален, наибольшая длина про-

сомы отмечается в июне. Количество яиц в яйцевом мешке летом в среднем составляет 17 яиц на мешок. Экспериментально показано, что в летний сезон удельная генеративная продукция изменяется от 0,51 до 36,8 % массы тела самки в сутки, максимальные показатели характерны для пика размножающихся самок. Выявлена тесная прямая зависимость среднего диаметра яйца от размеров самки.

Работа выполнена в рамках госзадания ФГБУН ММБИ КНЦ РАН по теме «Особенности организации арктических планктонных сообществ в условиях современных климатических изменений (Баренцево, Карское моря и море Лаптевых)» (номер гос. регистрации темы АААА-А17-117052310083-5).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Дворецкий В.Г., Дворецкий А.Г. 2015. *Экология зоопланктонных сообществ Баренцева моря и сопредельных вод*. СПб., Реноме: 736 с.
2. Камшилов М.М. 1961. Материалы по биологии *Pseudocalanus elongatus* В. Баренцева и Белого морей. В кн.: *Гидрологические и биологические особенности прибрежных вод Мурмана*. Мурманск, Мурманское книжное изд-во: 109–126.
3. Dvoretzky V.G., Dvoretzky A.G. 2013. Morphometric differentiation of *Pseudocalanus minutus* populations in the Barents Sea. *Acta Zoologica*. 94(2): 203–214. doi: 10.1111/j.1463-6395.2011.00543.x
4. Дворецкий В.Г., Дворецкий А.Г. 2013. Генеративная продукция планктонного рачка *Pseudocalanus minutus* в прибрежье Баренцева моря. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*. 118(4): 34–38.
5. Halvorsen E., Tande K.S., Høisæter T. 1999. Physical and biological factors influencing the seasonal variation in distribution of zooplankton across the shelf at Nordvestbanken, northern Norway, 1994. *Sarsia*. 84(3–4): 279–292. doi: 10.1080/00364827.1999.10420432
6. Falk-Petersen S., Pedersen G., Kwasniewski S., Hegseth E.N., Hop H. 1999. Spatial distribution and life-cycle timing of zooplankton in the marginal ice zone of the Barents Sea during the summer melt season in 1995. *Journal of Plankton Research*. 21(7): 1249–1264. doi: 10.1093/plankt/21.7.1249
7. 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*. 143(4): 769–781. doi: 10.1007/s00227-003-1122-8
8. Frost B.W. 1989. A taxonomy of the marine calanoid copepod genus *Pseudocalanus*. *Canadian Journal of Zoology*. 67(3): 525–551. doi: 10.1139/z89-077
9. Liu H., Hopcroft R.R. 2008. Growth and development of *Pseudocalanus* spp. in the northern Gulf of Alaska. *Journal of Plankton Research*. 30(8): 923–935. doi: 10.1093/plankt/fbn046

10. Halsband C., Hirche H.J. 2001. Reproductive cycles of dominant calanoid copepods in the North Sea. *Marine Ecology Progress Series*. 209: 219–229. doi: 10.3354/meps209219
11. Hopcroft R.R., Kosobokova K.N. 2010. Distribution and egg production of *Pseudocalanus* species in the Chukchi Sea. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. 57(1–2): 49–56. doi: 10.1016/j.dsr2.2009.08.004
12. Перцова Н.М., Кособокова К.Н. 1996. Соотношение полов, размножение и плодовитость *Pseudocalanus minutus* (Krøyer) в Белом море. *Океанология*. 36(5): 747–755.
13. Lischka S., Hagen W. 2005. Life histories of the copepods *Pseudocalanus minutus*, *P. acuspis* (Calanoida) and *Oithona similis* (Cyclopoida) in the Arctic Kongsfjorden (Svalbard). *Polar Biology*. 28(12): 910–921. doi: 10.1007/s00300-005-0017-1
14. Kwasniewski S. 1990. A note of zooplankton of the Hornsund Fjord and its seasonal changes (based on the samples collected from October 1981–July 1982 and August–September 1984). *Oceanografia*. 12: 7–27.
15. Conover R.J., Siferd T.D. 1993. Dark-season survival strategies of coastal zone zooplankton in the Canadian Arctic. *Arctic*. 46(4): 303–311. doi: 10.14430/arctic1357

REFERENCES

1. Dvoretzky V.G., Dvoretzky A.G. 2015. *Ekologiya zooplanktonnykh soobshchestv Barentseva morya i sopredel'nykh vod*. [Ecology of zooplankton communities in the Barents Sea and adjacent waters]. St Petersburg, Renome: 736 p. (In Russian).
2. Kamshilov M.M. 1961. [Data on the biology of *Pseudocalanus elongatus* B. on the Barents and White seas]. In: *Gidrologicheskie i biologicheskie osobennosti pribrezhnykh vod Murmana*. [Hydrological and biological peculiarities of Murman coastal waters]. Murmansk, Murmansk Book Press: 109–126. (In Russian).
3. Dvoretzky V.G., Dvoretzky A.G. 2013. Morphometric differentiation of *Pseudocalanus minutus* populations in the Barents Sea. *Acta Zoologica*. 94(2): 203–214. doi: 10.1111/j.1463-6395.2011.00543.x
4. Dvoretzky V.G., Dvoretzky A.G. 2013. [Daily egg production of planktonic copepod *Pseudocalanus minutus* in the coastal

- Barents Sea]. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskij*. 118(4): 34–38. (In Russian).
5. Halvorsen E., Tande K.S., Høisæter T. 1999. Physical and biological factors influencing the seasonal variation in distribution of zooplankton across the shelf at Nordvestbanken, northern Norway, 1994. *Sarsia*. 84(3–4): 279–292. doi: 10.1080/00364827.1999.10420432
 6. Falk-Petersen S., Pedersen G., Kwasniewski S., Hegseth E.N., Hop H. 1999. Spatial distribution and life-cycle timing of zooplankton in the marginal ice zone of the Barents Sea during the summer melt season in 1995. *Journal of Plankton Research*. 21(7): 1249–1264. doi: 10.1093/plankt/21.7.1249
 7. 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*. 143(4): 769–781. doi: 10.1007/s00227-003-1122-8
 8. Frost B.W. 1989. A taxonomy of the marine calanoid copepod genus *Pseudocalanus*. *Canadian Journal of Zoology*. 67(3): 525–551. doi: 10.1139/z89-077
 9. Liu H., Hopcroft R.R. 2008. Growth and development of *Pseudocalanus* spp. in the northern Gulf of Alaska. *Journal of Plankton Research*. 30(8): 923–935. doi: 10.1093/plankt/fbn046
 10. Halsband C., Hirche H.J. 2001. Reproductive cycles of dominant calanoid copepods in the North Sea. *Marine Ecology Progress Series*. 209: 219–229. doi:10.3354/meps209219
 11. Hopcroft R.R., Kosobokova K.N. 2010. Distribution and egg production of *Pseudocalanus* species in the Chukchi Sea. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. 57(1–2): 49–56. doi: 10.1016/j.dsr2.2009.08.004
 12. Pertzova N.M., Kosobokova K.N. 1996. Sex ratio, reproduction, and fecundity of *Pseudocalanus minutus* (Krøyer) in the White Sea. *Oceanology*. 36(5): 704–712.
 13. Lischka S., Hagen W. 2005. Life histories of the copepods *Pseudocalanus minutus*, *P. acuspes* (Calanoida) and *Oithona similis* (Cyclopoida) in the Arctic Kongsfjorden (Svalbard). *Polar Biology*. 28(12): 910–921. doi: 10.1007/s00300-005-0017-1
 14. Kwasniewski S. 1990. A note of zooplankton of the Hornsund Fjord and its seasonal changes (based on the samples collected from October 1981–July 1982 and August–September 1984). *Oceanografia*. 12: 7–27.
 15. Conover R.J., Siferd T.D. 1993. Dark-season survival strategies of coastal zone zooplankton in the Canadian Arctic. *Arctic*. 46(4): 303–311. doi: 10.14430/arctic1357

Поступила 04.06.2019