

УДК (574.583+591.524.12) (268.45)
DOI: 10.23885/2500-0640-2017-13-3-71-84

СТРУКТУРА И ПРОДУКТИВНОСТЬ ЗООПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВ ФРОНТАЛЬНЫХ ЗОН БАРЕНЦЕВА МОРЯ В АВГУСТЕ 2010 г.

© 2017 г. В.Г. Дворецкий¹, А.Г. Дворецкий¹

Аннотация. Зоопланктон – ключевой компонент пелагических экосистем Баренцева моря, который обеспечивает передачу энергии от первичных продуцентов на более высокие трофические уровни. Планктонные организмы формируют основу рациона мойвы, молоди трески и пикши, а также личинок большинства рыб Баренцева моря, включая промысловые виды. Наиболее продуктивными в Баренцевом море считаются фронтальные зоны, которые представляют собой транзитные акватории между водными массами разного происхождения. Целью работы было исследование распределения зоопланктона в районах фронтальных зон Баренцева моря в летний период в связи с внешними факторами. Пробы зоопланктона были отобраны на 25 станциях в ходе рейса научно-исследовательского судна «Дальние Зеленцы» в августе 2010 г., орудием лова служила сеть Джеди.

В пробах идентифицировано 48 таксонов зоопланктона. Их количество на станциях варьировало от 8 до 27. Общая численность зоопланктона колебалась от 112 до 7921 экз./м³, в среднем составляя 2373 ± 443 экз./м³. Суммарная биомасса зоопланктона варьировала от 7 до 167 мг сухой массы/м³ при средней величине 77 ± 10 мг сухой массы/м³. Суточная продукция зоопланктона изменялась в интервале 0,18–4,02 мг сухой массы/м³, в среднем составляя 1,93 ± 0,24 мг сухой массы/м³. P/B-коэффициент был стабильным на всех станциях (0,02–0,04). Кластерный анализ, основанный на численности зоопланктона, показал наличие двух групп станций со степенью сходства более 50 %. Первая группа была ассоциирована с холодными водами арктического происхождения, вторая – с теплыми водами атлантического происхождения. В составе сообщества первой группы доминирующей группой были веслоногие ракообразные, на долю которых приходилось 77–97 % общего обилия и 65–98 % суммарной биомассы. В составе сообщества второй группы также лидирующее положение занимали копеподы, составлявшие 56–99 % численности и 74–99 % биомассы зоопланктона. Наибольшая биомасса и продукция отмечена во фронтальных зонах в водах арктического происхождения.

Ключевые слова: зоопланктон, копеподы, полярный фронт, арктический шельф.

STRUCTURE AND PRODUCTIVITY OF ZOOPLANKTON ASSEMBLAGES IN FRONTAL ZONES OF THE BARENTS SEA IN AUGUST 2010

V.G. Dvoretzky¹, A.G. Dvoretzky¹

Abstract. Zooplankton is a key component of pelagic ecosystems in the Barents Sea; they provide energy transferring from the primary producers to the higher trophic levels. Planktonic organisms form the staple diet for the Barents Sea capelin, young cod and haddock as well as larval fish including commercial species. Frontal zones are considered to be the most productive areas; they are transitive regions between water masses of different origin. The aim of the study was to investigate zooplankton distribution in the Barents Sea frontal zones in summer season in relation to environmental factors. Zooplankton samples were collected with a Juday net in August 2010 at 25 stations during the cruise of the research vessel *Dalnie Zelentsy*.

A total of 48 zooplankton taxa were identified in the samples. Taxa quantity at stations varied from 8 to 27. Total zooplankton count ranged from 112 to 7921 individuals/m³, averaging 2373 ± 443 individuals/m³. Total zooplankton biomass varied from 7 to 167 mg dry mass/m³ with a mean value of 77 ± 10 mg dry mass/m³. Estimated daily zooplankton production fluctuated in a range of 0.18–4.02 mg dry mass/m³, averaging 1.93 ± 0.24 mg dry mass/m³. P/B-ratio was stable across the stations (0.02–0.04). Cluster analysis based on the zooplankton abundance delineated two groups of stations with similarity more than 50 %. The

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

first group was associated with cold waters of Arctic origin while the second one was related with warm waters of Atlantic origin. Zooplankton assemblage of the first group was dominated by copepods which accounts for 77–97 % of the total abundance and 65–98 % of the total biomass. Copepods also prevailed in the second group accounting for 56–99 % in zooplankton abundance and 74–99 % in the biomass. The highest biomass and daily production were recorded in the frontal zones of the Arctic waters.

Keywords: zooplankton, copepods, polar front, Arctic shelf.

Проблема оценки продуктивности морских экосистем занимает центральное место в современных исследованиях. Среди арктических морей одним из наиболее продуктивных является Баренцево море, особенно его западная и юго-западная части, подверженные интенсивному воздействию теплых вод атлантического происхождения [1]. Высокая продуктивность пелагических сообществ во многом обуславливает формирование значительных скоплений промысловых рыб, вылов которых играет важную роль в экономике России.

Зоопланктон представляет собой ключевой компонент пелагических экосистем Баренцева моря, поскольку он обеспечивает поток энергии от первичных продуцентов на более высокие трофические уровни [2; 3]. Планктонные организмы формируют основу рациона мойвы, молоди трески и пикши, а также личинок большинства рыб Баренцева моря, включая промысловые виды. Оценка состояния зоопланктонных сообществ позволяет прогнозировать величину кормовой базы рыб и в конечном итоге рассчитывать допустимые выловы важных коммерческих видов.

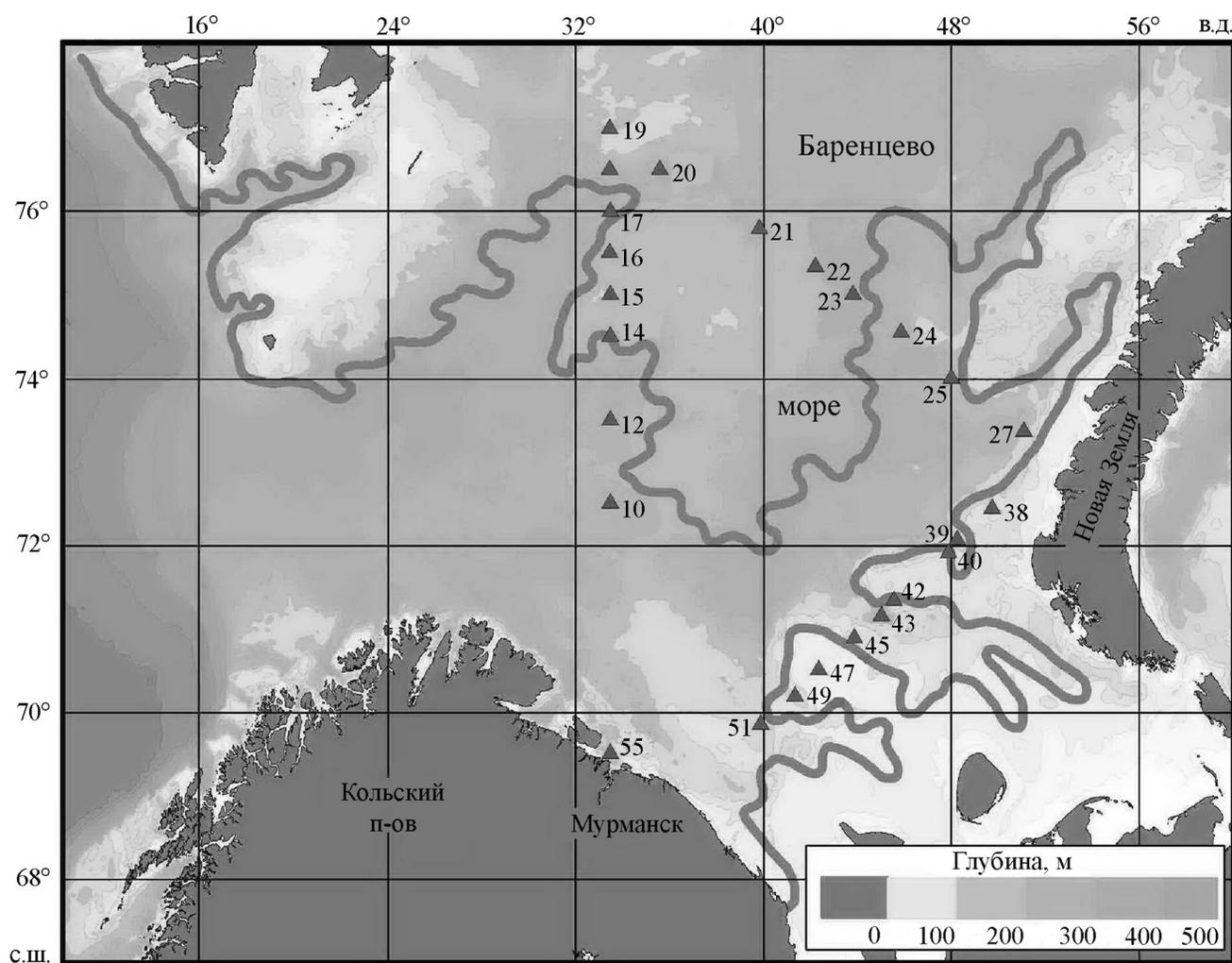


Рис. 1. Расположение станций отбора проб зоопланктона в Баренцевом море в августе 2010 г. и границы фронтальных зон (обозначены серой полужирной линией). Фронтальные зоны выделены по гидрологическим критериям (температура и соленость воды) [40]

Fig. 1. Location of zooplankton sampling stations in the Barents Sea in August 2010 and boundaries of frontal zones (marked with gray semi-bold line). The frontal zones were delineated according to hydrological criteria (water temperature and salinity) [40]

Таблица 1. Список станций, на которых осуществляли лов зоопланктона в Баренцевом море в августе 2010 г.
Table 1. List of zooplankton sampling stations in the Barents Sea in August 2010

Номер станции Station number	Дата Date	Время отбора Sampling time	Координаты Coordinates		Глубина, м Depth, m	Слой облова Sampling layer
			с.ш. N	в.д. E		
10	20.08.10	7:00	72.49933	33.50133	291	0–100
12	20.08.10	16:00	73.49285	33.49752	285	0–100
14	21.08.10	6:28	74.49717	33.50288	268	0–100
15	21.08.10	12:51	74.99648	33.49857	149	0–100
16	21.08.10	19:43	75.49317	33.46515	234	0–100
17	22.08.10	1:32	75.98810	33.51190	301	0–100
18	22.08.10	7:04	76.49023	33.46608	213	0–100
19	22.08.10	12:58	76.98617	33.48020	167	0–100
20	22.08.10	23:35	76.48962	35.60495	251	0–100
21	23.08.10	10:25	75.77863	39.83475	332	0–100
22	23.08.10	16:53	75.33173	42.20875	221	0–100
23	23.08.10	21:20	74.99647	43.82312	328	0–100
24	24.08.10	3:08	74.54077	45.84833	313	0–100
25	24.08.10	9:40	73.99352	47.99112	268	0–100
27	24.08.10	19:44	73.35525	51.07432	202	0–100
38	26.08.10	22:15	72.43202	49.73608	107	0–100
39	27.08.10	4:09	72.05817	48.25568	203	0–100
40	27.08.10	6:27	71.89910	47.87100	64	0–45
42	27.08.10	14:22	71.33173	45.56603	72	0–65
43	27.08.10	17:20	71.14430	45.03197	265	0–100
45	27.08.10	22:05	70.88205	43.86017	119	0–100
47	28.08.10	3:40	70.49948	42.35408	63	0–55
49	28.08.10	8:30	70.18282	41.34230	132	0–100
51	28.08.10	15:14	69.84868	39.88302	230	0–100
55	29.08.10	20:30	69.50042	33.49727	267	0–100

Наиболее продуктивными в Баренцевом море считаются фронтальные зоны, которые представляют собой транзитные акватории между водными массами разного происхождения [4]. К числу наиболее протяженных и наиболее выраженных фронтальных зон относится полярный фронт, который разделяет холодные арктические воды, поступающие из Северного Ледовитого океана, и теплые атлантические воды, транспортируемые из Норвежского моря [1]. За длительную историю исследования зоопланктона накоплен значительный объем данных, касающихся особенностей распределения биомассы планктона в Баренцевом море [5–12], однако информации о продуктивных показателях зоопланктона в пределах фронтальных зон немно-

го [13–17]. Для фронтальных зон восточного сектора моря данных о суточной продукции зоопланктона в литературе нет.

Цель работы – исследование особенностей распределения зоопланктона в районах фронтальных зон Баренцева моря в летний период в связи с внешними факторами, а также определение продукционных показателей сообщества.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Пробы зоопланктона были отобраны во время экспедиции Мурманского морского биологического института КНЦ РАН (ММБИ) на научно-исследовательском судне «Дальние Зеленцы» в августе 2010 г.

в Баренцевом море (рис. 1, табл. 1). В основном был изучен наиболее продуктивный верхний 100-метровый слой, где концентрируется более 90 % от общего количества планктона [2; 14; 18]. В качестве орудия лова использовали сеть Джели (площадь входного отверстия 0,11 м², ячей 180 мкм). Пробы фиксировали формалином, а последующую детальную обработку и анализ полученного материала проводили в лаборатории по стандартной методике [19]. Биомассу зоопланктона рассчитывали по стандартным таблицам, размерно-весовым зависимостям или номограммам [20–23]. Полученные значения сырой биомассы были переведены в миллиграммы сухой массы на 1 м³ по соотношению: 1 мг сырой массы равен 0,2 мг сухой массы. Для желетелого зоопланктона (медузы и гребневики) применяли уравнение: 1 мг сырой массы равен 0,04 мг сухой массы [24]. Суточную продукцию массовых групп зоопланктона рассчитывали, исходя из их индивидуальной массы, скорости роста и средней температуры воды. Для различных групп гидробионтов скорость роста вычисляли по соответствующим уравнениям [25–31] с учетом влияния температуры воды [24]. Подробное описание методики было опубликовано ранее [32–35].

Всего было проанализировано 25 проб с 25 станций. Гидрологическая информация (данные о температуре и солености) была получена при зондировании всей водной толщи на каждой станции. В дальнейших расчетах применяли средние значения показателей для слоя облова. Данные по содержанию хлорофилла *a* в поверхностном слое взяты из опубликованного источника [36].

Математическую обработку данных проводили методами описательной статистики. Средние значения в работе представлены со стандартной ошибкой (\pm SE). Для анализа структуры зоопланктонных сообществ использовали кластерный анализ, основанный на обилии массовых видов. Данные по численности были трансформированы путем извлечения квадратного корня. Сходство оценивали по коэффициенту Брея – Куртиса [37] по методу групповых средних [38]. Сравнение количественных показателей зоопланктона разных кластеров проводили с использованием однофакторного дисперсионного анализа (в случае нормального распределения данных) или непараметрического теста Крускала – Уоллиса. Для определения связей между биомассой зоопланктона и внешними факторами (средняя температура и соленость, концентрация хлорофилла *a*

в поверхностном слое) применяли процедуру BIO-ENV на основе корреляционного анализа. Все расчеты и статистический анализ были проведены с использованием следующих программных пакетов: Microsoft Excel 2003, NCSS-PASS 97 и Primer 5.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Средняя температура воды в слое облова колебалась от 1,1 °С до 8,7 °С, в среднем составляя $3,6 \pm 0,3$ °С. Средняя соленость в слое облова варьировала в диапазоне 34,15–35,01 ‰ при средней величине $34,66 \pm 0,05$ ‰. Концентрация хлорофилла *a* в поверхностном слое изменялась от 0,53 до 12,38 мг/м³, в среднем составляя $1,72 \pm 0,46$ мг/м³.

В пробах идентифицировано 48 таксономических единиц зоопланктона (табл. 2). Copepoda nauplii, *Pseudocalanus* spp. I–IV, *Thyssanoessa* spp. nauplii, *Thyssanoessa* spp. calyptopis в качестве отдельных таксонов не рассматривали. Таксономическое богатство было минимальным на станции 51 (8 таксонов), максимальным – на станции 18 (27 таксонов).

Общая численность зоопланктона колебалась в широком диапазоне (112–7921 экз./м³), в среднем составляя 2373 ± 443 экз./м³. Суммарная биомасса зоопланктона варьировала от 7 до 167 мг сухой массы/м³ (рис. 2) при средней величине 77 ± 10 мг сухой массы/м³. Суточная продукция зоопланктона изменялась в интервале 0,18–4,02 мг сухой массы/м³, в среднем составляя $1,93 \pm 0,24$ мг сухой массы/м³. Р/В-коэффициент был стабильным на всех станциях (0,02–0,04).

Кластерный анализ показал наличие двух групп станций со степенью сходства более 50 % (рис. 3). Три станции (38, 47, 51) наиболее сильно отличались от остальных и не были объединены ни с одной из групп. В составе сообщества первой группы доминировали веслоногие ракообразные, на долю которых приходилось 77–97 % от общего обилия и 65–98 % суммарной биомассы. По численности преобладали *Oithona similis* Claus, 1866 (33 %) и представители рода *Pseudocalanus* Воеск, 1872 (30 %). По биомассе преобладали *Calanus* spp. (57 %) и *Pseudocalanus* spp. (18 %). В составе сообщества второй группы также лидирующее положение занимали копеподы, составлявшие 56–99 % численности и 74–99 % биомассы зоопланктона. По обилию преобладали *Oithona similis* (44 %) и *Calanus finmarchicus* (Gunner, 1765) (25 %), по биомассе – *Calanus finmarchicus* (68 %).

Таблица 2. Средняя численность зоопланктона в Баренцевом море в августе 2010 г. CL1, CL2 – группы станций, выделенные с помощью кластерного анализа

Table 2. Average zooplankton abundance in the Barents Sea in August 2010. CL1, CL2 – groups of stations delineated with cluster analysis

Таксон / группа Taxon / group	CL1	CL2	Станция 38 Station 38	Станция 47 Station 47	Станция 51 Station 51
<i>Acartia longiremis</i>	–	1	–	–	–
<i>Acartia</i> spp. I–IV	–	1	–	–	–
<i>Calanus finmarchicus</i>	204	224	–	432	23
<i>Calanus glacialis</i>	163	21	46	7	–
<i>Centropages hamatus</i>	14	4	–	47	–
Copepoda nauplii	6	16	2	101	1
<i>Metridia longa</i>	132	8	<1	–	–
<i>Metridia lucens</i>	<1	–	–	–	–
<i>Microcalanus pusillus</i>	29	23	–	–	2
<i>Microcalanus pygmaeus</i>	27	14	2	–	–
<i>Microsetella norvegica</i>	2	–	–	1	–
<i>Oithona atlantica</i>	202	9	–	6	1
<i>Oithona similis</i>	1132	522	51	2739	73
<i>Triconia borealis</i>	13	–	–	–	–
<i>Paraeuchaeta norvegica</i>	–	0	–	–	–
<i>Pseudocalanus</i> spp. I–IV	1079	58	22	331	1
<i>Pseudocalanus acuspes</i> V–VI	52	11	23	63	–
<i>Pseudocalanus minutus</i> V–VI	238	25	23	169	3
<i>Temora longicornis</i>	<1	1	–	–	–
<i>Evadne nordmanni</i>	80	<1	–	–	–
<i>Podon leuckartii</i>	3	<1	–	–	–
<i>Aeginopsis laurentii</i>	<1	<1	–	–	–
<i>Aglantha digitale</i>	18	2	–	38	–
<i>Euphysa flammea</i>	<1	–	–	<1	–
<i>Euphysa</i> spp. juv.	1	7	–	11	–
<i>Rathkea octopunctata</i>	<1	1	–	17	–
<i>Staurophora mertensi</i>	<1	–	–	<1	–
Bivalvia (juv.)	77	–	–	<1	–
Bryozoa cyphonautes larvae	2	–	–	<1	–
Holothuroidea (auricularia larvae)	–	1	–	61	–
Echinoidea (echinopluteus larvae)	7	3	–	76	–
Gastropoda larvae	30	51	3	3128	7
Ophiuroidea (ophiopluteus larvae)	8	7	–	169	1
Polychaeta larvae	7	1	–	<1	–
<i>Chionoecetes opilio</i> zoeae	–	<1	–	<1	–
<i>Hyas</i> spp. zoeae	–	<1	–	<1	–
<i>Pagurus</i> spp. zoeae	–	–	–	<1	–
<i>Pandalus borealis</i>	–	<1	–	<1	–
<i>Boroecia borealis</i>	–	<1	–	<1	–
<i>Discoconchoecia elegans</i>	–	<1	–	<1	–

Окончание табл. 2

<i>Limacina helicina</i>	1	<1	–	<1	–
<i>Parasagitta elegans</i>	15	4	<1	7	–
<i>Thysanoessa inermis</i>	<1	<1	–	1	–
<i>Thysanoessa</i> spp. nauplius	–	<1	–	<1	–
<i>Thysanoessa</i> spp. calyptopis	–	<1	–	<1	–
<i>Thysanoessa</i> spp. furcilia	1	1	–	1	–
<i>Themisto libellula</i>	<1	–	–	<1	–
<i>Themisto abyssorum</i>	<1	–	–	<1	–
<i>Fritillaria borealis</i>	25	18	–	186	–
<i>Oikopleura labradoriensis</i>	31	15	–	118	–
<i>Oikopleura vanhoeffenni</i>	14	4	1	<1	–
<i>Beroe cucumis</i>	<1	<1	–	<1	–
<i>Mertensia ovum</i>	<1	<1	<1	<1	–
Общая Total	3614	1052	175	7709	112

Примечание. I–V – копеподиты I–V, VI – взрослые особи, juv. – молодые особи; «–» – таксон не обнаружен
 Note. I–V – copepodites I–V, VI – adults, juv. – juveniles; “–” – taxon is not found

Сравнение групп, выделенных по кластерному анализу, выявило значимые отличия по средней температуре воды, солености, концентрации хлорофилла *a* в поверхностном слое, общей численности зоопланктона и индексу Шеннона (табл. 3). Сравнение обилия массовых групп зоопланктона также показало значимые отличия кластеров (ANOSIM, Global R = 0,733, $p = 0,001$). Более 90 % различий между кластерами по численности обеспечивали *Pseudocalanus* spp. (35 % различия), *Oithona similis* (24 %), *Oithona atlantica* Farran, 1908 (8 %), *Calanus finmarchicus* (6 %), *Metridia longa* (Lubbock, 1854) (5 %) и *Calanus glacialis* Jaschnov, 1955 (4 %).

Применение процедуры BIO-ENV в программной среде Primer 5.0 показало, что наиболее тесная корреляция отмечена между численностью зоопланктона и географическим положением, средней температурой в слое облова и концентрацией хлорофилла *a* в поверхностном слое (табл. 4).

Возрастная структура популяций массовых видов копепод варьировала в зависимости от географического положения. В составе группировок *Calanus finmarchicus* в пределах обоих кластеров доминировали копеподиты II–IV (в среднем 72 %); на станциях 47 и 51 преобладала V копеподитная стадия (рис. 4а). Популяция *Calanus glacialis* на станциях первой группы была представлена в основном копеподитами II–IV (76 %), на станциях второго кластера – копеподитами III–V (96 %) (рис. 4б). Характерной чертой популяций *Metridia*

longa была высокая доля молодежи (копеподиты I–III), составлявшей 42–69 % в пределах двух кластеров, на станции 33 доминировала III копеподитная стадия (рис. 4в). В популяции *Pseudocalanus minutus* (Krøyer, 1845) на станциях первой группы доминировала молодежь (61 %), тогда как на станциях второй группы – копеподиты IV–V (50 %), сходная структура отмечена на станциях 38 и 51, где старшие копеподиты составляли 64–86 % (рис. 4г).

ОБСУЖДЕНИЕ

Температурные условия в Баренцевом море тесно связаны с интенсивностью притока теплых атлантических вод из Норвежского моря. Сравнение показателей, отмеченных в 2010 г., со среднепогодными значениями [39] позволяет сделать вывод, что данный год может быть отнесен к категории теплых. Действительно, опубликованные данные показывают, что приток атлантических вод был максимальным в 2006 г., снижение средней температуры воды и аномалии температуры отмечались начиная с 2007 г. [40], но 2010 г. и последующие годы также отличались высоким теплосодержанием водных масс. Таким образом, полученные нами результаты описывают зоопланктонное сообщество, характерное для теплого климатического периода.

Особенностью таксономического состава зоопланктонных сообществ в августе 2010 г. было их

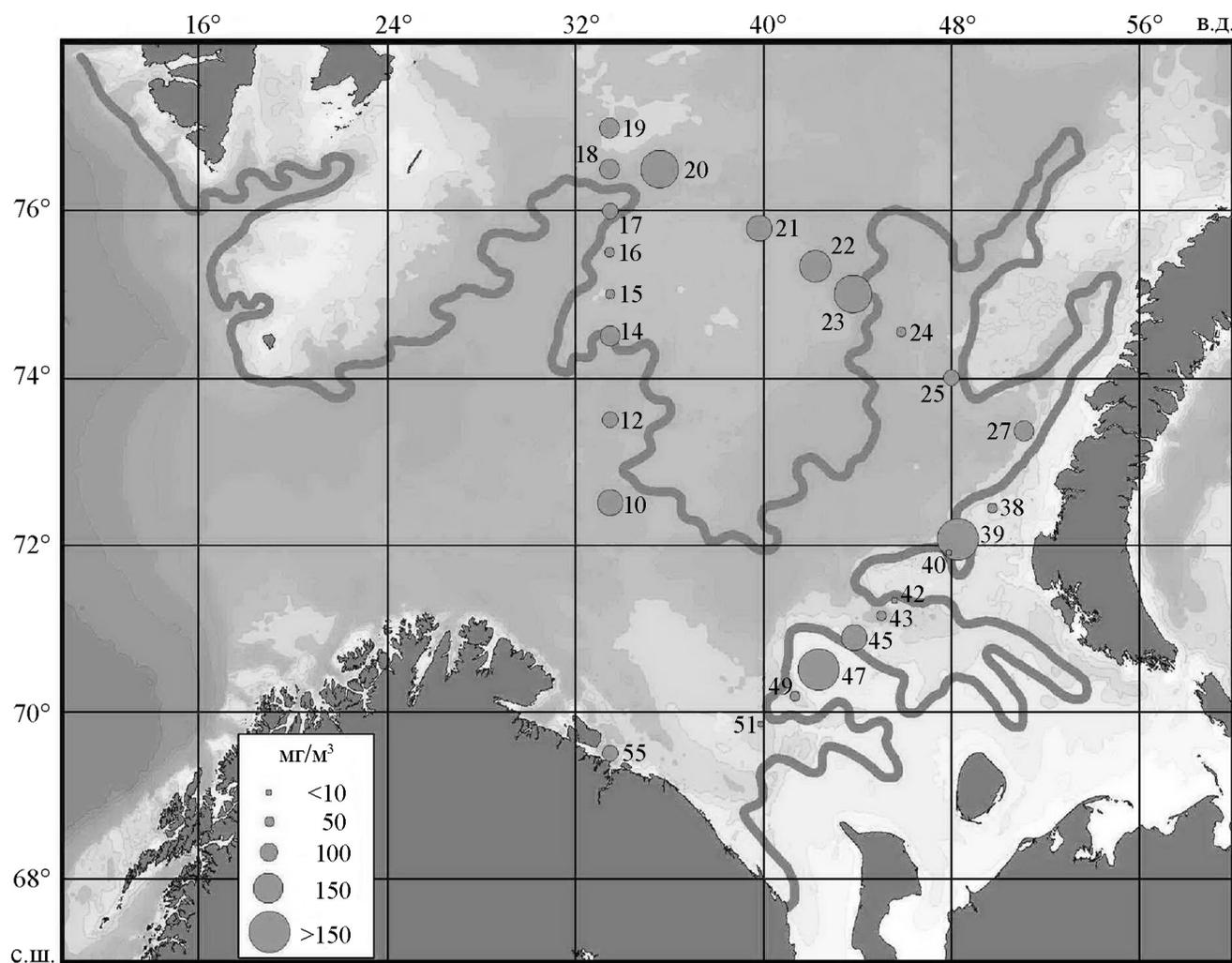


Рис. 2. Распределение сухой биомассы зоопланктона в Баренцевом море в августе 2010 г.

Fig. 2. Distribution of zooplankton dry mass in the Barents Sea in August 2010

высокое видовое богатство и индекс Шеннона. Ранее было показано, что в Баренцевом море обитает более 300 видов зоопланктона [18; 41]. При этом фон зоопланктона определяет 10–20 видов, которые из года в год присутствуют в более или менее значительных количествах [14; 41]. Отмеченное нами таксономическое богатство, индекс Шеннона и выравненность фауны планктона по обилию были сопоставимы с величинами, зарегистрированными ранее в Баренцевом море в летний период [42].

Анализ структуры сообществ зоопланктона выявил преобладание веслоногих ракообразных, которые составляли основу численности, биомассы и суточной продукции. Подобный результат вполне ожидаем, так как копеподы доминируют в зоопланктоне арктических морей в летний период [1; 2; 10–12; 17; 18; 32–35; 43]. При этом стоит отметить, что в пределах каждой водной массы Баренцева моря формируются обособленные сообщества со своим

комплексом преобладающих видов. В частности, в северных районах доминирует *Calanus glacialis*, в южных – *C. finmarchicus* [14; 44]. В нашем случае с помощью кластерного анализа было выделено два типа сообществ: первое можно отнести к холодно-водному, второе – к тепловодному. В составе первого комплекса была выше доля *Calanus glacialis*, типичного арктического вида, и *Pseudocalanus* spp., бореально-арктических представителей, во втором комплексе основу биомассы составлял *Calanus finmarchicus*, наиболее распространенный бореальный вид, достигающий максимального обилия в южной и юго-западной частях моря [14; 18; 41]. Другим фоновым видом, составлявшим основу численности в пределах обеих групп, был *Oithona similis*, который часто встречается в арктических морях [45].

Численность зоопланктона в нашем исследовании изменялась в широком диапазоне, при этом

холодноводное сообщество отличалось более высокой численностью, чем тепловодное. Сходная картина выявлена ранее и для весеннего сообщества зоопланктона: прослеживались выраженные отличия между станциями, расположенными в арктических и атлантических водах [6]. Примечательно, что в западной части Баренцева моря обилие массовых представителей зоопланктона было выше в водах арктического происхождения, в частности, средняя численность *Calanus* spp. была в 2–4 раза больше в холодных водах по сравнению с таковым атлантической водной массы [6]. Подобный результат во многом объясняется структурой сообщества (преобладание мелких копепод), а также тем, что в арктических водах пик сезонного обилия зоопланктона регистрируется позднее, чем в атлантических водах, то есть сообщества характеризовались разной степенью зрелости [18].

Отмеченная нами биомасса зоопланктона сильно варьировала между станциями, однако средние величины двух типов сообщества были близки друг к другу. Более ранние исследования норвежских ученых показали, что биомасса зоопланктона в Баренцевом море в августе – октябре демонстрирует межгодовые вариации, при этом максимальные показатели (средние величины 10–12 г сухой массы/м², максимальные более 20 г сухой массы/м²) отмечены в теплые годы, тогда как минимальные

(около 0,5–2 г сухой массы/м²) зарегистрированы в холодные периоды [7–9]. Ранее нами было показано, что биомасса зоопланктона в южной и центральной частях Баренцева моря в теплые годы может достигать 7–13 мг углерода/м² (14–26 мг сухой массы/м²) [43]. Отмеченные нами в августе 2010 г. величины биомассы зоопланктона (средние 7–9 г сухой массы/м², максимальные 16–17 г сухой массы/м²) были сопоставимы с показателями, характерными для теплого климатического периода, что подтверждает общую тенденцию, выявленную для арктических морей: увеличение биомассы планктона в условиях роста температуры воды.

Примечательно, что в районах фронтальных зон в августе 2010 г. было зарегистрировано повышение биомассы и суточной продукции в водах арктического происхождения. Подобная закономерность в распределении зоопланктона фронтальных зон была отмечена и ранее. Так, исследованиями ММБИ было выявлено, что биомасса зоопланктона в летний период была наиболее высокой во фронтальных зонах Кольского разреза (33°33' в.д.), достигая максимума в северных районах, где были представлены холодные арктические воды [13; 46]. Сходная картина отмечается и в северо-западной части Баренцева моря, где биомасса зоопланктона выше в водах фронтальной зоны, разделяющей атлантические, арктические и шпицбергенские

Таблица 3. Сравнение кластеров по гидрологическим характеристикам и показателям зоопланктона в Баренцевом море в августе 2010 г. Полужирным шрифтом выделены достоверные отличия ($p < 0,05$). F – значение критерия Фишера, H – значение критерия χ^2

Table 3. Comparison of the clusters by hydrological conditions and zooplankton parameters in the Barents Sea in August 2010. Bold font indicates significant differences ($p < 0.05$). F – Fisher's value, H – χ^2 value

Показатель Parameter	CL1	CL2	F	p	H	p
Температура, °C Temperature, °C	2,9	4,3	5,502	0,028	–	–
Соленость Salinity	34,82	34,54	13,187	0,001	–	–
Концентрация хлорофилла a, мг/м³ Chlorophyll a content, mg/m ³	1,05	2,62	–	–	6,750	0,009
Общая численность, экз./м³ Total abundance, ind./m ³	3614	1052	–	–	16,333	<0,001
Общая биомасса, мг сухой массы/м ³ Total biomass, mg dry mass/m ³	90	68	1,494	0,235	–	–
Общая продукция, мг/м ³ в сутки Total production, mg/m ³ per day	2,29	1,70	1,683	0,209	–	–
Выравненность по обилию Evenness	0,61	0,52	4,124	0,055	–	–
Индекс Шеннона Shannon index	2,84	2,24	10,809	0,003	–	–

воды [17]. Близкая тенденция выявлена для центральной широтной зоны Баренцева моря в теплые годы: в северных районах летняя биомасса зоопланктона в слое 0–100 м была выше в 1,5–2 раза, чем в южных [5].

Величины суточной продукции, отмеченные в нашем исследовании, были сопоставимы с показателями для южной части Баренцева моря в августе 2011 г. (средняя величина 21–25 мг сырой массы/м³) [33], но оказались ниже, чем в июле 2008 г. (0,3–28,3 мг сухой массы/м³) [34]. Ранее было показано, что в зоне Полярного фронта Баренцева моря расчетная величина суточной продукции зоопланктона составляет порядка 1–14 г углерода/м³, что приблизительно соответствует 2–28 г сухой массы/м³, при этом максимум был приурочен к холодным арктическим водам [15]. Для фьордов Западного Шпицбергена получены оценки суточной продукции зоопланктона порядка 12–214 г сухой массы/м³ [16]. Эти величины существенно выше наших оценок, что связано с разницей в методиках расчета. Так, в исследованиях зарубежных ученых использовался косвенный метод оценки обилия зоопланктона – лазерный оптический счетчик частиц, – поэтому полученные ими величины численности были существенно выше, чем в нашей работе. Однако общей закономерностью было увеличение количества и продукции планктона в арктической водной массе по сравнению с таковыми в водах атлантического происхождения. Подобные различия связаны с особенностями сезонной сукцессии зоопланктонного сообщества: в июле оно находится на более ранней стадии развития, для которой характерны высокая численность и биомасса зоопланктона [14; 18; 40]. Анализ возрастной структуры популяций массовых видов копепод в августе 2010 г. подтверждает, что в холодных арктических водах сообщество находилось на более ранней стадии сезонного развития, о чем свидетельствовала более высокая доля молодежи веслоногих ракообразных.

Распределение зоопланктона в нашем исследовании было тесно связано с вариациями температуры воды и концентрации хлорофилла *a*. Первый фактор оказывает прямое влияние на жизнедеятельность организмов зоопланктона, определяя скорость их роста, питания и протекания физиологических процессов [3]. Концентрация фитопигментов фитопланктона часто используется для оценки обеспеченности зоопланктона кормовыми

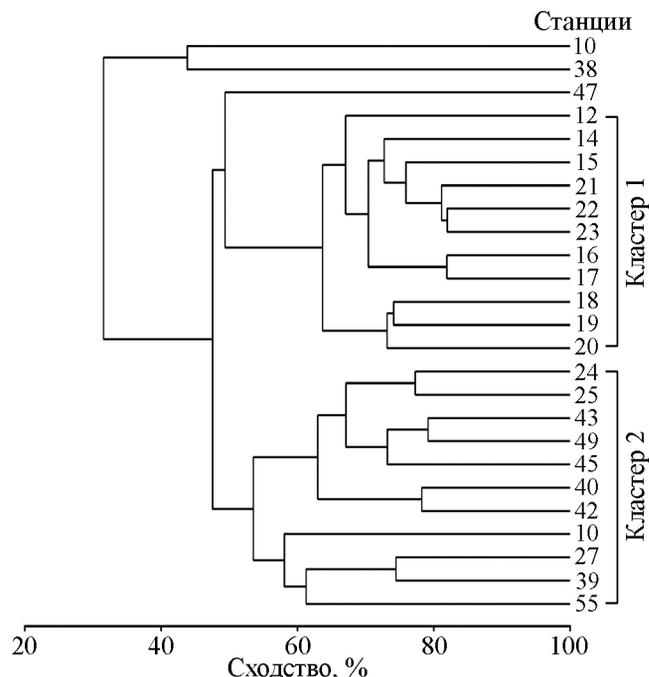


Рис. 3. Дендрограмма сходства станций (коэффициенты Брея – Куртиса, %) по обилию зоопланктона в Баренцевом море в августе 2010 г.

Fig. 3. Dendrogram of stations resemblance (Bray-Curtis similarity Index, %) based on zooplankton abundance in the Barents Sea in August 2010

ресурсами, хотя в ряде случаев прямой связи между содержанием хлорофилла *a* и биомассой микродорослей не обнаруживается [40]. Тем не менее ряд работ указывает на то, что высокая численность зоопланктона часто отмечается в зонах, где концентрация хлорофилла *a* выше [4; 15; 35; 47]. В нашем случае была выявлена обратная корреляция количественных показателей зоопланктона и содержания хлорофилла *a*, то есть в более холодных водах биомасса была выше. Подобная картина может быть связана как с более интенсивным выеданием фитопланктона в арктических сообществах, так и с преобладанием всеядных видов, в частности *Oithona similis*, в рационе которого более важную роль играет микрозоопланктон [45]. Примечательно, что и в водах полярного фронта Баренцева и Гренландского морей наибольшие значения концентрации зоопланктона также были приурочены к зонам с повышенным содержанием хлорофилла *a* и высокой температурой воды [15; 16; 47].

Роль температурного фактора в детерминации распределения зоопланктона также велика. Было обнаружено, что годовая продукция *Calanus finmarchicus* повышается в теплые годы, так, для атлантических вод Баренцева моря эта величина оце-

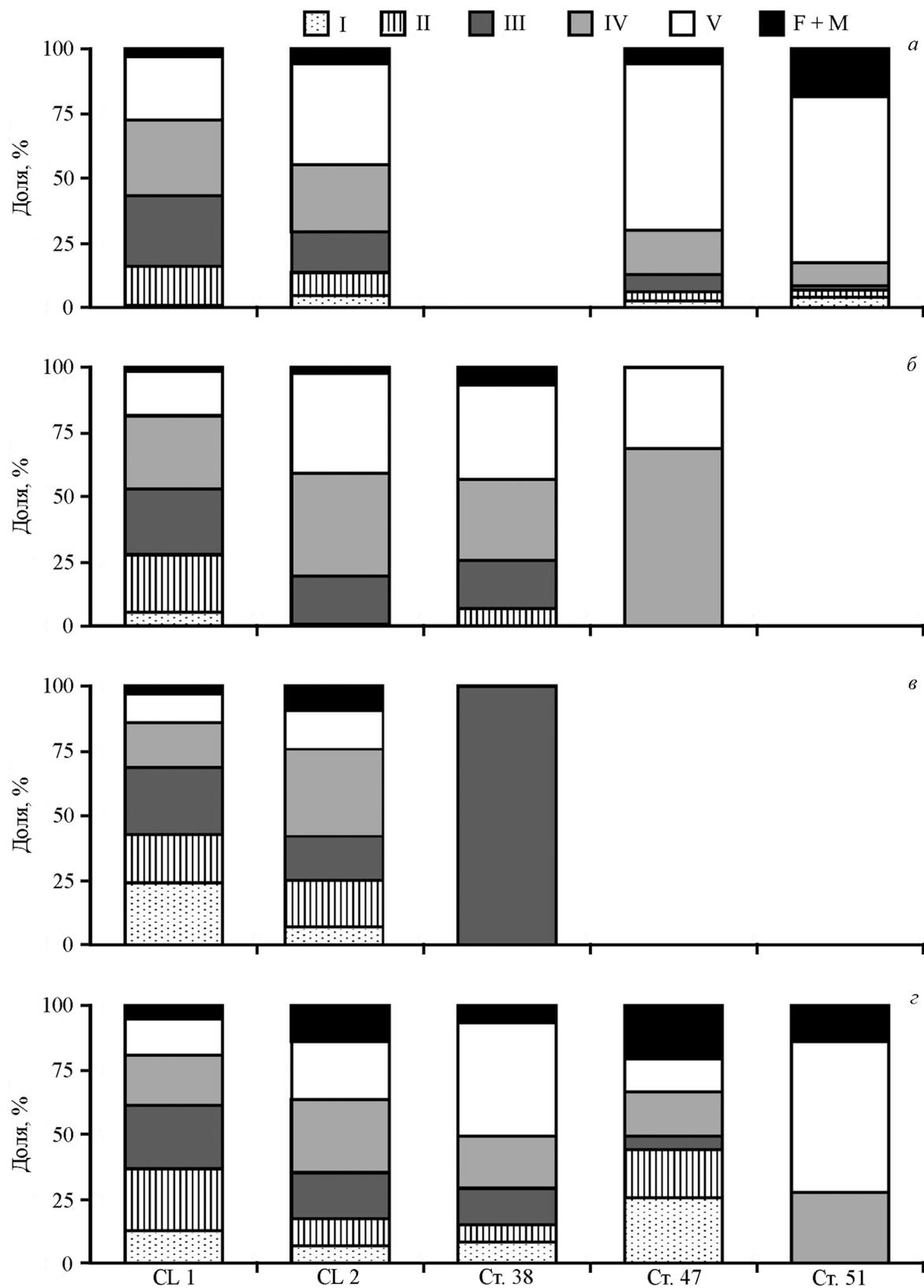


Рис. 4. Возрастная структура *Calanus finmarchicus* (а), *Calanus glacialis* (б), *Metridia longa* (в) и *Pseudocalanus minutus* (г) в Баренцевом море в августе 2010 г. I–V – копеподиты I–V, F – самки, M – самцы

Fig. 4. Age structure of *Calanus finmarchicus* (a), *Calanus glacialis* (б), *Metridia longa* (в) and *Pseudocalanus minutus* (г) in the Barents Sea in August 2010. I–V – copepodites I–V, F – females, M – males

Таблица 4. Результаты анализа BIO-ENV, показывающие корреляции между численностью зоопланктона и внешними факторами в Баренцевом море в августе 2010 г.

Таблица 4. Results of BIO-ENV analysis that demonstrate correlations between zooplankton abundance and environmental factors in the Barents Sea in August 2010

Количество переменных / Number of parameters	Коэффициент корреляции / Correlation coefficient	Переменные Parameters
4	0,500	широта, долгота, температура, концентрация хлорофилла <i>a</i> latitude, longitude, temperature, chlorophyll <i>a</i> content
4	0,493	широта, долгота, температура, слой облова latitude, longitude, temperature, sampling layer
5	0,491	широта, долгота, температура, концентрация хлорофилла <i>a</i> , слой облова latitude, longitude, temperature, chlorophyll <i>a</i> content, sampling layer
2	0,487	широта, концентрация хлорофилла <i>a</i> latitude, chlorophyll <i>a</i> content
3	0,485	широта, долгота, слой облова latitude, longitude, sampling layer
3	0,484	широта, долгота, концентрация хлорофилла <i>a</i> latitude, longitude, chlorophyll <i>a</i> content
3	0,480	широта, долгота, температура latitude, longitude, temperature
3	0,477	широта, концентрация хлорофилла <i>a</i> , слой облова latitude, chlorophyll <i>a</i> content, sampling layer
4	0,477	широта, долгота, концентрация хлорофилла <i>a</i> , слой облова latitude, longitude, chlorophyll <i>a</i> content, sampling layer
2	0,474	широта, долгота latitude, longitude

нивалась по модельным оценкам в 10,7 млн т сухой массы, тогда как в холодные годы достигала 6,8 млн т сухой массы [8]. Отмеченное в последние десятилетия увеличение температуры воды может существенно повысить продуктивность зоопланктона. Модельные расчеты показывают, что рост средней температуры воды на 2 °C (с 3 до 5 °C) может привести к росту годовой продукции в южных и юго-западных районах моря в летний период в 2 раза (с 4 до 8 г сухой массы/м²), последующее увеличение температуры до 7 °C вызовет увеличение продукции до 12 г сухой массы/м² [9].

Таким образом, проведенные нами исследования показали, что зоопланктонные сообщества Баренцева моря в августе 2010 г. характеризовались

высоким таксономическим богатством с преобладанием веслоногих ракообразных. Численность, биомасса и продукция зоопланктона также были высокими, сопоставимыми с показателями, характерными для теплых лет. Выявлена тесная ассоциация зоопланктона с водными массами разного происхождения – арктическими и атлантическими. Наибольшая продуктивность зоопланктона была зарегистрирована во фронтальных зонах в водах арктического происхождения.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 17-14-01268 «Биология арктического планктона в зоне полярного фронта»).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Sakshaug E., Johnsen G., Kovacs K. (eds). 2009. *Ecosystem Barents Sea*. Trondheim, Tapir Academic Press: 587 p.
2. Zenkevich L.A. 1963. *Biology of Seas of the USSR*. London, George Allen & Unwin: 956 p.
3. Raymont J.E.G. 1983. *Plankton and productivity in the oceans. Vol. 2. Zooplankton*. Southampton, Pergamon Press: 824 p.
4. Wassmann P., Reigstad M., Haug T., Rudels B., Carroll M.L., Hop H., Gabrielsen G.W., Falk-Petersen S., Denisenko S.G., Arashkevich E., Slagstad D., Pavlova O. 2006. Food webs and carbon flux in the Barents Sea. *Progress in Oceanography*. 71(2–4): 232–287. doi: 10.1016/j.pcean.2006.10.003
5. Orlova E.L., Boitsov V.D., Dolgov A.V., Rudneva G.B., Nesterova V.N. 2005. The relationship between plankton, capelin, and cod under different temperature conditions. *ICES*

- Journal of Marine Science*. 62(7): 1281–1292. doi: 10.1016/j.icesjms.2005.05.020
6. Blachowiak-Samolyk K., Kwasniewski S., Hop H., Falk-Petersen S. 2008. Magnitude of mesozooplankton variability: a case study from the Marginal Ice Zone of the Barents Sea in spring. *Journal of Plankton Research*. 30(3): 311–323. doi: 10.1093/plankt/fbn002
 7. Dalpadado P., Ingvaldsen R., Hassel A. 2003. Zooplankton biomass variation in relation to climatic conditions in the Barents Sea. *Polar Biology*. 26(4): 233–241. doi: 10.1007/s00300-002-0470-z
 8. Dalpadado P., Arrigo K.R., Hjøllo S.S., Rey F., Ingvaldsen R.B., Sperfeld E., van Dijken G.L., Stige L.C., Olsen A., Ottersen G. 2014. Productivity in the Barents Sea – response to recent climate variability. *PLoS ONE*. 9(5): e95273. doi: 10.1371/journal.pone.0095273
 9. 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*. 69(7): 1303–1316. doi: 10.1093/icesjms/fss063
 10. Dvoretzky V.G., Dvoretzky A.G. 2009. Summer mesozooplankton distribution near Novaya Zemlya (eastern Barents Sea). *Polar Biology*. 32(5): 719–731. doi: 10.1007/s00300-008-0576-z
 11. Dvoretzky V.G., Dvoretzky A.G. 2009. Summer mesozooplankton structure in the Pechora Sea (south-eastern Barents Sea). *Estuarine Coastal and Shelf Science*. 84: 11–20. doi: 10.1016/j.ecss.2009.05.020
 12. Dvoretzky V.G., Dvoretzky A.G. 2011. Copepod communities off Franz Josef Land (northern Barents Sea) in late summer of 2006 and 2007. *Polar Biology*. 34(8): 1231–1238. doi: 10.1007/s00300-011-0977-2
 13. Тимофеев С.Ф. 1989. Зоопланктон фронтальных зон Баренцева моря. В кн.: *Жизнь и среда полярных морей*. Л., Наука: 84–89.
 14. Тимофеев С.Ф. 2000. *Экология морского зоопланктона*. Мурманск, изд-во МГПИ: 216 с.
 15. Basedow S.L., Zhou M., Tande K.S. 2014. Secondary production at the Polar Front, Barents Sea, August 2007. *Journal of Marine Systems*. 130: 147–159. doi: 10.1016/j.jmarsys.2013.07.015
 16. Trudnowska E., Basedow S.L., Blachowiak-Samolyk K. 2014. Mid-summer mesozooplankton biomass, its size distribution, and estimated production within a glacial Arctic fjord (Hornsund, Svalbard). *Journal of Marine Systems*. 137: 155–166. doi: 10.1016/j.jmarsys.2014.04.010
 17. Dvoretzky V.G., Dvoretzky A.G. 2013. Structure of mesozooplankton community in the Barents Sea and adjacent waters in August 2009. *Journal of Natural History*. 47(31–32): 2095–2114. doi: 10.1080/00222933.2013.772670
 18. Дворецкий В.Г., Дворецкий А.Г. 2015. *Экология зоопланктонных сообществ Баренцева моря и сопредельных вод*. СПб., Реноме: 736 с.
 19. Шевелев М.С. (ред.) 2001. *Инструкции и методические рекомендации по сбору и обработке биологической информации в районах исследований ПИНРО*. Мурманск, изд-во ПИНРО: 291 с.
 20. Численко Л.Л. 1968. *Номограммы для определения веса водных организмов по размерам и форме тела*. Л., Наука: 106 с.
 21. Берестовский Е.Г., Анисимова Н.А., Денисенко С.Г. 1989. *Зависимость между размерами и массой тела некоторых беспозвоночных и рыб Северо-Восточной Атлантики*. Апатиты, изд-во КФ АН СССР: 24 с.
 22. Richter C. 1994. Regional and seasonal variability in the vertical distribution of mesozooplankton in the Greenland Sea. *Berichte zur Polarforschung*. 154: 1–90.
 23. Mumm N. 1991. Zur sommerlichen Verteilung des Mesozooplanktons im Nansen-Becken, Nordpolarmeer. *Berichte zur Polarforschung*. 92: 1–173.
 24. Harris R.P., Wiebe P.H., Lenz J., Skjoldal H.R., Huntley M. (eds). 2000. *ICES zooplankton methodology manual*. London, San Diego, Academic Press: 648 p.
 25. Примаков И.М., Бергер В.Я. 2007. Продукция планктонных ракообразных в Белом море. *Биология моря*. 33(5): 356–360.
 26. Hirst A.G., Roff J.C., Lampitt R.S. 2003. A synthesis of growth rates in marine epipelagic invertebrate zooplankton. *Advances in Marine Biology*. 44: 1–142. doi: 10.1016/S0065-2881(03)44002-9
 27. Madsen S.D., Nielsen T.G., Hansen B.W. 2001. Annual population development and production by *Calanus finmarchicus*, *C. glacialis* and *C. hyperboreus* in Disko Bay, western Greenland. *Marine Biology*. 139(1): 75–93. doi: 10.1007/s002270100552
 28. Madsen S.D., Nielsen T.G., Hansen B.W. 2008. Annual population development of small sized copepods in Disko Bay. *Marine Biology*. 155(1): 63–77. doi: 10.1007/s00227-008-1007-y
 29. Conover R.J., Lalli C.M. 1972. Feeding and growth in *Clione limacina* (Phipps), a pteropod mollusk. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 9(3): 279–302. doi: 10.1016/0022-0981(72)90038-X
 30. Kotori M. 1999. Life cycle and growth rate of the chaetognath *Parasagitta elegans* in the northern North Pacific Ocean. *Plankton Biology and Ecology*. 46(2): 153–158.
 31. Tomita M., Ikeda T., Shiga N. 1999. Production of *Oikopleura longicauda* in Toyama Bay, southern Japan Sea. *Journal of Plankton Research*. 21(12): 2421–2430. doi: 10.1093/plankt/21.12.2421
 32. Дворецкий В.Г. 2012. Продукция кормового зоопланктона в Баренцевом море в летний период. *Известия ТИНРО*. 168: 169–183.
 33. Дворецкий В.Г., Дворецкий А.Г. 2015. Продукционные характеристики зоопланктона южного побережья Баренцева моря (губа Дроздовка). *Вестник Южного научного центра*. 11(3): 92–97.
 34. Дворецкий В.Г., Дворецкий А.Г. 2015. Распределение и продукционные характеристики кормового зоопланктона у берегов Кольского полуострова летом 2008 года. *Рыбное хозяйство*. 1: 59–63.
 35. Dvoretzky V.G., Dvoretzky A.G. 2012. Estimated copepod production rate and structure of mesozooplankton communities in the coastal Barents Sea during summer–autumn 2007. *Polar Biology*. 35(9): 1321–1342. doi: 10.1007/s00300-012-1175-6
 36. Водопьянова В.В. 2011. Пространственное распределение хлорофилла *a* фитопланктона на акватории Баренцева моря в августе 2010 г. В кн.: *Материалы XXXIX конференции молодых ученых ММБИ (Мурманск, май 2011 г.)*. Мурманск, ММБИ КНИЦ РАН: 38–42.

37. Bray J.R., Curtis J.T. 1957. An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographs*. 27: 325–349.
38. Clarke K.R., Warwick R.M. 1994. *Changes in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. Plymouth, Plymouth Marine Laboratory UK: 144 p.
39. Matishov G., Zuyev A., Golubev V., Adrov N., Timofeev S., Karamusko O., Pavlova L., Fadyakin O., Buzan A., Braunstein A., Moiseev D., Smolyar I., Locarnini R., Tatusko R., Boyer T., Levitus S. 2004. *Climatic atlas of the Arctic Seas 2004: Part I. Database of the Barents, Kara, Laptev, and White Seas – Oceanography and Marine Biology. NOAA Atlas NESDIS 58*. Washington, U.S. Government Printing Office: 148 p.
40. Матишов Г.Г. (ред.). 2011. *Комплексные исследования больших морских экосистем России*. Апатиты, изд-во КНЦ РАН: 516 с.
41. Dvoretzky V.G., Dvoretzky A.G. 2010. Checklist of fauna found in zooplankton samples from the Barents Sea. *Polar Biology*. 33: 991–1005. doi: 10.1007/s00300-010-0773-4
42. Дворецкий В.Г., Дворецкий А.Г. 2014. Видовое разнообразие зоопланктонных сообществ западноарктических морей. *Биология моря*. 40(2): 108–112.
43. Dvoretzky V.G., Dvoretzky A.G. 2013. Epiplankton in the Barents sea: Summer variations of mesozooplankton biomass, community structure and diversity. *Continental Shelf Research*. 52: 1–11. doi: 10.1016/j.csr.2012.10.017
44. Матишов Г.Г. (ред.). 1997. *Планктон морей Западной Арктики*. Апатиты, изд-во КНЦ РАН: 352 с.
45. Дворецкий В.Г., Дворецкий А.Г. 2011. *Биология и роль Oithona similis в зоопланктоне морей Арктики*. Апатиты, изд-во КНЦ РАН: 349 с.
46. Дворецкий В.Г., Дворецкий А.Г. 2016. Географические закономерности распределения интегральных показателей зоопланктона в Баренцевом море в летний период. *Известия РАН. Серия географическая*. 3: 40–46. doi: 10.15356/0373-2444-2016-3-40-46
47. Trudnowska E., Gluchowska M., Beszczynska-Möller A., Blachowiak-Samolyk K., Kwasniewski S. 2016. Plankton patchiness in the Polar Front region of the West Spitsbergen Shelf. *Marine Ecology. Progress Series*. 560: 1–18. doi: 10.3354/meps11925
48. Blachowiak-Samolyk K., Kwasniewski S., Hop H., Falk-Petersen S. 2008. Magnitude of mesozooplankton variability: a case study from the Marginal Ice Zone of the Barents Sea in spring. *Journal of Plankton Research*. 30(3): 311–323. doi: 10.1093/plankt/fbn002
49. Dalpadado P., Ingvaldsen R., Hassel A. 2003. Zooplankton biomass variation in relation to climatic conditions in the Barents Sea. *Polar Biology*. 26(4): 233–241. doi: 10.1007/s00300-002-0470-z
50. Dalpadado P., Arrigo K.R., Hjøllø S.S., Rey F., Ingvaldsen R.B., Sperfeld E., van Dijken G.L., Stige L.C., Olsen A., Ottersen G. 2014. Productivity in the Barents Sea – response to recent climate variability. *PLoS ONE*. 9(5): e95273. doi: 10.1371/journal.pone.0095273
51. 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*. 69(7): 1303–1316. doi: 10.1093/icesjms/fss063
52. Dvoretzky V.G., Dvoretzky A.G. 2009. Summer mesozooplankton distribution near Novaya Zemlya (eastern Barents Sea). *Polar Biology*. 32(5): 719–731. doi: 10.1007/s00300-008-0576-z
53. Dvoretzky V.G., Dvoretzky A.G. 2009. Summer mesozooplankton structure in the Pechora Sea (south-eastern Barents Sea). *Estuarine Coastal and Shelf Science*. 84: 11–20. doi: 10.1016/j.ecss.2009.05.020
54. Dvoretzky V.G., Dvoretzky A.G. 2011. Copepod communities off Franz Josef Land (northern Barents Sea) in late summer of 2006 and 2007. *Polar Biology*. 34(8): 1231–1238. doi: 10.1007/s00300-011-0977-2
55. Timofeev S.F. 1989. Zooplankton of frontal zones of the Barents Sea. In: *Zhizn' i sreda polyarnykh morei*. [Life and environment of the polar seas]. Leningrad, Nauka: 84–89. (In Russian).
56. Timofeev S.F. 2000. *Ekologiya morskogo zooplanktona*. [Ecology of the marine zooplankton]. Murmansk, Murmansk State Pedagogical Institute Press: 216 p. (In Russian).
57. Basedow S.L., Zhou M., Tande K.S. 2014. Secondary production at the Polar Front, Barents Sea, August 2007. *Journal of Marine Systems*. 130: 147–159. doi: 10.1016/j.jmarsys.2013.07.015
58. Trudnowska E., Basedow S.L., Blachowiak-Samolyk K. 2014. Mid-summer mesozooplankton biomass, its size distribution, and estimated production within a glacial Arctic fjord (Hornsund, Svalbard). *Journal of Marine Systems*. 137: 155–166. doi: 10.1016/j.jmarsys.2014.04.010
59. Dvoretzky V.G., Dvoretzky A.G. 2013. Structure of mesozooplankton community in the Barents Sea and adjacent waters in August 2009. *Journal of Natural History*. 47(31-32): 2095–2114. doi: 10.1080/00222933.2013.772670
60. 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).
61. Shevelev M.S. (ed.) 2001. *Instruktsii i metodicheskie rekomendatsii po sboru i obrabotke biologicheskoy informatsii v rayonakh issledovaniy PINRO*. [Instructions and methods on collection and treatment of biological data in the study regions of PINRO]. Murmansk, PINRO Publ.: 291 p. (In Russian).
62. Chislenko L.L. 1968. *Nomogrammy dlya opredeleniya vesa vodnykh orgnizmov po razmeram i forme tela*. [Nomogrammes to determine weights of aquatic organisms based on the size and form of their bodies]. Leningrad, Nauka: 106 p. (In Russian).

REFERENCES

1. Sakshaug E., Johnsen G., Kovacs K. (eds). 2009. *Ecosystem Barents Sea*. Trondheim, Tapir Academic Press: 587 p.
2. Zenkevich L.A. 1963. *Biology of Seas of the USSR*. London, George Allen & Unwin: 956 p.
3. Raymont J.E.G. 1983. *Plankton and productivity in the oceans. Vol. 2. Zooplankton*. Southampton, Pergamon Press: 824 p.
4. Wassmann P., Reigstad M., Haug T., Rudels B., Carroll M.L., Hop H., Gabrielsen G.W., Falk-Petersen S., Denisenko S.G., Arashkevich E., Slagstad D., Pavlova O. 2006. Food webs and carbon flux in the Barents Sea. *Progress in Oceanography*. 71(2–4): 232–287. doi: 10.1016/j.pocean.2006.10.003
5. Orlova E.L., Boitsov V.D., Dolgov A.V., Rudneva G.B., Nesterova V.N. 2005. The relationship between plankton, capelin, and cod under different temperature conditions. *ICES Journal of Marine Science*. 62(7): 1281–1292. doi: 10.1016/j.icesjms.2005.05.020

21. Berestovskij E.G., Anisimova N.A., Denisenko S.G. 1989. *Zavisimost' mezhdru razmerami i massoy tela nekotorykh bespozvonochnykh i ryb Severo-Vostochnoi Atlantiki*. [Relationship between size and body mass of some invertebrates and fish of the North-East Atlantic]. Apatity, Kola Branch of the Academy of Sciences of the USSR: 24 p. (In Russian).
22. Richter C. 1994. Regional and seasonal variability in the vertical distribution of mesozooplankton in the Greenland Sea. *Berichte zur Polarforschung*. 154: 1–90.
23. Mumm N. 1991. Zur sommerlichen Verteilung des Mesozooplanktons im Nansen-Becken, Nordpolarmeer. *Berichte zur Polarforschung*. 92: 1–173.
24. Harris R.P., Wiebe P.H., Lenz J., Skjoldal H.R., Huntley M. (eds). 2000. *ICES zooplankton methodology manual*. London, San Diego, Academic Press: 648 p.
25. Primakov I.M., Berger V.Ya. 2007. Production of planktonic crustaceans in the White Sea. *Russian Journal of Marine Biology*. 33: 305–310. doi: 10.1134/S1063074007050057
26. Hirst A.G., Roff J.C., Lampitt R.S. 2003. A synthesis of growth rates in marine epipelagic invertebrate zooplankton. *Advances in Marine Biology*. 44: 1–142. doi: 10.1016/S0065-2881(03)44002-9
27. Madsen S.D., Nielsen T.G., Hansen B.W. 2001. Annual population development and production by *Calanus finmarchicus*, *C. glacialis* and *C. hyperboreus* in Disko Bay, western Greenland. *Marine Biology*. 139(1): 75–93. doi: 10.1007/s002270100552
28. Madsen S.D., Nielsen T.G., Hansen B.W. 2008. Annual population development of small sized copepods in Disko Bay. *Marine Biology*. 155(1): 63–77. doi: 10.1007/s00227-008-1007-y
29. Conover R.J., Lalli C.M. 1972. Feeding and growth in *Clione limacina* (Phipps), a pteropod mollusk. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 9(3): 279–302. doi: 10.1016/0022-0981(72)90038-X
30. Kotori M. 1999. Life cycle and growth rate of the chaetognath *Parasagitta elegans* in the northern North Pacific Ocean. *Plankton Biology and Ecology*. 46: 153–158.
31. Tomita M., Ikeda T., Shiga N. 1999. Production of *Oikopleura longicaudata* in Toyama Bay, southern Japan Sea. *Journal of Plankton Research*. 21(12): 2421–2430. doi: 10.1093/plankt/21.12.2421
32. Dvoretzky V.G. 2012. [Zooplankton production in the Barents Sea in summer]. *Izvestiya TINRO*. 168: 169–183. (In Russian).
33. Dvoretzky V.G., Dvoretzky A.G. 2015. [Zooplankton production characteristics in the southern coastal areas of the Barents Sea (Drozdovka Bay)]. *Vestnik Yuzhnogo nauchnogo tsentra*. 11(3): 92–97. (In Russian).
34. Dvoretzky V.G., Dvoretzky A.G. 2015. [Food zooplankton distribution and productive characteristics along the Kola Peninsula in summer 2008]. *Rybnoe khozyaystvo*. 1: 59–63. (In Russian).
35. Dvoretzky V.G., Dvoretzky A.G. 2012. Estimated copepod production rate and structure of mesozooplankton communities in the coastal Barents Sea during summer–autumn 2007. *Polar Biology*. 35(9): 1321–1342. doi: 10.1007/s00300-012-1175-6
36. Vodopyanova V.V. 2011. [Spatial distribution of phytoplankton chlorophyll *a* in the Barents Sea in August 2010]. In: *Materialy XXIX konferentsii molodykh uchenykh MMBI*. [Materials of the XXIX conference of young scientists of MMBI (Murmansk, Russia, May 2011)]. Murmansk, Murmansk Marine Biological Institute of Kola Scientific Center of the Russian Academy of Sciences: 38–42. (In Russian).
37. Bray J.R., Curtis J.T. 1957. An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographs*. 27: 325–349.
38. Clarke K.R., Warwick R.M. 1994. *Changes in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. Plymouth, Plymouth Marine Laboratory UK: 144 p.
39. Matishov G., Zuyev A., Golubev V., Adrov N., Timofeev S., Karamusko O., Pavlova L., Fadyakin O., Buzan A., Braunstein A., Moiseev D., Smolyar I., Locarnini R., Tatusko R., Boyer T., Levitus S. 2004. *Climatic atlas of the Arctic Seas 2004: Part I. Database of the Barents, Kara, Laptev, and White Seas – Oceanography and Marine Biology*. NOAA Atlas NESDIS 58. Washington, U.S. Government Printing Office: 148 p.
40. Matishov G.G. (Ed.). 2011. *Kompleksnye issledovaniya bol'shikh morskikh ekosistem Rossii*. [Integrated investigations of the Russian Large Marine Ecosystems]. Apatity, Kola Scientific Center of the Russian Academy of Sciences Press: 516 p. (In Russian).
41. Dvoretzky V.G., Dvoretzky A.G. 2010. Checklist of fauna found in zooplankton samples from the Barents Sea. *Polar Biology*. 33: 991–1005. doi: 10.1007/s00300-010-0773-4
42. Dvoretzky V.G., Dvoretzky A.G. 2014. The biodiversity of zooplankton communities of the West Arctic seas. *Russian Journal of Marine Biology*. 40: 95–99. doi: 10.1134/S1063074014020035
43. Dvoretzky V.G., Dvoretzky A.G. 2013. Epiplankton in the Barents sea: Summer variations of mesozooplankton biomass, community structure and diversity. *Continental Shelf Research*. 52: 1–11. doi: 10.1016/j.csr.2012.10.017
44. Matishov G.G. (Ed.). 1997. *Plankton morey Zapadnoy Arktiki*. [Plankton of the seas of the Western Arctic]. Apatity, Kola Science Russian Academy of Sciences Press: 352 p. (In Russian).
45. Dvoretzky V.G., Dvoretzky A.G. 2011. *Biologia i rol' Oithona similis v zooplanktone morei Arktiki*. [Biology and role of *Oithona similis* in zooplankton of Arctic seas]. Apatity, Kola Scientific Center of the Russian Academy of Sciences Press: 349 p. (In Russian).
46. Dvoretzky V.G., Dvoretzky A.G. 2016. [Geographical regularities of distribution of integral indices of zooplankton in the Barents Sea in summer period]. *Izvestiya Rossiiskoi Akademii Nauk. Seriya Geograficheskaya*. 3: 40–46. (In Russian). doi: 10.15356/0373-2444-2016-3-40-46
47. Trudnowska E., Gluchowska M., Beszczynska-Möller A., Blachowiak-Samolyk K., Kwasniewski S. 2016. Plankton patchiness in the Polar Front region of the West Spitsbergen Shelf. *Marine Ecology. Progress Series*. 560: 1–18. doi: 10.3354/meps11925

Поступила 24.04.2017