

УДК 577.475

СЕЗОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАЗМЕРНОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ *CALANUS* SP. В ВОДАХ ШПИЦБЕРГЕНА

© 2023 г. И. В. Берченко¹, *, Е. И. Дружкова¹, **¹Мурманский морской биологический институт РАН, Мурманск, Россия

*e-mail: berchenko.igor@gmail.com

**e-mail: druzhkova@mmbi.info

Поступила в редакцию 15.04.2022 г.

После доработки 05.09.2022 г.

Принята к публикации 12.09.2022 г.

На основе материала, отобранного в двух фьордах о. Западный Шпицберген, проведено сравнение сезонной и пространственной изменчивости размерной структуры *Calanus* sp. Установлено наличие статистически достоверных отличий размерной структуры IV и V копеподитных стадий летнего и поздне-осеннего периода. Различия между популяциями Грен- и Билле-фьорда были выражены менее значительно и обусловлены локальной гетерогенностью факторов среды. В качестве причин, ответственных за проявление сезонной изменчивости, предложены и обсуждаются: селективное выедание крупных особей животными более высокого трофического уровня, индивидуальное изменение размеров тела особей по мере накопления/расходования жировых запасов, а также наличие в пелагиали двух генераций с различными размерными характеристиками.

Ключевые слова: Шпицберген, Билле-фьорд, Грен-фьорд, зоопланктон, *Calanus* sp., размерная структура, сезонная изменчивость

DOI: 10.31857/S003015742301001X, **EDN:** AFRFOI

ВВЕДЕНИЕ

Виды рода *Calanus* — атлантический *C. finmarchicus* и арктический *C. glacialis* — играют важнейшую роль в функционировании планктонных сообществ Арктики. Составляя значительную часть биомассы зоопланктона [24, 31, 32], данные виды лежат в основе пищевых сетей и входят в рацион многих видов рыб, морских птиц и млекопитающих [12, 13].

Несмотря на большое количество исследований, посвященных *C. finmarchicus* и *C. glacialis* [4, 11, 18, 22, 26 и мн. др.], в отсутствии генетических методов исследования точная идентификация этих видов по морфологическим признакам весьма затруднительна даже для признанных в этой области специалистов [7]. Использование же только размерных спектров в качестве критерия для определения таксономической принадлежности ведет к существенной недо/переоценке обилия популяций в местах совместного существования ввиду их частичного, а в ряде случаев и полного перекрытия. Так, в Люре-фьорде и Сьверстад-фьорде (западное побережье Норвегии) диапазон размеров особей *C. glacialis* V и VI копеподитной стадии полностью перекрывал таковой у *C. finmarchicus* [7]. Схожая картина наблюдалась в Бил-

ле-фьорде и Рип-фьорде (арх. Шпицберген) [16] у IV и V стадии *Calanus* sp.

Размерная структура *Calanus* sp. может варьировать в довольно широких пределах и характеризоваться как бимодальным, так и унимодальным распределением, что предполагает различное соотношение атлантического и арктического видов на акватории. При этом размерный спектр каждого вида в отдельности принимается исследователями более или менее постоянным и соответствующим нормальному распределению. Однако это не всегда соответствует действительности [16]. Ввиду воздействия локальных факторов среды может присутствовать и некоторая “пластичность”, влияющая на положение условной границы разделения видов (= степень перекрытия размерных диапазонов) на различных акваториях [4, 11, 25, 35].

В нашей работе мы попытались более детально взглянуть на указанную выше “пластичность” и попытаться установить причины ее проявления в популяциях *C. finmarchicus* и *C. glacialis* в местах их совместного существования, и оценить возможные последствия влияния данного явления на точность определения некоторых параметров их популяций.

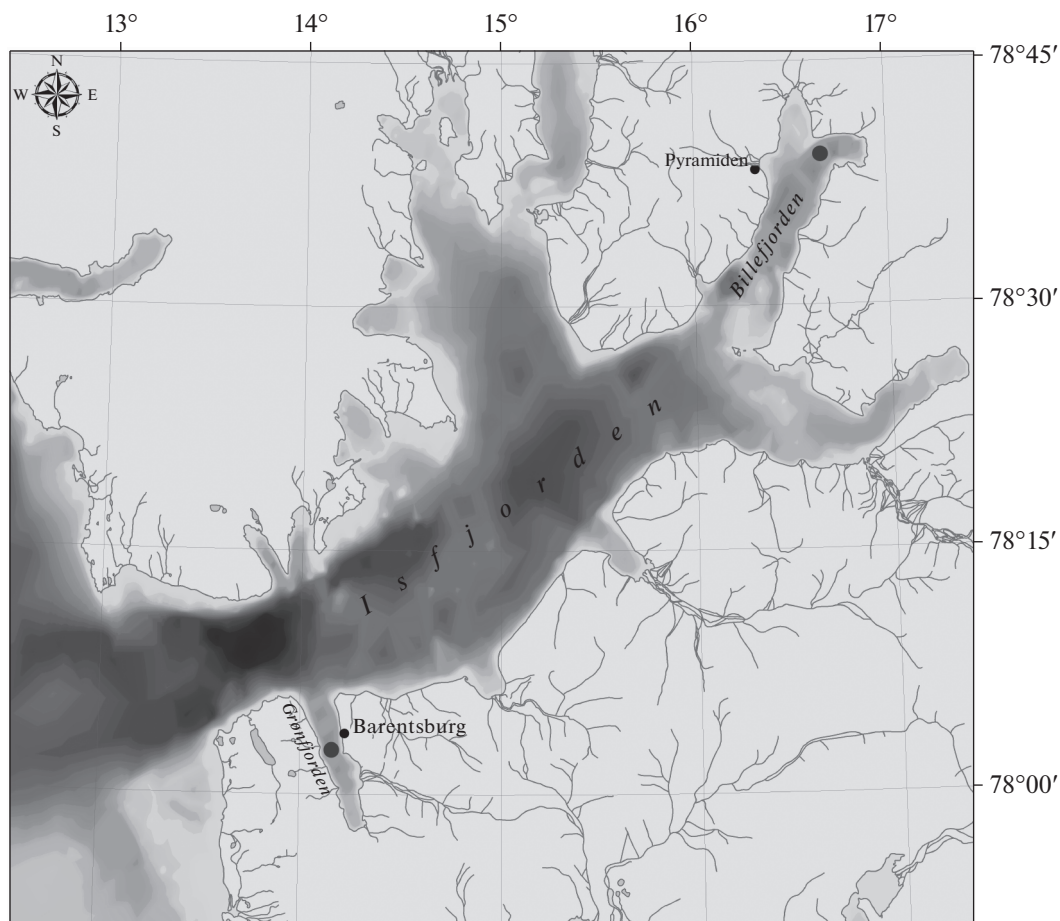


Рис. 1. Расположение станций в районе отбора проб (крупные точки).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Район исследований и отбор проб. Материал для исследований был получен 27–30 июня и 14–15 ноября 2019 г. в Грен- и Билле-фьорде (арх. Шпицберген) в ходе экспедиции на НИС “Дальние Зеленцы” (рис. 1). Подробные характеристики станций представлены в табл.1. Отбор проб зоопланктона осуществлялся послонными ловами с использованием планктонной сети WP–2 с диаметром входного отверстия 0.5 м и размером ячеей фильтрующего конуса 180 мкм. Фиксация проб осуществлялась 40% раствором формалина (конечная концентрация 4%). Данные об абиотических параметрах среды (температура, соленость) были получены с помощью гидрологического STD-зонда SBE 19plus V2.

Первичная обработка зоопланктонного материала. Камеральная обработка проводилась следующим образом. Объем каждой пробы доводился до фиксированного значения (100 или 200 мл, в зависимости от обилия зоопланктона). Затем с помощью пипетки-дозатора отбирали подпробу, в которой подсчитывали количество особей *Calanus* sp. IV, V и

VI стадий. Отбор подпроб продолжали до тех пор, пока суммарное количество особей каждой стадии не достигало 100 экземпляров. В среднем количество подпроб составляло 1–3 в зависимости от обилия зоопланктона в пробе. В дальнейшем количество организмов в подпробах пропорционально пересчитывалось на весь объем пробы.

В пробе измеряли 500–600 особей каждой копеподитной стадии, либо все организмы, если их общее количество не достигало этой величины. Всего было измерено ~ 17 тыс. особей. Длину цефалоторакса измеряли от апикального края головы до дистального конца последнего торакального сегмента.

Таксономическая идентификация и подсчет особей калянуса проводили с помощью бинокулярного микроскопа Olympus SZ61TR, оснащенного цифровой камерой TourTek U3ISPM16000KPA. Для измерения особей использовалось программное обеспечение TourView. В связи с малочисленностью, VI копеподитная стадия была исключена из рассмотрения.

Таблица 1. Станции отбора проб зоопланктона

Дата	Место отбора	Координаты		Слой облова, м	Кол-во измеренных особей, шт.	
		N	E		стадия IV	стадия V
27.06.2019	Грен-фьорд	78.0455	14.1648	0–25, 25–50, 50–75, 75–100, 100–125, 125–145	2608	2001
15.11.2019	Грен-фьорд	78.0443	14.1563	0–25, 25–50, 50–75, 75–100, 100–130	400	782
30.06.2019	Билле-фьорд	78.6532	16.6482	0–25, 25–50, 50–75, 75–100, 100–150, 150–180	3593	2679
14.11.2019	Билле-фьорд	78.6584	16.6750	0–25, 25–50, 50–75, 75–100, 100–150, 150–180	2460	2526

Статистический анализ данных. Статистическая обработка и визуализация данных выполнялась в статистической программной среде R (Rstudio). Для сравнения распределений размеров особей *Calanus* sp. на различных станциях применялся двухсторонний вариант точного теста Фишера [1, 2] с количеством комбинаций в процессе Монте-Карло, равным 2000. В качестве сравниваемых величин выступали частоты встречаемости размерных классов, выраженные в процентах. Во избежание эффекта множественных сравнений при оценке достоверности полученных результатов использовалась поправка Бонферрони.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Океанографическая характеристика среды. Гидрологическая структура водной толщи в исследованных точках закономерно отличалась ввиду наличия подводного порога в Билле-фьорде и, как следствие, различной степени влияния теплых атлантических вод, поступающих из Гренландского моря.

В Грен-фьорде средняя температура водного столба в июне составляла $\sim 3.55^{\circ}\text{C}$. Максимальные значения отмечались у поверхности и постепенно уменьшались с глубиной, достигая 2.65°C в придонном слое. В ноябре наблюдалась противоположная картина. Среднее значение температуры водного столба составляло 1.85°C . Минимальная температура, равная -0.63°C , отмечалась в поверхностном слое (0–35 м), с глубиной она постепенно увеличивалась, достигая 4.34°C в придонном слое.

Отличия в показателях солености были менее выражены. Летом и осенью наименьшие значения были приурочены к поверхностному слою, они постепенно увеличивались с глубиной. Диапазон изменчивости составлял 0.43‰ в июне и 1.33‰ в ноябре.

В Билле-фьорде воды с отрицательными значениями температуры наблюдались в течение

всего исследованного периода и занимали большую часть водного столба, от дна до 50–70 м. В июне наибольшие значения отмечались у поверхности (4.68°C); они постепенно опускались ниже -1°C к 50 м. Глубже гидрологическая структура оставалась достаточно однородной, характеризуюсь температурами от -1.21 до -1.89°C и соленостью $34.86\text{--}34.89\text{‰}$.

Из существенных отличий в структуре вод в июне и ноябре можно отметить очевидный заток теплых вод в слое 35–70 м в ноябре. Среднее значение температуры в данном слое составляло 1.35°C и варьировало в диапазоне $0\text{--}3.32^{\circ}\text{C}$, что значительно больше, чем в выше- и нижележащих слоях, где преобладали отрицательные температуры с минимумом в слое 175 м–дно (-1.79°C) (рис. 2).

Размах значений солености в водной толще составлял 0.384‰ в июне, и 1.53‰ в ноябре, что сопоставимо с таковым в Грен-фьорде.

Количественные характеристики популяций *Calanus* sp. Во время проведения исследований обилие старших копепоидитных стадий *Calanus* sp. варьировало в широких пределах с тенденцией к уменьшению от летнего сезона к позднеосеннему. Увеличение численности отмечено лишь для V копепоидитной стадии на станции в Билле-фьорде. Значительные отличия наблюдались не только между июнем и ноябрем, но и между точками отбора проб (табл. 2).

Так, численность IV и V стадий в Грен-фьорде в июне и ноябре различалась в 22.6 и 2.4 раза, а в Билле-фьорде – в 4.5 и 0.8 раза соответственно. В свою очередь, разница между обилием в Грен-фьорде и Билле-фьорде в июне достигала 3.5 и 1.4 раза у IV и V стадий, а в ноябре – 17.5 и 4.5, соответственно. Во всех случаях количество особей было большим в Билле-фьорде.

Процентные соотношения обилия IV и V копепоидитных стадий в популяциях *Calanus* sp. можно охарактеризовать следующим образом. В июне, как в Грен-фьорде, так и в Билле-фьорде

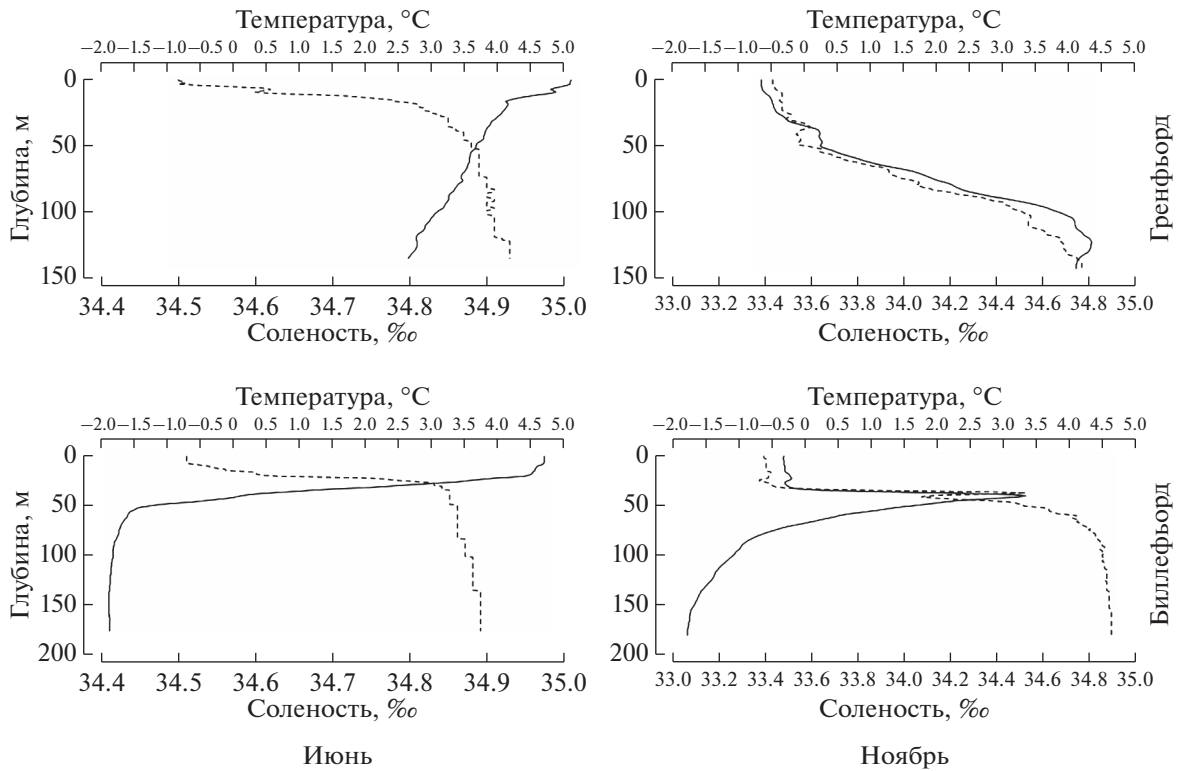


Рис. 2. Вертикальное распределение температуры (сплошная линия) и солёности (пунктирная линия) в водной толще в исследованных точках.

преобладала IV стадия, чей вклад в общую численность составлял 75 и 88% соответственно. На долю V стадии приходилось 25 и 12%. В ноябре картина была менее однозначной. В Грен-фьорде соотношение стадий менялось практически на противоположное: 24% особей приходилось на IV стадию, а 76% – на V стадию. В Билле-фьорде отмечались аналогичные изменения, но выраженные не в столь значительной степени. В пелагиали все еще преобладали особи IV стадии, которые составляли 55% от общей численности IV и V стадии. На долю последней приходилось 45%.

Размерная структура популяций *Calanus sp.* Результаты выполненных измерений представлены на рис. 3 и 4.

Размерная структура IV–V стадий *Calanus sp.* на обеих станциях в июне характеризовалась бимодальным распределением, причем в Грен-фьорде бимодальность носила более ярко выра-

женный характер. Если предположить, что каждая из мод соответствует одному из двух видов рода *Calanus*, то наибольшие значения отмечались у мод, расположенных в левой части размерного диапазона, соответствующих *C. finmarchicus* (рис. 3).

В ноябре бимодальная форма распределения была отмечена лишь в Грен-фьорде, в то время как в Билле-фьорде распределение размеров было унимодальным. Наибольшие значения мод отмечались в части спектра, соответствующей популяции *C. glacialis*.

Важно отметить, что как в июне, так и в ноябре кривые распределения размеров *Calanus sp.* в Билле-фьорде были смещены относительно таковых в Грен-фьорде в меньшую сторону.

Применение точного теста Фишера для сравнения частот встречаемости размеров особей *Calanus sp.* в Грен-фьорде и Билле-фьорде не выявило статистически значимых различий (табл. 3).

Таблица 2. Численность (экз./м²) особей *Calanus sp.* на станциях отбора проб

<i>Calanus sp.</i>	Грен-фьорд		Билле-фьорд	
	30.06.2019	14.11.2019	30.06.2019	14.11.2019
Стадия IV	36180	1600	127480	28056
Стадия V	12276	5124	17460	22872

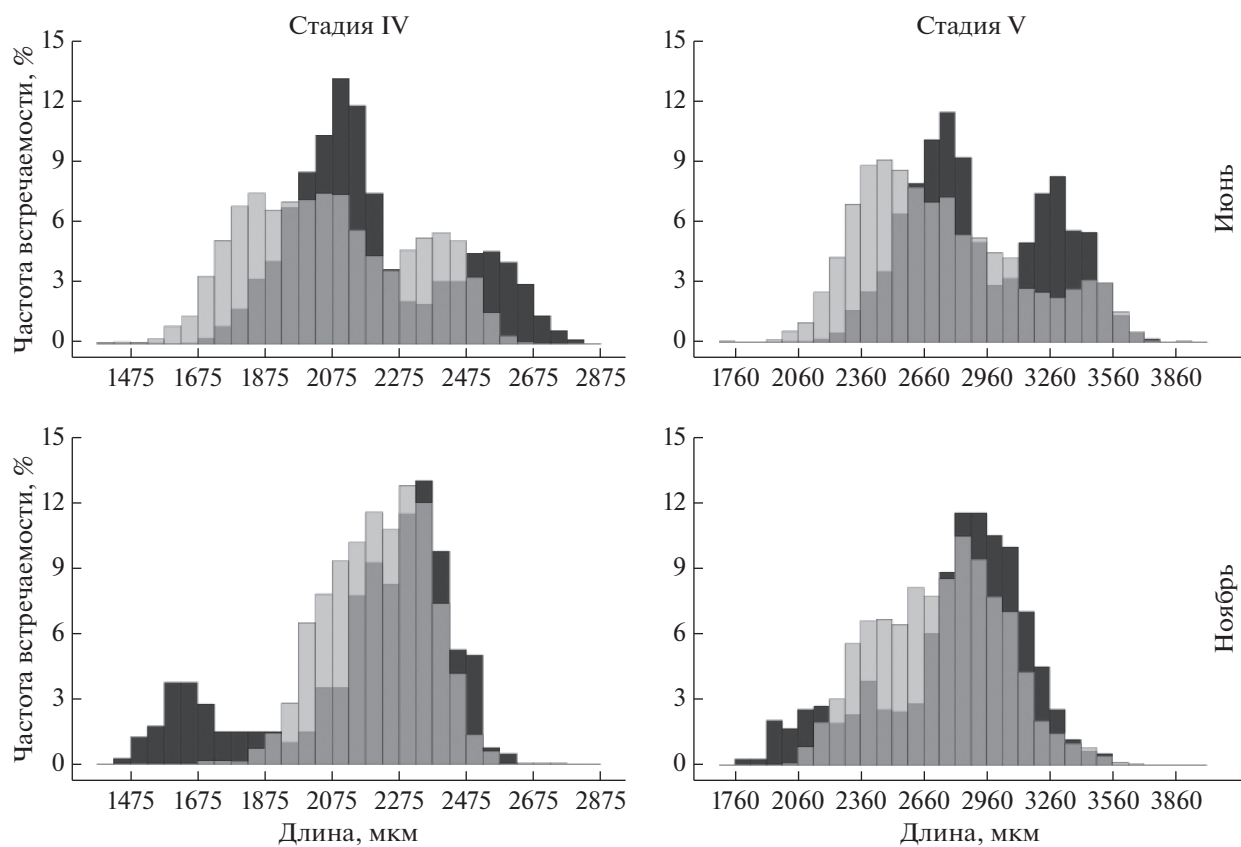


Рис. 3. Размерная структура *Calanus* sp. в Грен- и Билле-фьорде (черный – Грен-фьорд, серый – Билле-фьорд) в различные сезоны.

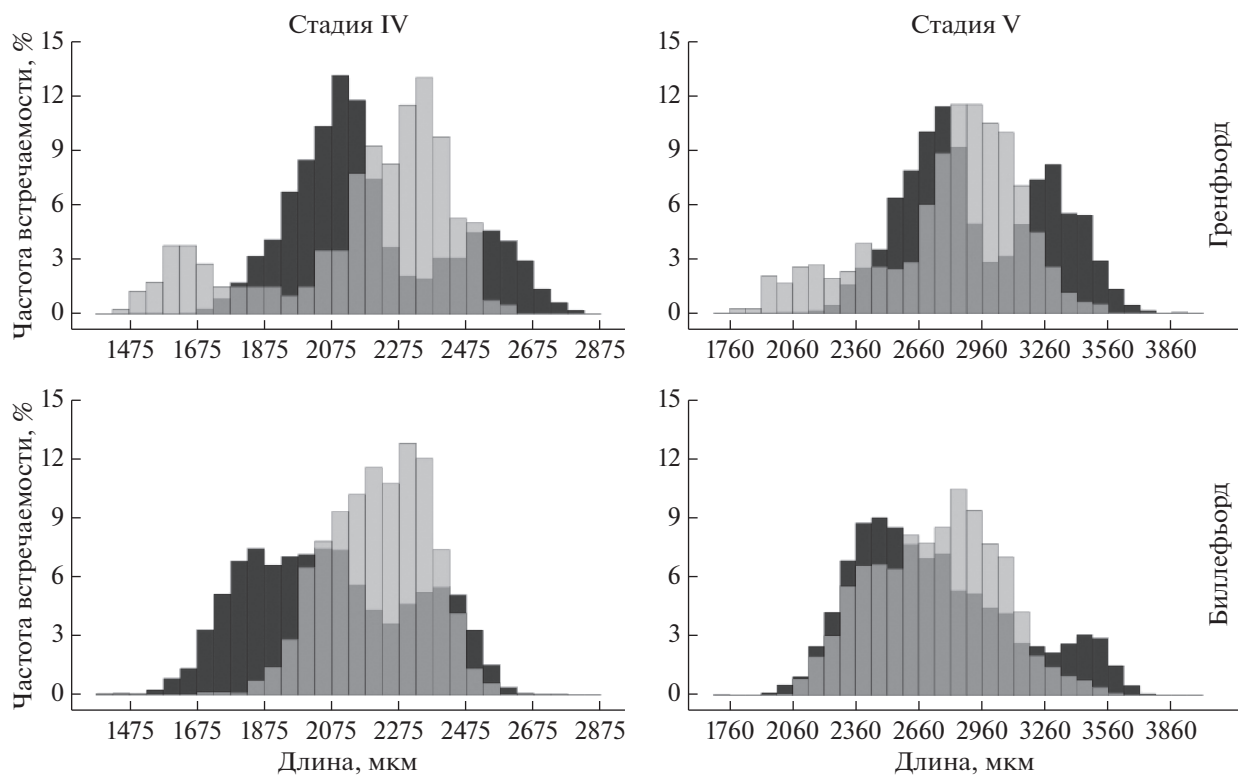


Рис. 4. Размерная структура *Calanus* sp. в июне и ноябре (черный – июнь, серый – ноябрь) в различных точках.

Таблица 3. Результаты сравнения (*p*-value) размерной структуры *Calanus* sp. в Грен- и Билле-фьорде с использованием точного теста Фишера

	Стадия IV	Стадия V
Июнь	0.1219	0.08746
Ноябрь	0.07646	0.6282

Таблица 4. Результаты сравнения (*p*-value) размерной структуры *Calanus* sp. в июне и ноябре с использованием точного теста Фишера

	Стадия IV	Стадия V
Грен-фьорд	0.0004998	0.009495
Билле-фьорд	0.0004998	0.8166

Сопоставление размерной структуры популяций в каждом фьорде в разные сезоны и в разных фьордах в один сезон демонстрировало смещение размерных диапазонов в меньшую сторону. При этом, в каждом фьорде в разные сезоны это было выражено более значительно, что отчетливо наблюдается как визуально (рис. 4), так и при проверке статистическими методами (табл. 4). Так, статистически значимые отличия были отмечены во всех случаях за исключением размеров V копепоидитной стадии в Билле-фьорде.

Введение поправки Бонферрони с целью избежать проявлений эффекта множественных сравнений никак не влияло на результаты выполненных тестов.

Ввиду унимодальности распределения размеров IV и V копепоидитной стадии в Билле-фьорде в ноябре провести размерную границу между *C. finmarchicus* и *C. glacialis* не представлялось возможным. Границы разделения видов во всех остальных случаях представлены в табл. 5.

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные нами данные свидетельствуют о том, что положение условной границы разделения видов по размерам носит непостоянный характер и варьирует в зависимости и от места, и от времени отбора проб. Максимальный размах колебаний составлял 0.34 мм у IV копепоидитной стадии и 0.65 мм у V. Поскольку длина измеренных особей IV стадии изменялась в пределах 1.23–2.89 мм, а V стадии – 1.67–3.88 мм, можно рассчитать, что изменчивость положения границы разделения *C. finmarchicus* и *C. glacialis* охватывала 20.4% всего размерного спектра IV стадии и 29.5% V.

Литературные данные, включающие больший географический охват и количество сезонов (табл. 6), демонстрируют схожие соотношения, составляя 32.5% у IV и 31.3% у V стадии.

Очевидно, что столь высокая вариативность размеров *C. finmarchicus* и *C. glacialis* не может быть полностью объяснена методическими различиями в отборе и обработке материала, равно как и влиянием локальных факторов среды [35]. В качестве аргументов можно отметить, что, во-первых, полученные нами данные с применением

Таблица 5. Границы разделения (мм) видов *C. finmarchicus* и *C. glacialis*

Сезон	Стадия	Грен-фьорд		Билле-фьорд	
		<i>C. finmarchicus</i>	<i>C. glacialis</i>	<i>C. finmarchicus</i>	<i>C. glacialis</i>
Июнь	IV	<2.31	≥2.31	<2.26	≥2.26
	V	<3.03	≥3.03	<3.27	≥3.27
Ноябрь	IV	<1.97	≥1.97	–	–
	V	<2.62	≥2.62	–	–

Таблица 6. Границы разделения видов *C. finmarchicus* и *C. glacialis*

Район	Размерная граница видов, мм		Источник
	IV	V	
з-в Хорнсунн	2.17	2.91	[35]
Конгс-фьорд	2.2	2.9	[25]
	2.34	3.09	[6]
Билле-фьорд	2.1	2.7	[4]
	1.8	2.4	[16]
Северная часть Шпицбергена	2.01	2.9	[10]

единой методики отбора и обработки проб лишь незначительно отличались от литературных, где методические отличия были гораздо существеннее.

Во-вторых, различия в положении размерной границы между видами в Грен-фьорде и Билле-фьорде в один и тот же сезон (июнь) охватывали лишь 3 и 11% размерного спектра IV и V стадий соответственно (рис. 3), а диаграммы распределения размеров не демонстрировали статистически значимых отличий (табл. 3), в то время как температура различалась гораздо существеннее. Так, в июне средняя температура водной толщи в Билле-фьорде составляла -0.54°C , а в Грен-фьорде $+3.54^{\circ}\text{C}$, разница между двумя акваториями составляла 4.08°C . В ноябре тот же показатель составлял -0.62°C в Билле-фьорде и $+1.85^{\circ}\text{C}$ в Грен-фьорде, различаясь на 2.47°C . С другой стороны, сезонные различия распределения размеров на каждой из акваторий были статистически значимыми (табл. 4), при том, что разница температур была минимальной -0.08°C между июньскими и ноябрьскими сборами в Билле-фьорде и 1.69 в Грен-фьорде.

Хотелось бы добавить одно важное замечание относительно причин статистических различий. Мы провели маленький расчетный эксперимент: “убрали” смещение осеннего распределения IV и V стадий в Грен-фьорде (рис. 4) относительно летнего, добавив к размеру каждой особи из осенней выборки 0.35 мм (IV) и 0.375 мм (V), и выполнили еще раз точный тест Фишера. Различия также оказались достоверно значимыми. Это говорит о том, что статистически значимые различия между летней и осенней выборками сами по себе имеют место и без смещения размерных спектров. Вызваны они, вероятнее всего, изменением доли каждого вида в выборках, или, другими словами, различиями сезонной динамики популяций *C. finmarchicus* и *C. glacialis*. Данный факт является недостатком используемого нами метода — объединением размеров двух видов в один диапазон — *Calanus* sp.

Несмотря на это, все вышесказанное, на наш взгляд, свидетельствует в пользу существования сезонной изменчивости размерной структуры *Calanus* sp., проявляющейся в уменьшении среднего размера особей в популяциях *C. finmarchicus* и *C. glacialis* от лета к осени — зиме и значительно превышающей по своей выраженности влияние температурного фактора [25].

У V копепоидитной стадии в Билле-фьорде значимых различий между июньскими и ноябрьскими сборами обнаружено не было. Подобное несоответствие прослеживалось и в динамике численности (табл. 2), где отмечалось увеличение количества особей от июня к ноябрю на 30% именно у V стадии, в то время как в остальных трех случаях — его снижение. Возможно, данный факт связан с

влиянием затока атлантических вод, четко прослеживающегося по структуре водных масс в ноябре (рис. 2). В связи с этим мы склонны считать данный факт скорее исключением из общей тенденции.

Следует отметить, что результаты наших наблюдений не соответствуют данным, полученным у канадского побережья [29], где подобного рода сезонная изменчивость не была отмечена. Однако, обнаруженные нами сезонные различия размеров отмечались ранее у других представителей копепод: *Eurytemora affinis*, *Acartia bifilosa*, *A. clausi*, *Limnocalanus macrurus*, *Centropages hamatus*, *C. typicus*, *Paracalanus parvus*, *Pseudocalanus elongatus* и *Temora longicornis* [19, 30, 34]. Их причиной могли служить: селективное выедание крупных особей хищниками, индивидуальное изменение размеров по мере накопления/расходования жировых запасов [28], а также появление второй генерации с отличными от первой размерами тела [3, 27].

Если первые две причины сезонных изменений размеров одной и той же стадии представляются небезосновательными, то появление еще одной генерации в течение года противоречит современным представлениям о сезонном развитии популяций *C. finmarchicus* и *C. glacialis* в исследованных нами широтах. Общеизвестно, что во фьордах Шпицбергена и первый, и второй вид размножаются лишь один раз в течение года [12]. Однако, из-за продолжительного жизненного цикла (от 1 до 2 лет в арктическом регионе [8, 12, 14, 23]) в определенные периоды года в пелагиали одновременно присутствуют особи старших копепоидитных стадий (IV–VI), принадлежащие к двум генерациям — текущего и прошлого года [23]. Они, судя по нашим данным, могут различаться по размерам тела.

Воздействие выедания хищниками крупных форм, очевидно, может оказывать негативное влияние на размерную структуру популяций в течение всего года. В то же самое время, изменчивость индивидуальных размеров может вести как к увеличению среднего размера особей в период обилия доступной пищи (поздняя весна — ранняя осень), так и к их уменьшению в связи с расходом внутренних резервов и недостатком внешних источников энергии (зимний период). Достижение новым поколением старших копепоидитных стадий пополняет популяцию особями меньшего размера, по сравнению с прошлогодней генерацией, что может также приводить к снижению среднего размера особей (летне-осенний период).

Действие перечисленных выше факторов обусловлено, в свою очередь, рядом факторов среды. Так, например, температура влияет на скорость развития организмов [21] и определяет время по-

явления старших копеподитных стадий новой генерации, а освещенность — на сроки начала и продолжительность сукцессионного цикла фитопланктона, что сказывается на наличии доступных источников пищи для *Calanus* sp. Вследствие этого, несмотря на универсальность факторов, описанных выше, размах и фенология изменчивости размерной структуры видов может незначительно варьировать в зависимости от локальных абиотических особенностей среды, что, очевидно и определяет некоторое смещение размерных спектров популяций *Calanus* sp. в Грен-фьорде и Билле-фьорде относительно друг друга как в июне, так и ноябре.

С практической точки зрения сезонная изменчивость размерной структуры может оказывать существенное влияние на точность оценки численности популяций *C. finmarchicus* и *C. glacialis* при использовании только морфометрии в их идентификации, наравне с ранее выявленными недостатками этого метода [16, 29]. И, очевидно, что использование границ разделения видов по литературным данным, полученным в отличные от исследуемого сезоны, будет также влиять на достоверность конечных результатов.

Воздействие комплекса перечисленных выше факторов усложняет объяснение изменчивости размерной структуры *Calanus* sp. во фьордах Шпицбергена ввиду возможной разнонаправленности их действия, но в то же время, позволяет разрешить ряд затруднений, возникающих, когда за основу принимается лишь один, например, температура среды [5, 25]. Так, в холодноводных Рип- и Билле-фьорде отмечается редукция размеров *C. glacialis* по сравнению с более теплыми акваториями [4, 16], что противоречит утверждению об отрицательной корреляции между размерами особей и температурой. Предположение, что данный феномен вызван неблагоприятными условиями обитания, высказанное Трудновска и соавторами [33], на наш взгляд, достаточно спорно ввиду того, что, например, в Билле-фьорде абсолютные значения численности данного вида существенно превышают таковые на близлежащей акватории (табл. 2), что говорит скорее о благоприятном воздействии окружающей среды. В дополнение можно отметить, что именно *C. glacialis* является доминирующим видом среди других представителей рода *Calanus* в указанных фьордах [4, 16].

Особо хотелось бы отметить, что описанная нами сезонная изменчивость размеров *Calanus* sp. не ставит под сомнение крупномасштабную географическую зависимость средних размеров особей от температуры [9, 15, 17, 20], но может быть существенным фактором, влияющим на размерную структуру популяций видов рода *Calanus*, на акваториях меньшего масштаба со сложной океа-

нографической структурой, как, например, фьорды архипелага Шпицберген.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем глубокую признательность команде и научной группе НИС “Дальние Зеленцы” за помощь в отборе материала для исследований, а также сотрудникам ММБИ РАН Максимовской Т.М. и Дерябину А.А. за предоставление океанографических данных.

Отдельно хотелось бы поблагодарить К.Н. Кособокву за неподдельный интерес к нашей работе. Ее ценные замечания позволили не только существенно улучшить первоначальный вариант рукописи, но и наметить ряд направлений дальнейших исследований не только в рамках рассмотренной темы, но и за ее пределами.

Источники финансирования. Работа выполнена в рамках государственного задания ММБИ РАН (номер госрегистрации 121091600105-4 (16.09.21), ГЗ — ФМЭЕ-2021-0029 (0188-2021-0029)).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гланц С. Медико-биологическая статистика. М.: Практика, 1999. 459 с.
2. Agresti A. A survey of exact inference for contingency tables // Statistical science. 1992. V. 7. №. 1. P. 131–153.
3. Arashkevich E.G., Tande K.S., Pasternak A.F., Ellertsen B. Seasonal moulting patterns and the generation cycle of *Calanus finmarchicus* in the NE Norwegian Sea, as inferred from gnathobase structures, and the size of gonads and oil sacs // Marine Biology. 2004. V. 146. № 1. P. 119–132.
4. Arnkværn G., Daase M., Eiane K. Dynamics of coexisting *Calanus finmarchicus*, *Calanus glacialis* and *Calanus hyperboreus* populations in a high-Arctic fjord // Polar Biology. 2005. V. 28. №. 7. P. 528–538.
5. Balazy K., Trudnowska E., Błachowiak-Samołyk K. Dynamics of *Calanus* copepodite structure during Little Auks' breeding seasons in two different Svalbard locations // Water. 2019. V. 11. № 7. P. 123–140.
6. Basedow S.L., Eiane K., Tverberg V., Spindler M. Advection of zooplankton in an Arctic fjord (Kongsfjorden, Svalbard) // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 2004. V. 60. № 1. P. 113–124.
7. Choquet M., Kosobokova K., Kwaśniewski S. et al. Can morphology reliably distinguish between the copepods *Calanus finmarchicus* and *C. glacialis*, or is DNA the only way? // Limnology and Oceanography: Methods. 2018. V. 16. № 4. P. 237–252.
8. Conover R.J., Harris L.R., Bedo A.W. Copepods in cold oligotrophic waters — How do they cope? // Proc. IV Int. Conf. Copepoda.: Bull. Plankton. Soc. of Japan. 1991. Spec. V. P. 177–199.
9. Corkett C.J., McLaren I.A. The biology of *Pseudocalanus* // Advances in marine biology. — Academic Press, 1979. V. 15. P. 1–231.

10. Daase M., Eiane K. Mesozooplankton Distribution in Northern Svalbard Waters in Relation to Hydrography // *Polar Biology*. 2007. V. 30. P. 969–981.
11. Daase M., Kosobokova K., Last K.S. et al. New insights into the biology of *Calanus* spp. (Copepoda) males in the Arctic // *Marine Ecology Progress Series*. 2018. V. 607. P. 53–69.
12. Falk-Petersen S., Mayzaud P., Kattner G., Sargent J. Lipids and life strategy of Arctic *Calanus* // *Marine Biology Research*. 2009. V. 5. № 1. P. 18–39.
13. Falk-Petersen S., Pavlov V., Timofeev S., Sargent J.R. Climate variability and possible effects on arctic food chains: the role of *Calanus* // *Arctic alpine ecosystems and people in a changing environment*. Springer, Berlin, Heidelberg. 2007. P. 147–166.
14. Falk-Petersen S., Pedersen G., Kwasniewski S. et al. 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*. 1999. V. 21. № 7. P. 1249–1264.
15. Falk-Petersen S., Pavlov V., Timofeev S., Sargent J.R. Climate variability and possible effects on arctic food chains: the role of *Calanus* // *Arctic alpine ecosystems and people in a changing environment*. Springer, Berlin, Heidelberg. 2007. C. 147–166.
16. Falk-Petersen S., Mayzaud P., Kattner G., Sargent J. Lipids and life strategy of Arctic *Calanus* // *Marine Biology Research*. 2009. T. 5. № 1. C. 18–39.
17. Frost B.W. *Calanus marshallae*, a new species of calanoid copepod closely allied to the sibling species *C. finmarchicus* and *C. glacialis* // *Marine Biology*. 1974. V. 26. № 1. P. 77–99.
18. Gabrielsen T.M., Merkel B., Soreide J.E. et al. Potential misidentifications of two climate indicator species of the marine arctic ecosystem: *Calanus glacialis* and *C. finmarchicus* // *Polar Biology*. 2012. V. 35. № 11. P. 1621–1628.
19. Grainger E.H. The copepods *Calanus glacialis* Jaschnov and *Calanus finmarchicus* (Gunnerus) in Canadian Arctic-Subarctic waters // *Journal of the Fisheries Board of Canada*. 1961. V. 18. № 5. P. 663–678.
20. Hassel A. Seasonal changes in zooplankton composition in the Barents Sea, with special attention to *Calanus* spp. (Copepoda) // *Journal of Plankton Research*. 1986. V. 8. № 2. P. 329–339.
21. Hirche H.J., Boersma M., Wiltshire K.H. Partial decoupling from the temperature size rule by North Sea copepods // *Marine Biology*. 2019. V. 166. № 5. P. 1–13.
22. Horne C.R., Hirst A.G., Atkinson D. et al. A global synthesis of seasonal temperature–size responses in copepods // *Global Ecology and Biogeography*. 2016. V. 25. № 8. P. 988–999.
23. Huntley M.E., Lopez M.D.G. Temperature-dependent production of marine copepods: a global synthesis // *The American Naturalist*. 1992. V. 140. № 2. P. 201–242.
24. Jaschnov W.A. On the systematic status of *Calanus glacialis*, *Calanus finmarchicus* and *Calanus helgolandicus* // *Crustaceana*. 1972. V. 22. № 3. P. 279–284.
25. Kosobokova K.N. The reproductive cycle and life history of the Arctic copepod *Calanus glacialis* in the White Sea // *Polar Biology*. 1999. V. 22. № 4. P. 254–263.
26. Kosobokova K., Hirche H.J. Biomass of zooplankton in the eastern Arctic Ocean – a base line study // *Progress in Oceanography*. 2009. V. 82. № 4. P. 265–280.
27. Kwasniewski S., Hop H., Falk-Petersen S., Pedersen G. Distribution of *Calanus* species in Kongsfjorden, a glacial fjord in Svalbard // *Journal of plankton research*. 2003. V. 25. № 1. P. 1–20.
28. Melle W., Skjoldal H.R. Reproduction and development of *Calanus finmarchicus*, *C. glacialis* and *C. hyperboreus* in the Barents Sea // *Marine Ecology Progress Series*. 1998. V. 169. P. 211–228.
29. Miller C.B., Crain J.A., Morgan C.A. Oil storage variability in *Calanus finmarchicus* // *ICES Journal of Marine Science*. 2000. V. 57. № 6. P. 1786–1799.
30. Norrbin M.F. Seasonal patterns in gonad maturation, sex ratio and size in some small, high-latitude copepods: implications for overwintering tactics // *Journal of Plankton Research*. 1994. V. 16. № 2. P. 115–131.
31. Parent G.J., Plourde S., Turgeon J. Overlapping size ranges of *Calanus* spp. off the Canadian Arctic and Atlantic Coasts: impact on species' abundances // *Journal of Plankton Research*. 2011. V. 33. № 11. P. 1654–1665.
32. Pepin P., Head E.J. H. Seasonal and depth-dependent variations in the size and lipid contents of stage 5 copepodites of *Calanus finmarchicus* in the waters of the Newfoundland Shelf and the Labrador Sea // *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*. 2009. V. 56. № 6. P. 989–1002.
33. Tande K.S. *Calanus* in North Norwegian fjords and in the Barents Sea // *Polar Research*. 1991. V. 10. № 2. P. 389–408.
34. Tande K.S., Hassel A., Slagstad D. Gonad maturation and possible life cycle strategies in *Calanus finmarchicus* and *Calanus glacialis* in the northwestern part of the Barents Sea // *Marine biology of polar regions and effects of stress on marine organisms*. 1985. P. 141–155.
35. Tande K. S. *Calanus* in North Norwegian fjords and in the Barents Sea // *Polar Research*. 1991. T. 10. № 2. C. 389–408.
36. Trudnowska E., Balazy K., Stoń-Egiert J. et al. In a comfort zone and beyond – Ecological plasticity of key marine mediators // *Ecology and evolution*. 2020. V. 10. № 24. P. 14067–14081.
37. Viitasalo M., Koski M., Pellikka K., Johansson S. Seasonal and long-term variations in the body size of planktonic copepods in the northern Baltic Sea // *Marine Biology*. 1995. V. 123. № 2. P. 241–250.
38. Weydmann A., Kwasniewski S. Distribution of *Calanus* populations in a glaciated fjord in the Arctic (Hornsund, Spitsbergen) – the interplay between biological and physical factors // *Polar Biology*. 2008. V. 31. № 9. P. 1023–1035.

Seasonal Variability of *Calanus* sp. Populations Size Structure in Svalbard Waters**I. V. Berchenko^{a, #}, E. I. Druzhkova^{a, ##}**^a*Murmansk marine biological institute of RAS, Vladimirskaia 17, Murmansk, 183010 Russia*[#]*e-mail: berchenko.igor@gmail.com*^{##}*e-mail: druzhkova@mmbi.info*

Based on the materials obtained in two fjords of West Spitsbergen Island, analysis of seasonal and spatial variability in the size distribution of *Calanus* sp. has been made. Statistically significant differences in the size structure of the fourth and fifth copepodite stages of the summer and late autumn period have been revealed. Populations of Grønfjorden and Billefjorden show spatial variability determined by local variations of the natural environmental factors. The discussed reasons of the observed seasonal variability are selective grazing of the largest specimens by predators of higher trophic levels, individual body size changes during accumulation or consumption of oil storage, as well as presence of two generations with different size parameters in the water column.

Keywords: Svalbard, Billefjord, Grenfjord, zooplankton, *Calanus* sp., size structure, seasonal variability