Invertebrate Zoology, 2005, 2(1): 61–66 © INVERTEBRATE ZOOLOGY, 2005

Вариации пропорций тела у эвфаузиид *Thysanoessa raschii* (Crustacea, Euphausiacea) из Баренцева и Лаптевых морей

С.Ф. Тимофеев

Мурманский морской биологический институт, Кольский научный центр, Российская Академия Наук, ул. Владимирская, 17, Мурманск, 183010, Россия, e-mail: timofeev@an.ru

РЕЗЮМЕ: Анализ размерных характеристик эвфаузиид *Thysanoessa raschii* (M. Sars, 1846), пойманных в Баренцевом море и море Лаптевых, показал, что при одинаковой общей длине тела рачки различаются по длине карапакса, абдомена и тельсона, т.е. отмечены изменения в аллометрии роста животных, входящих в состав разных популяций. Предполагается, что это связано с неодинаковыми кормовыми условиями, в результате чего у особей из моря Лаптевых, с одной стороны, происходит уменьшение длины абдомена, но с другой — увеличение длины тельсона и карапакса.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: эвфаузииды, *Thysanoessa raschii*, аллометрия роста.

Morphometric differentiation in euphausiid, *Thysanoessa raschii* (Crustacea, Euphausiacea), from the Barents and Laptev Seas

S.F. Timofeev

Murmansk Marine Biological Institute, Kola Science Center, Russian Academy of Sciences, Vladimirskaya St., 17, Murmansk, 183010, Russia, e-mail: timofeev@an.ru

ABSTRACT: We examined the morphometric differentiation in Arctic krill, *Thysanoessa raschii* (M. Sars, 1846), collected in the Barents and Laptev Seas. At the same total body length, the lengths of the carapace, abdomen and telson were different in euphausiids from the two populations. It is suggested that a shorter abdomen length and longer carapace and telson in the Laptev Sea versus the Barents Sea specimens may be a reaction to unfavourable conditions, especially food scarcity.

KEYWORDS: euphausiid crustaceans, *Thysanoessa raschii*, allometric growth.

Введение

Эвфаузиида *Thysanoessa raschii* (M. Sars, 1846) — амфибореальный бореально-арктический вид, широко распространенный в том числе в морях Северного Ледовитого океана (Ломакина, 1978). Большая протяженность ареала означает, что вид представлен несколькими популяциями, стации которых характеризуются отличиями по основным океанологи-

ческим показателям. В связи с этим можно предположить, что популяции *T. raschii*, населяющие водоемы, условия в которых заметно различаются, будут отличаться по морфометрическим параметрам входящих в их состав животных. Для проверки данной гипотезы мы выбрали популяции *T. raschii* из Баренцева моря и моря Лаптевых. Указанные моря находятся на расстоянии почти 3000 км друг от друга, отделены архипелагами Новая Земля и Северная Земля, между которыми находится Карское море. Система циркуляции водных масс в Северном Ледовитом океане такова, что водные массы Баренцева моря и моря Лаптевых никак не связаны друг с другом (Суховей, 1986). В связи с этим, исходя из общих принципов организации функциональной структуры ареала пелагических видов (Беклемишев, 1969), мы можем предполагать, что группировки *T. raschii* в морях Баренцевом и Лаптевых представляют собой независимые популяции. В Баренцевом море рачки круглый год обитают при температуре выше нуля (3–10°C), в море Лаптевых — при отрицательной или близкой к нулю температуре. Вегетационный период фитопланктона в Баренцевом море продолжается 3–4 месяца, и годовая первичная продукция достигает 100–120 гС/м^2 (Савинов, 1990), в море Лаптевых — 1–2 месяца и 40–60 гС/м^2 (Галкина и др., 1994; Тимофеев, 1998). Баренцево море для *T. raschii* — репродуктивная область, где рачки размножаются ежегодно; море Лаптевых долгое время считалось для эвфаузиид областью стерильного выселения. Однако обнаружение в море Лаптевых яиц, личинок и взрослых особей *T. raschii* заставляет считать и этот район Северного Ледовитого океана областью размножения для данного вида (Timofeev, 2000).

Цель настоящей работы состоит в том, чтобы проверить, действительно ли различия в условиях обитания вызывают у эвфаузииды *T. raschii* изменения в морфометрических показателях.

Материал и методы

Материал для работы собран в феврале 1983 г. в южной части Баренцева моря (схема расположения станций приведена в статье: Тимофеев, 1987) (17 рейс НИС “Дальние Зеленцы”) и в августе–сентябре 1993 г. в море Лаптевых (схема расположения станций приведена в статье: Тимофеев, 1995) (рейс АРКТ IX/4 НИЛ “Поляршерн”).

Пробы зоопланктона отбирали в Баренцевом море конической сетью ИКС–80 (площадь входного отверстия 0,5 м^2, сторона ячеи капронового сита 500 мкм), в море Лаптевых сетью Бонго (площадь входного отверстия 0,28 м^2, сторона ячеи капронового сита 200 мкм). Облавливали слой водной толщи от глубины 100 м до поверхности (косой лов), пробы фиксировали 4%-м раствором нейтрального формалина.

Под воздействием консервирующих жидкостей размеры тела ракообразных заметно меняются (Kulka, Corey, 1982); чтобы избежать влияния этого фактора, все пробы обрабатывали через два месяца после фиксации.

Рачков измеряли под стереомикроскопом МБС–10 при увеличении в 8 раз. Измеряли следующие параметры (Mauchline, 1980): 1) общую длину тела — от кончика рострума до конца тельсона (TL), 2) длину карапакса — от конца рострума до конца карапакса (CL), 3) длину тельсона (TeL). При анализе морфометрических характеристик рачков использовали также расчетные параметры: 1) длину абдомена (AL = TL–CL–TeL), 2) индекс дифференциации D.I. = TL/(AL–CL) (Farber-Lorda, 1990).

Корректный анализ размерных характеристик возможен лишь в том случае, если сравниваются животные одного возраста. В пробах из Баренцева моря обнаружены особи размером от 10 до 30 мм, моря Лаптевых — от 18 до 28 мм (личинки в данной работе не рассматривались) (Тимофеев, 1987, 1995). Наибольшее количество эвфаузиид в обеих популяциях приходится на размерный класс 20–23 мм, что соответствует возрасту 1+ (Дробышева, Близниченко, 1982); рачки этого возраста и являются

объектом наших исследований. Таким образом, в работе использованы данные измерений 35 особей *T. raschii* из Баренцева моря и 26 из моря Лаптевых.

Ранее было показано, что у баренцевоморских эвфаузиид взаимосвязи между морфометрическими параметрами не зависят от пола рачков (Дробышева, Тимофеев, 1990). В связи с этим, в проведенном анализе рачки разного пола считались идентичными по морфометрическим показателям.

Результаты

В таблице 1 приведены данные, характеризующие статистический "портрет" среднего представителя *T. raschii* (в возрасте 1+ при длине тела 20–23 мм) из баренцевоморской популяции и популяции из моря Лаптевых, а в таблице 2 — результаты оценки достоверности различия указанных параметров по критерию Стьюдента. Достоверные отличия ($p < 0,01$) обнаружены только для длины карапакса, тельсона и индекса дифференциации (D.I.). Различия по длине абдомена, в принципе, также могут считаться вполне значимыми, хотя степень достоверности несколько ниже ($p < 0,05$, но $p > 0,01$); при этом у рачков из моря Лаптевых все показатели, кроме длины абдомена, превышают аналогичные показатели у рачков из Баренцева моря.

Обсуждение

Таким образом, результаты статистического анализа свидетельствуют, что существует неравноценность представителей *T. raschii* из разных популяций. Эта неравноценность проявляется в том, что под воздействием неодинаковых условий обитания у рачков меняются пропорции различных частей тела, т.е. происходят изменения в аллометрии роста.

Для антарктических эвфаузиид *Euphausia superba* Dana, 1852 обнаружено, что при длительном голодании у рачков снижается масса тела, уменьшается общая длина (феномен, названный "отрицательным ростом") (Ikeda, Dixon, 1989; Nicol, 2000; Alonzo, Mangel, 2001; Daly, 2004) и диаметр глаз (Shin, Nicol, 2002). Происходит это вследствие того, что независимо от температуры и наличия пищи рачки продолжают линять, и

Таблица 1. Размерные характеристики эвфаузиид *Thysanoessa raschii* в Баренцевом и Лаптевых морях.
TL — общая длина тела, CL — длина карапакса, AL — длина абдомена, TeL — длина тельсона, D.I. — индекс дифференциации (см. текст), n — количество измеренных рачков, min, max и mid — минимальное, максимальное и среднее значение измеренных параметров, SE — ошибка средней, y — стандартное отклонение, CV — коэффициент вариации.
Table 1. Size characteristics of euphausiid *Thysanoessa raschii* in the Barents and Laptev Seas.
TL — body length; CL — carapace length; AL — abdomen length; TeL — telson length; D.I. — differentiation index; n — number of euphausiids measured; min, max and mid — minimal, maximal and mean parameter, respectively; SE — standard error; y — standard deviation; CV — coefficient of variation.

Статистический показатель (Statistical characteristics)	Баренцево море (Barents Sea)					Море Лаптевых (Laptev Sea)				
	TL	CL	AL	TeL	D.I.	TL	CL	AL	TeL	D.I.
n, экз.	35	35	35	35	35	26	26	10	10	9
min	20,0	5,8	10,0	2,0	3,0	20,0	5,8	8,0	3,4	4,1
max	23,0	7,5	13,0	4,0	7,3	23,4	9,8	12.4	4.7	9,1
mid±SE	21,2±0,2	6,4±0,07	11,4±0,17	3,3±0,09	4,4±0,13	21,6±0,2	7,0±0,18	10,4±0,46	3,8±0,14	6,0±0,5
σ	1,0962	0,4094	1,0050	0,5492	0,7880	1,0955	0,9605	1,4774	0,4624	1,5696
CV, %	5,2	6,4	8,8	16,6	17,9	5,1	13,7	14,2	12,2	26,2

Таблица 2. Уровень достоверности различий размерных параметров *Thysanoessa raschii* из Баренцева и Лаптевых морей.

TL — общая длина тела, CL — длина карапакса, AL — длина абдомена, TeL — длина тельсона, D.I. — индекс дифференциации; n — количество измеренных рачков; t — эмпирический критерий Стьюдента; p — уровень значимости.

Table 2. Level of significance for differentiation between morphometric characteristics in euphausiid *Thysanoessa raschii* from the Barents and Laptev Seas.

TL — body length; CL — carapace length; AL — abdomen length; TeL — telson length; D.I. — differentiation index; n — sample size; t — empirical Student's criterion; p — level of significance.

Параметр (Morphometric characteristics)	n	t	p
TL	61	1,41	> 0,05
C	61	3,10	< 0,01
Tabd	47	2,04	< 0,05, но > 0,01
Telson	45	3,00	< 0,01
D.I.	44	3,10	< 0,01

ресурсы, необходимые для этого процесса, черпаются из внутренних резервов, в том числе из мышечных тканей (преимущественно из наиболее мускулистой части тела — абдомена). При этом объем клеток в мышцах уменьшается (McGaffin et al., 2002; Cullen et al., 2003); более тонкие механизмы пока не исследованы. Сходные процессы выявлены и у субтропических видов эвфаузиид: при голодании у рачков падает масса и уменьшается общая длина тела (Hosie, Ritz, 1989).

В море Лаптевых *T. raschii* обеспечены пищевыми ресурсами в гораздо меньшей степени, чем в Баренцевом море. В летний период здесь могут формироваться пятна фитопланктона достаточно большой плотности (концентрация хлорофилла *a* достигает 4,25 мкг/л; Springer, 1994), однако вегетационный период непродолжителен (1–2 месяца; Тимофеев, 1998), и рачки в течение большей части года вынуждены голодать, находясь при этом в активном состоянии. *T. raschii* способны питаться зоопланктоном и детритом со дна моря, но даже в Баренцевом море в зимний период суточный рацион рачков сокращается примерно в четыре раза по сравнению с летними месяцами (Тимофеев, 1991). В море Лаптевых биомасса зоопланктона гораздо меньше, чем в Баренцевом море (Тимофеев, 1998), и вряд ли этот пищевой ресурс способен поддерживать метаболизм эвфаузиид на высоком уровне в зимнее время.

Следовательно, можно выдвинуть рабочую гипотезу, что именно кормовые условия определяют неравноценность *T. raschii* из моря Лаптевых и Баренцева моря по морфометрическим показателям. Кроме того, наши данные позволяют предполагать более сложный характер воздействия голодания на морфометрию эвфаузиид. С одной стороны, недостаток пищевых ресурсов ведет к расходованию мышечных белков, преимущественно в абдомене. С другой стороны, отсутствие корма вынуждает животных более активно перемещаться, что ведет к изменению доли тельсона в общем размере тела. Иными словами, изменения в аллометрии роста *T. raschii* связаны с процессами, векторы которых имеют разное направление, но первопричина у них одна — недостаток пищи.

Влияние голодания на размеры карапакса необходимо исследовать отдельно, это особенно важно, поскольку именно этот параметр используется в популяционных исследованиях в качестве показателя общего размера рачков. Пока же можно высказать предположение, что если при голодании длина карапакса продолжает увеличиваться, а для такого утверждения есть определенные основания (Табл. 1, 2), то тогда рачки при одинаковой общей длине тела, но с разной длиной карапакса должны иметь разный возраст: особи из моря Лаптевых старше таковых из Баренцева моря.

Изменение аллометрии роста при недостатке пищевых ресурсов, обнаруженное у эвфаузиид, может быть квалифицировано как фенотипическая пластичность, обеспечивающая выживание в условиях колебательного режима продуцирования фитопланктона — основного источника пищи для рачков. В основе феномена лежит ис-

пользование внутренних резервов при непрекращающейся активности животных. Этим эвфаузииды отличаются от других массовых обитателей пелагиали — веслоногих раков (Copepoda), главной адаптацией которых к существованию в аналогичных условиях является стадия физиологического покоя (Алексеев, 1990). Находясь в состоянии диапаузы, копеподы неподвижно "висят" в водной толще, при этом нейтральная плавучесть обеспечивается запасами липидов и восковых эфиров (например, у *Calanus hyperboreus* Kröyer, 1838 липиды составляют до 60 % от сухой массы тела; Scott et al., 2000). Эвфаузииды — более крупные животные, размеры которых на порядок превышают размеры копепод. В связи с этим для поддержания нейтральной плавучести эвфаузиидам требуются значительно большие запасы липидов, видимо, превышающие 50 % от массы тела. Создание таких запасов, скорее всего, просто невозможно (содержание липидов у *T. raschii* в середине зимы в Баренцевом море не превышает 40 % от сухой массы тела; Sargent, Falk-Petersen, 1981), а потому эвфаузииды вынуждены использовать иную стратегию: активный образ жизни и расходование внутренних резервов при недостатке корма. По-видимому, именно различиями стратегий переживания неблагоприятных условий можно объяснить то, что копеподы способны образовывать самовоспроизводящиеся группировки там, где сезон продуцирования органических веществ фитопланктоном носит взрывной характер (непродолжителен по времени) и локализован в пространстве (трещины, разводья во льдах, полыньи), например, под многолетними льдами в Центральном Арктическом бассейне, тогда как для эвфаузиид подобные районы являются областями стерильного выселения.

Благодарности

Автор благодарит коллег, принимавших участие в сборе материала: С.Г. Антонова, С.Ф. Марасаева, А.А. Петрова (Мурманский морской биологический институт Кольского научного центра Российской Академии Наук), К.Н. Кособокову (Институт океанологии им. П.П. Ширшова Российской Академии Наук), Б.И. Сиренко (Зоологический институт Российской Академии Наук) и Х. Хассена (Институт полярной экологии, Германия), а также Б.Г. Иванова (Всероссийский научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии) и анонимного рецензента за конструктивную критику.

Литература

Алексеев В.Р. 1990. Диапауза ракообразных: Эколого-физиологические аспекты. М.: Наука. 144 с.

Беклемишев К.В. 1969. Экология и биогеография пелагиали. М.: Наука. 291 с.

Галкина В.Н., Рура А.Д., Гагаев С.Ю. 1994. Фитопланктон и его продукция в Чаунской губе Восточно-Сибирского моря // Экосистемы, флора и фауна Чаунской губы Восточно-Сибирского моря. Ч.1. СПб.: Зоологический институт Российской Академии Наук. С.112–120.

Дробышева С.С., Близниченко Т.Э. 1982. Размерно-возрастная структура популяций эвфаузиид южной части Баренцева моря // Планктон прибрежных вод Восточного Мурмана. Апатиты: Кольский филиал Академии Наук СССР. С.75–89.

Дробышева С.С., Тимофеев С.Ф. 1990. Эвфаузииды Баренцева моря. Апатиты: Кольский научный центр Академии Наук СССР. 33 с.

Ломакина Н.Б. 1978. Эуфаузииды Мирового океана (Euphausiacea). Л.: Наука. 222 с.

Савинов В.М. 1990. Пространственное распределение первичной продукции Баренцева моря: Автореф. дис. … канд. биол. наук. М.: МГУ. 18 с.

Суховей В.Ф. 1986. Моря Мирового океана. Л.: Гидрометеоиздат. 288 с.

Тимофеев С.Ф. 1987. Численность евфаузиид в прибрежье Восточного Мурмана в зимний период // Биология моря. № 3. С.66–69.

Тимофеев С.Ф. 1991. Состав пищи и пищевые потребности баренцевоморской эвфаузииды *Thysanoessa raschii* (M. Sars) (Crustacea) // Продукционно-деструкционные процессы пелагиали прибрежья Баренцева моря. Апатиты: Кольский научный центр Академии Наук СССР. С.81–89.

Тимофеев С.Ф. 1995. Эвфаузииды моря Лаптевых // Океанология. Т.35. № 5. С.733–736.

Тимофеев С.Ф. 1998. Пелагическая экосистема моря Лаптевых // Биология и океанография Карского и Баренцева морей (по трассе Севморпути). Апатиты: Кольский научный центр Российской Академии Наук. С.75–88.

Alonzo S.H., Mangel M. 2001. Survival strategies and growth of krill: avoiding predators in space and time // Marine Ecology Progress Series. Vol.209. P.203–217.

Cullen M., Kaufmann R.S., Lowery M.S. 2003. Seasonal

variation in biochemical indicators of physiological status in *Euphausia superba* from Port Foster, Deception Island, Antarctica // Deep-Sea Research. Pt.II. Vol.50. P.1787–1798.

Daly K.L. 2004. Overwintering growth and development of larval *Euphausia superba*: an interannual comparison under varying environmental conditions west of the Antarctic Peninsula // Deep-Sea Research. Pt.II. Vol.51. P.2139–2168.

Farber-Lorda J. 1990. Somatic length relationships and ontogenetic morphometric differentiation of *Euphausia superba* and *Thysanoessa macrura* of the southwest Indian Ocean during summer (February 1981) // Deep-Sea Research. Vol.37. P.1135–1143.

Hosie G.W., Ritz D.A. 1989. Body shrinkage in the subtropical euphausiid *Nyctiphanes australis* G.O.Sars // Journal of Plankton Research. Vol.11. P.595–598.

Ikeda T., Dixon P. 1982. Body shrinkage as a possible over-wintering mechanism of the Antarctic krill, *Euphausia superba* Dana // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. Vol.62. P.143–151.

Kulka D.W., Corey S. 1982. Length and weight relationships of euphausiids and caloric values of *Meganyctiphanes norvegica* (M.Sars) in the Bay of Fundy // Journal of Crustacean Biology. Vol.2. P.239–247.

Mauchline J. 1980. Measurement of body length of *Euphausia superba* Dana // BIOMASS Handbook. No.4. P.1–9.

McGaffin A.F., Nicol S., Ritz D.A. 2002. Changes in muscle tissue of shrinking Antarctic krill // Polar Biology. Vol.25. P.180–196.

Nicol S. 2000. Understanding krill growth and aging: the contribution of experimental studies // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. Vol.57. Suppl.3. P.168–177.

Sargent J.R., Falk-Petersen S. 1981. Ecological investigations on the zooplankton community in Balsfjorden, Northern Norway: Lipids and fatty acids in *Meganyctiphanes norvegica*, *Thysanoessa raschii* and *T.inermis* during mid-winter // Marine Biology. Vol.62. P.131–137.

Scott C.L., Kwasniewski S., Falk-Petersen S., Sargent J.R. 2000. Lipids and life strategies of *Calanus finmarchicus*, *Calanus glacialis* and *Calanus hyperboreus* in late autumn, Kongfjorden, Svalbard // Polar Biology. Vol.23. P.510–516.

Shin H.-C., Nicol S. 2002. Using the relationship between eye diameter and body length to detect the effect of long-term starvation on Antarctic krill *Euphausia superba* // Marine Ecology Progress Series. Vol.239. P.157–167.

Springer K. 1994. Phytoplankton and particle flux // Berichte zur Polarforschung. Bd.149. S.79–83.

Timofeev S.F. 2000. Discovery of eggs and larvae of *Thysanoessa raschii* (M.Sars, 1846) (Euphausiacea) in the Laptev Sea: proof of euphausiids spawning on the shelf of the Arctic Ocean // Crustaceana. Vol.73. P.1089–1094.