

УДК 551.465

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *CALANUS FINMARCHICUS* И *CALANUS GLACIALIS* В РАЙОНАХ СОВМЕСТНОГО СУЩЕСТВОВАНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ

© 2014 г. И. В. Берченко¹, А. Н. Ступникова²¹Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН, Мурманск
e-mail: berchenko.igor@gmail.com²Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва
e-mail: astupnikova@gmail.com

Поступила в редакцию 13.06.2012 г., после доработки 03.04.2013 г.

Проведено морфологическое исследование самок *C. finmarchicus*, *C. glacialis* и *C. hyperboreus*, отобранных на различных акваториях Гренландского, Баренцева, Карского морей и моря Лаптевых. Отмечено наличие внутривидовой изменчивости в соотношении количества особей с различными типами вооружения эндоподитов в популяциях *C. finmarchicus* и *C. glacialis*. Показано, что изменчивость по данному признаку не связана со спецификой мест обитания популяций и не зависит от температурных условий среды. В качестве причины внутривидовой изменчивости по указанному параметру выдвинуто предположение о гибридизации особей *C. finmarchicus* и *C. glacialis* ввиду значительного сходства половых структур обоих видов и перекрытия размерных диапазонов.

DOI: 10.7868/S0030157414040030

ВВЕДЕНИЕ

После выделения В.А. Яшновым в 1955 г. из состава вида *Calanus finmarchicus* s.l. арктического *C. glacialis* [11] в качестве самостоятельной таксономической единицы [11, 12], вопросы, связанные с морфологией и биологией двух видов *C. finmarchicus* и *C. glacialis* вызвали огромный интерес в рядах гидробиологов. Основанием для разделения данных видов послужила значительная разница размеров арктической и атлантической форм *Calanus finmarchicus* s.l., а также особенности строения пятой пары ног у самок и самцов. В дальнейшем всесторонне изучались и другие особенности морфологии описанных видов [1, 4, 7, 8, 15, 16], делались попытки установления филогенетических связей с прочими представителями рода *Calanus* [3], уточнялись ареалы обитания видов и схемы жизненных циклов [9, 13, 14, 17, 18].

В.А. Яшнов отметил различие в соотношении трех типов вооружения эндоподитов пятой пары ног самок (рис. 2) в популяциях *C. finmarchicus* и *C. glacialis* [11, 12]. У *C. finmarchicus* оно составляло 71 : 4 : 25 (описано по материалу из Норвежского моря), у *C. glacialis* — 41 : 20 : 39 (описано по материалу из Карского моря). В дальнейшем эта отличительная особенность выпадает из поля зрения исследователей. Таблицы, указывающие на данное соотношение у различных видов рода *Calanus*, встречаются только в работах Бродского [5, 6]. Однако в них отсутствует вариант, когда на эндоподитах пятой пары ног самок располагается не-

четное количество щетинок. Подобное могло произойти из-за редкой встречаемости этого типа вооружения и недостаточного количества рассмотренных автором особей.

Вследствие недостаточной проработки данного вопроса внутри- и межвидовая изменчивость в соотношении трех типов вооружения эндоподитов пятой пары ног самок представителей рода *Calanus* остается совершенно не изученной. На сегодняшний день отмечено только то, что особи с удвоенными щетинками на эндоподитах встречаются чаще у видов, обитающих в холодных водах [12].

Целями нашей работы являются установление факта наличия или отсутствия внутривидовой изменчивости по данному признаку, проверка предположения об увеличении числа особей с двойными щетинками в направлении от тепловодных видов к холодноводным, а также установление причин подобной внутри- и межвидовой изменчивости.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для исследований послужили половозрелые особи трех видов — представителей рода *Calanus*, отобранных в ходе ряда экспедиций в период с 1993 по 2011 гг. (рис. 1, табл. 1).

Всего было обследовано 1098 самок (*C. finmarchicus* — 555 экз, *C. glacialis* — 475 экз, *C. hyperboreus* — 68 экз). У всех организмов отмечалась длина цефалоторакса, характер изгиба внутренней линии

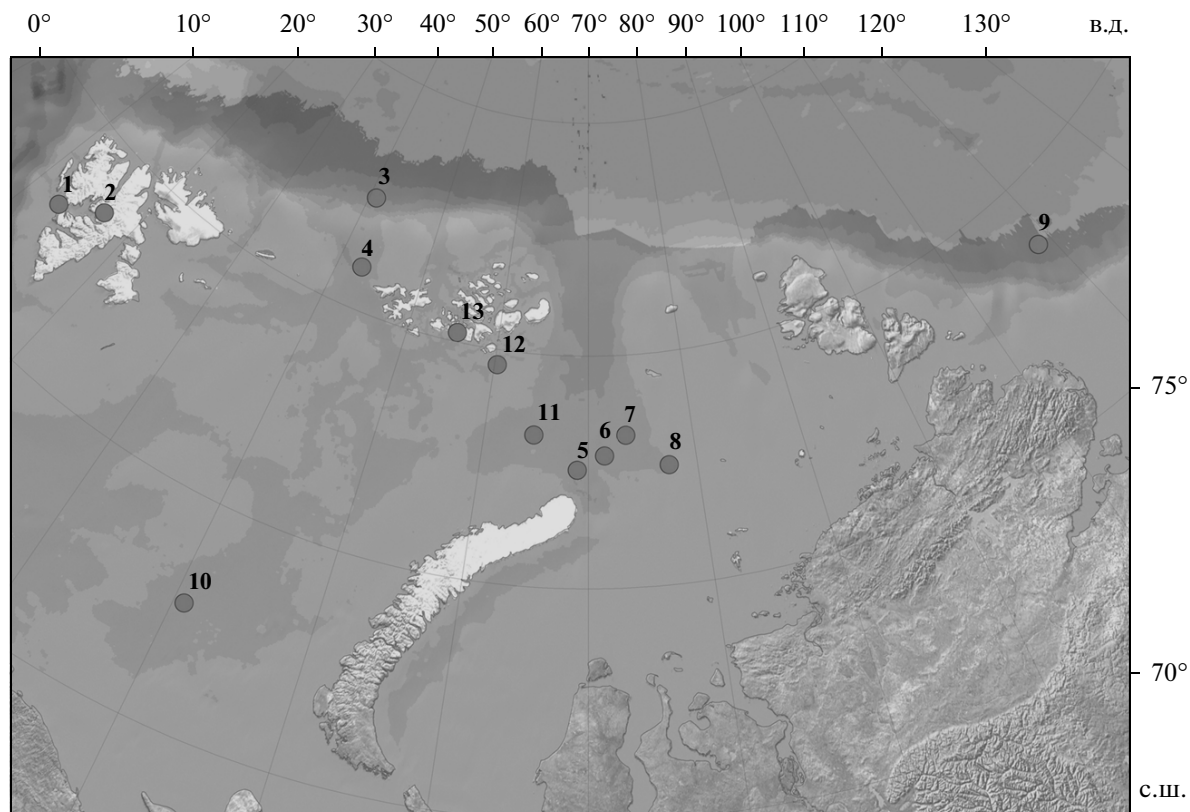


Рис. 1. Расположение станций.

первого базиподита пятой пары ног, а также суммарное количество щетинок на внешней стороне третьих члеников правого и левого эндоподитов пятой пары ног (рис. 2). В последнем параметре апикальные щетинки не учитывались. Длина цефалоторакса измерялась от переднего края головы до выемки на последнем торакальном сегменте с дорсальной стороны. Изгиб линии первого базиподита не оценивался количественно. У каждой особи визуально отмечалась лишь слабая или сильная изогнутость. Измерение особи и отдельные пятой пары ног производили под бинокулярным микроскопом МБС-10, учет остальных параметров проводился с использованием микроскопа МИКМЕД-2.

Разделение видов *C. finmarchicus* и *C. glacialis* осуществлялось по кривизне внутреннего края первого базиподита пятой пары ног [11, 12]. Поскольку размерные спектры двух видов пересекаются, за границу принималось такое значение длины цефалоторакса, при котором доли особей с сильно и слабо изогнутой линией были равны (рис. 3). Данное значение не было постоянным для всех районов и варьировало в пределах 2.9–3.25 мм. *C. hyperboreus* определялся по длине цефалоторакса и наличию острия на задних углах последнего торакального сегмента [6].

Сравнение размерных рядов проводилось с использованием непараметрических методов статистики [10], в частности, критерия λ , рассчитываемого по формуле:

$$\lambda = D_{\max} \sqrt{\frac{n_1 n_2}{n_1 + n_2}},$$

где n_1 и n_2 – объемы сравниваемых выборок, а D_{\max} – максимальная разница между накопленными частотами.

Схема сходства различных районов построена по принципу отсутствия достоверных различий по вышеуказанному критерию.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Сравнение соотношения типов вооружения эндоподитов пятой пары ног самок у трех видов рода *Calanus* не показало наличия зависимости между количеством особей с удвоенным числом щетинок (рис. 2в) и “холодноводностью” вида (табл. 2). Процент таких особей в исследованном материале из моря Лаптевых у арктического глубоководного *C. hyperboreus* был значительно ниже, не только чем у *C. glacialis*, но и boreального *C. finmarchicus*.

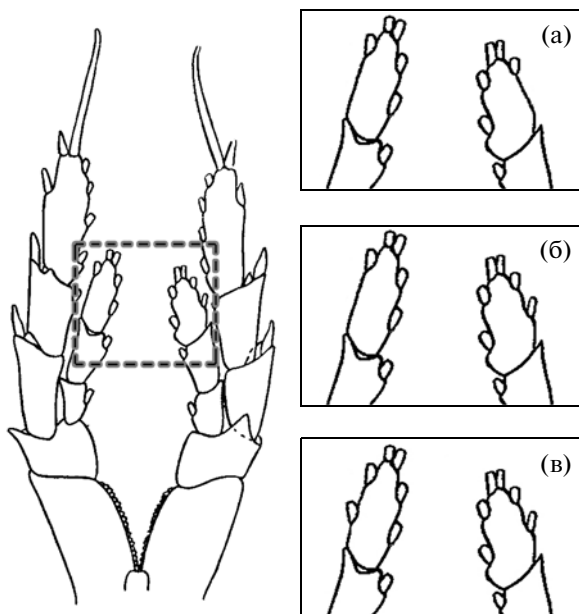


Рис. 2. Типы вооружения эндоподитов пятой пары ног самок *Calanus* sp. (общий вид пятой пары ног самки [6]; (а) — 2 щетинки на внешних краях обоих члеников, (б) — 3 на внешних краях обоих члеников, (в) — 4 щетинки на внешних краях обоих члеников).

Помимо межвидовой изменчивости нами было отмечено значительное варьирование данного признака у *C. finmarchicus* и *C. glacialis* в зависимости от места отбора проб (табл. 3). Так, количество особей с удвоенным числом щетинок на эндоподитах пятой пары ног у самок *C. finmarchicus* изменялось в пределах 26–60% от общего числа исследованных особей. Наименьшая доля таких особей в популяции была отмечена в районе желоба Франца-Виктории, а наибольшая — в юго-восточной части Баренцева моря. Сходный диапазон варьирования был отмечен у *C. glacialis* — 28–56%. Однако, если у *C. finmarchicus* на большинстве станций преобладали особи с двумя щетинками на эндоподитах (рис. 2а), то у *C. glacialis* подобные особи в 7 из 9 исследованных районов были представлены в меньшем, либо равном количестве по сравнению с самками, обладающими удвоенным числом щетинок.

Сравнение размерной структуры популяций *C. finmarchicus* и *C. glacialis* из исследованных районов Арктики по критерию λ показало наличие достоверного сходства между популяциями различных акваторий (табл. 4).

Для дальнейшего анализа материал со сходной размерной структурой был объединен в три района (рис. 4). Следует отметить, что сравниваемый диапазон включал в себя оба вида и находился в пределах 2.3–4.3 мм. Объединение двух видов было произведено с целью учета возможного влия-

ния перекрытия размерных спектров *C. finmarchicus* и *C. glacialis*.

Размерная структура *Calanus* sp. в выделенных районах представлена на рис. 5.

Изменение соотношения особей с различными типами вооружения эндоподитов в зависимости от длины цефалоторакса обладало рядом характерных особенностей (рис. 6а, 6б). К сожалению, оценить подобную зависимость в Буллефьорде (ст. 2) не представляется возможным ввиду недостаточного количества исследованных особей, поэтому в дальнейшем этот район рассматриваться не будет. В остальных районах можно отметить следующие черты варьирования. Во-первых, в диапазоне длин 2.5–2.9 мм количество особей с 2-мя щетинками было всегда больше, чем с 4-мя. Доля особей с 2-мя щетинками постепенно снижается в направлении от мелких особей к более крупным. Во-вторых, в диапазоне длин 3.5–4.1 мм не наблюдается четкой тенденции к увеличению или снижению того или иного типа вооружения. Максимальная разница между особями с 2 и 4-мя щетинками составляет от 28 до 34% в зависимости от района. Среди организмов крупнее 3.8 мм преобладают особи с 2-мя щетинками. И, в-третьих, в диапазоне длин 2.9–3.4 мм в обоих выделенных районах преобладали особи с 4-мя щетинками на внешних краях третьих члеников эндоподитов. Судя по изогнутости внутренней стороны первого базиподита пятой пары ног (рис. 7), диапазон 2.9–3.4 мм находится в зоне перекрытия размерных спектров двух видов. Соотношение количества особей с различными типами вооружения эндоподитов в районе № 1 составляло у *C. finmarchicus* 65 : 5 : 30, у *C. glacialis* — 43 : 16 : 41, в районе № 2 было равно 52 : 7 : 41 и 41 : 10 : 49 соответственно.

ОБСУЖДЕНИЕ

Предположение, высказанное Яшновым [12], о возможной зависимости между условиями обитания видов *Calanus* sp. и числом удвоенных щетинок на внешней стороне эндоподитов нашими данными не подтверждается. Более того, *C. hyperboreus* по данному признаку (табл. 2) значительно ближе к тепловодным видам *C. helgolandicus*, *C. euxinus* и *C. pacificus*, у которых число особей с 4-мя щетинками не превышает 10% от общей численности. Большие доли таких особей характерны только для *C. finmarchicus* и *C. glacialis*, причем вне зависимости от условий обитания.

Однако, при подобном сравнении следует учитывать, что рассмотренные В.А. Яшновым виды составляют близкородственную группу. В свою очередь, *C. hyperboreus* имеет ряд специфических особенностей и существенно отдален от выше-

Таблица 1. Характеристика проб зоопланктона, использованных в работе

№ станции	Район	Дата	Судно	Координаты, °с.ш.	Координаты, °в.д.	Орудие лова
1	Шпицберген (Исфьорд)	05.2006	R/V “Jan Mayen”	78.0500	13.1667	Сеть WP 2, Multinet
2	Шпицберген (Буллефьорд)	07.2006–12.2006	R/V “Jan Mayen”	78.6500	16.7333	Сеть WP 2, Multinet
3	Желоб Франца-Виктории	08.1993	R/V “Polarstern”	82.3833	40.9000	Bongo net
4	Желоб Франца-Виктории	08.2007	НИС “Дальние Зеленцы”	80.9	42.8	Сеть Джеди
5	Желоб Святой Анны	12.2006	а/л “Ямал”	77.5486	68.9883	Сеть Джеди
6	Желоб Святой Анны	12.2006	а/л “Ямал”	77.8527	71.5225	Сеть Джеди
7	Желоб Святой Анны	09.2011	НИС “Академик Мстислав Келдыш”	78.2833	73.6000	Сеть Джеди
8	Желоб Святой Анны	09.2011	НИС “Академик Мстислав Келдыш”	77.5717	77.4367	Сеть Джеди
9	Море Лаптевых	09.1993	R/V “Polarstern”	78.6667	118.7	Bongo net
10	Баренцево море	11.2010	НИС “Виктор Буйницкий”	72.7469	40.7855	Сеть Джеди
11	Сев.-вост. граница Баренцева моря	08.2008	НИС “Дальние Зеленцы”	78.2628	64.7680	Сеть Джеди
12	Сев.-вост. граница Баренцева моря	08.2008	НИС “Дальние Зеленцы”	79.6728	60.3155	Сеть Джеди
13	Сев.-вост. граница Баренцева моря	08.2008	НИС “Дальние Зеленцы”	80.1970	55.4310	Сеть Джеди

указанных видов в пределах рода *Calanus* по внешнему строению.

Причина увеличенного количества особей с удвоенными щетинками, а также наличия внутривидовой изменчивости соотношения различных типов вооружения эндоподитов (табл. 3) у

C. finmarchicus и *C. glacialis*, вероятно, кроется в их межвидовом взаимодействии. В пользу такого предположения говорит значительное перекрытие как размерных спектров, так и географических областей распространения этих видов [3, 5, 11, 12, 15, 16, 18]. Можно предположить, что уве-

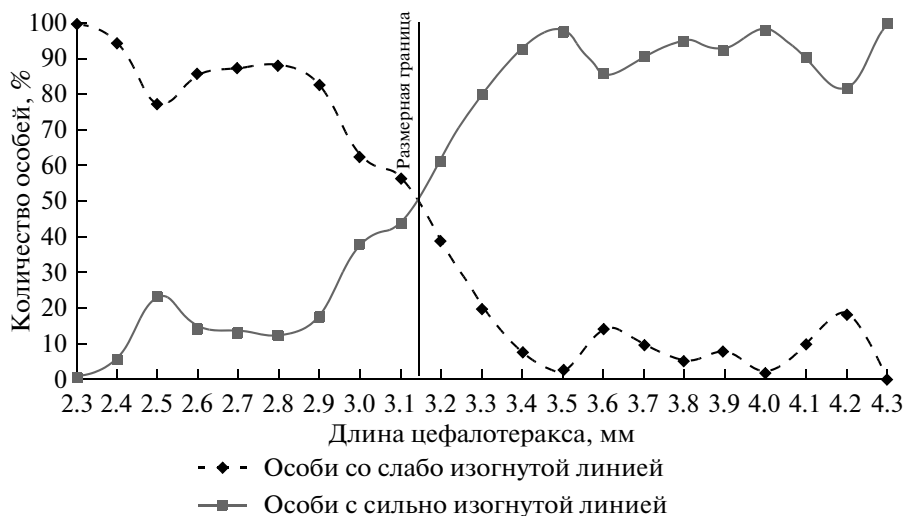


Рис. 3. Схема разделения видов *C. finmarchicus* и *C. glacialis*.

Таблица 2. Соотношение типов вооружения эндоподитов у *Calanus* sp.

Вид	Щетинки на наруж. сторонах Eп3 P5, %			Количество особей
	2	3	4	
<i>C. finmarchicus</i>	62	8	30	53
<i>C. glacialis</i>	44	14	42	79
<i>C. hyperboreus</i>	82	6	12	68

личным числом особей с двойными щетинками характеризуется только популяция *C. glacialis*. Повышение доли таких особей у *C. finmarchicus* происходит, в таком случае, за счет «простого» смешивания популяций двух видов, вследствие перекрытия размерных диапазонов. Однако данное предположение никак не объясняет причину большого количества особей с 4-мя щетинками у *C. glacialis* по сравнению с прочими видами рода

Calanus. Другим объяснением может служить гибридизация особей в зоне перекрытия ввиду сходства размеров самок и самцов двух видов. И как следствие, увеличение числа особей с 4-мя щетинками (гибридов), по крайней мере, в зоне гибридизации. Чем больше особей обоих видов будет находиться в этой зоне, тем сильнее соотношение типов вооружения будет отличаться от краевых участков размерных спектров видов. Процесс гибридизации, в таком случае, может служить причиной как внутривидовой изменчивости по данному признаку, так и различий между видами *Calanus* spp. Рассмотрим более детально, насколько данное предположение соответствует полученным нами данным.

Судя по изогнутости внутренней линии первого базиподита пятой пары ног (рис. 7), зона перекрытия размерных спектров двух видов находится в пределах 2.9–3.4 мм (в районе № 1 – 3.0–3.4 мм). В обоих выделенных нами районах со сходной размерной структурой *Calanus* spp. четко выделя-

Таблица 3. Морфологические характеристики *C. finmarchicus* и *C. glacialis* в различных районах обитания. В скобках приведено стандартное отклонение

№ станции	<i>C. finmarchicus</i>					<i>C. glacialis</i>				
	щетинки на наруж. сторонах Eп3 P5, %			средний размер особи, мм	количество особей	щетинки на наруж. сторонах Eп3 P5, %			средний размер особи, мм	количество особей
	2	3	4			2	3	4		
Ст. 3, 4	69	5	26	2.77 (0.15)	65	31	17	52	3.80 (0.28)	77
Ст. 5, 6	61	4	35	2.75 (0.20)	52	54	18	28	3.83 (0.20)	67
Ст. 9	62	8	30	2.76 (0.13)	53	44	14	42	3.81 (0.20)	79
Ст. 2	64	9	27	2.83 (0.13)	33	34	15	51	3.47 (0.27)	68
Ст. 1	60	7	33	2.82 (0.19)	127	47	6	47	3.51 (0.26)	49
Ст. 11–13	46	5	49	2.80 (0.16)	65	39	15	46	3.60 (0.29)	46
Ст. 7	61	5	34	2.76 (0.13)	59	37	10	53	3.60 (0.36)	59
Ст. 8	52	12	36	2.70 (0.15)	33	33	11	56	3.58 (0.39)	18
Ст. 10	34	6	60	2.84 (0.19)	68	58	0	42	3.50 (0.14)	12

Таблица 4. Сравнение размерной структуры *Calanus* sp. в различных районах обитания по критерию λ (Колмогорова–Смирнова). Достоверность различий: $\lambda_{05} > 1.36$, $\lambda_{01} > 1.63$, $\lambda_{001} > 1.95$

λ	Ст. 3, 4	Ст. 11–13	Ст. 5, 6	Ст. 7	Ст. 1	Ст. 2	Ст. 10	Ст. 8
Ст. 9	0.92	2.35	0.64	2.07	3.82	2.51	3.37	2.28
Ст. 3, 4		1.71	0.72	1.24	3.04	1.95	2.87	1.66
Ст. 11–13			2.18	0.60	1.28	1.63	1.39	1.18
Ст. 5, 6				1.86	3.55	2.54	3.39	2.13
Ст. 7					1.59	1.67	1.75	1.34
Ст. 1						2.26	0.72	0.92
Ст. 2							2.50	2.05
Ст. 10								1.02

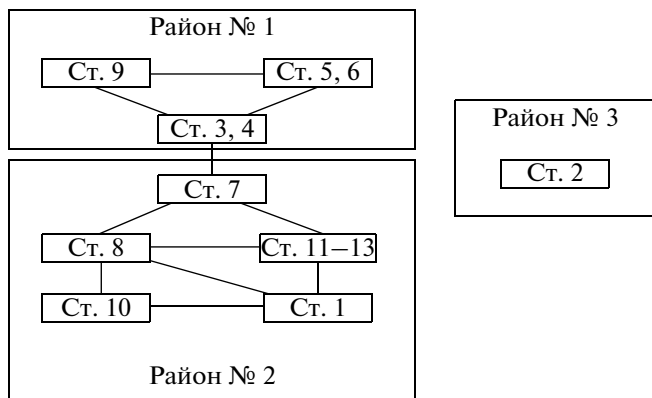


Рис. 4. Схема сходства размерной структуры *Calanus* sp. по критерию λ на различных станциях отбора проб.

ется область со значительным преобладанием особей с 4-мя щетинками на эндоподитах над особями с 2-мя щетинками (рис. 6), которая полностью совпадает с диапазоном 2.9–3.4 мм (в рай-

оне № 1 – 3.0–3.4 мм). Наличие подобной области не может быть объяснено “простым” смешиванием популяций *C. finmarchicus* и *C. glacialis*, поскольку в краевых участках рассматриваемого размерного ряда (2.5–2.9 мм и 3.5–4.1 мм) доминируют особи с 2-мя щетинками.

Различия в соотношении типов вооружения между районами обусловлены тем, что в районе № 1 в зоне перекрытия размерных спектров находится лишь 10% от общей численности *Calanus* sp., тогда как в районе № 2–40%.

В пользу возможности скрещивания исследованных видов говорит и сходство в строении гениталий. Согласно Бродскому [4], оба вида по типу гениталий относятся к одной группе, характеризующейся относительно маленьким щитком, который не прикрывает парные, симметричные сперматеки. Данная группа также включает в себя *C. hyperboreus*, *C. pacificus*, *C. helgolandicus* и *C. australis*.

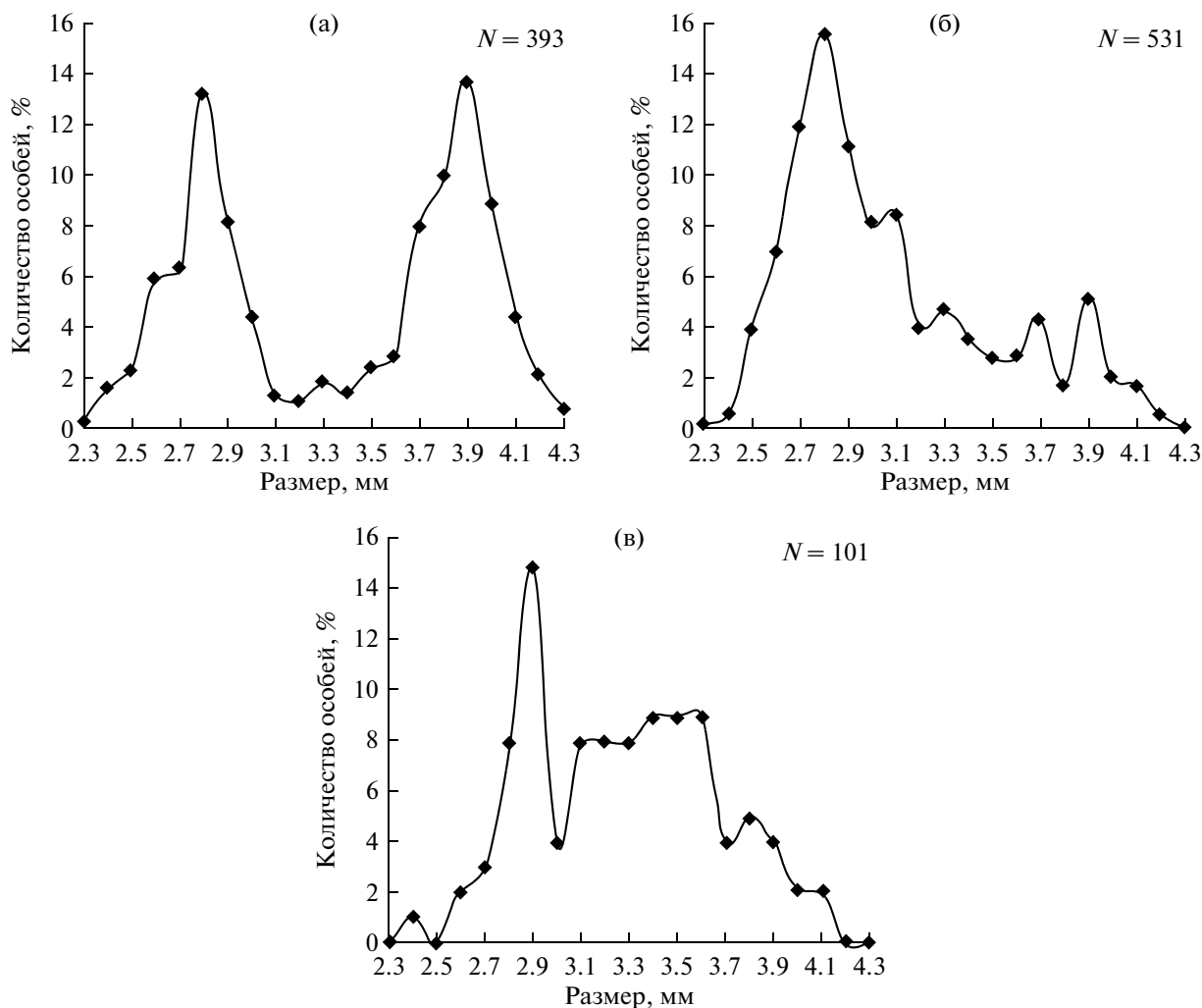


Рис. 5. Размерная структура *Calanus* spp. (*C. finmarchicus* и *C. glacialis*). (а) – район № 1, (б) – район № 2, (в) – район № 3.

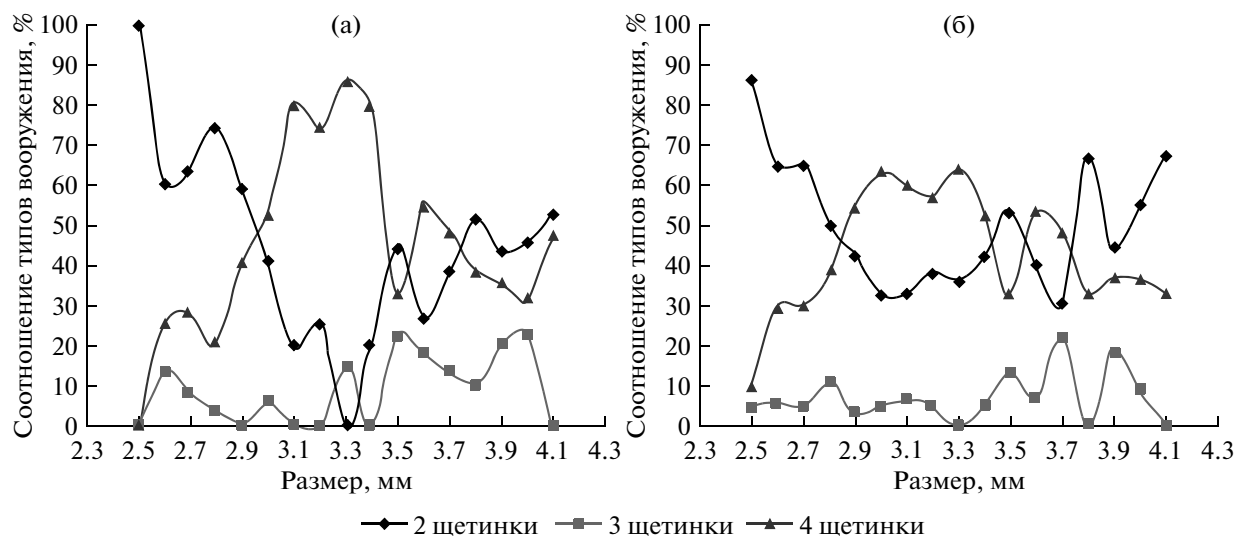


Рис. 6. Соотношение различных типов вооружения En3 P5 у самок *Calanus* spp. (а) – район № 1, (б) – район № 2.

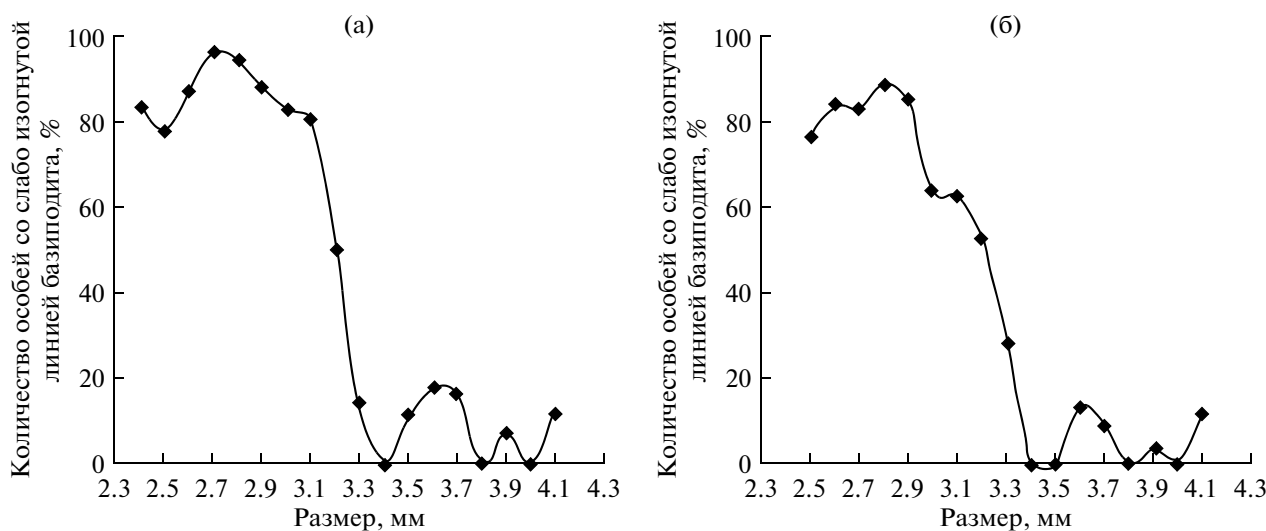


Рис. 7. Изогнутость внутренней линии первого базиподита пятой пары ног (а) – район № 1, (б) – район № 2.

И в заключение, следует отметить, что выводы о причинах внутривидовой изменчивости соотношения различных типов вооружения эндоподитов в популяции *C. finmarchicus*, сделанные нами на начальном этапе этих исследований [2], не являются верными. В свете полного объема данных можно с уверенностью говорить об отсутствии взаимосвязи между изменчивостью вооружения 3-го члена эндоподита P5 самок и локальными условиями местообитания исследуемых видов, равно как и об отсутствии зависимости между температурой среды и количеством особей с удвоенным числом щетинок в популяциях видов рода *Calanus*.

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства образования и науки Российской Федерации и программы Президиума РАН 23П.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Беклемишев К.В. К анатомии жевательного аппарата копепод // Тр. Института океанологии. 1959. Т. 30. С. 148–155.
2. Берченко И.В. Внутривидовая изменчивость некоторых морфологических признаков *Calanus finmarchicus* (Copepoda) в морях Западной Арктики // Докл. РАН. 2012. Т. 442. № 3. С. 1–3.
3. Бродский К.А. О филогенетических отношениях некоторых видов *Calanus* (Copepoda) северного и

- южного полушарий // Зоол. журн. 1959. Т. 38. № 10. С. 1537–1552.
4. Бродский К.А. Типы гениталий самки и гетерогенность рода *Calanus* (Сорерода) // Докл. АН СССР. 1967. Т. 176. № 1. С. 222–225.
 5. Бродский К.А. Филогения сем. *Calanidae* (Сорерода) на основе сравнительно-морфологического анализа признаков // Географическая и сезонная изменчивость морского планктона. Исследования фауны морей. 1972. Т. 12 (20). С. 5–110.
 6. Бродский К.А., Вышкварцева Н.В., Кос М.С., Мархасева Е.Л. Веслоногие ракообразные (Сорерода: Calanoida) морей СССР и сопредельных вод. Л.: Наука, 1983. Т. 1. 358 с.
 7. Вышкварцева Н.В. Строение мандибулы рачков рода *Calanus s.l.* в связи с широтной зональностью // Географическая и сезонная изменчивость морского планктона. Исследования фауны морей. 1972. Т. 12(20). С. 161–171.
 8. Вышкварцева Н.В. Функциональная морфология ротовых конечностей видов *Calanus S.L.* (Сорерода, Calanoida) // Функциональная морфология, рост и развитие беспозвоночных животных морского планктона. Исследования фауны морей. 1976. Т. 18 (26). С. 11–69.
 9. Фомин О.К. Роль баренцевоморского калянуса в трофической сети пелагиали моря. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1995. 119 с.
 10. Шмидт В.М. Математические методы в ботанике. Учеб. Пособие. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1984. 288 с.
 11. Яшинов В.А. Морфология, распространение и систематика *Calanus finmarchicus s.l.* // Зоол. журн. 1955. Т. 34. № 6. С. 1210–1224.
 12. Яшинов В.А. Сравнительная морфология видов *Calanus finmarchicus s.l.* // Зоол. журн. 1957. Т. 36. № 2. С. 191–199.
 13. Яшинов В.А. Водные массы и планктон. 4. *Calanus finmarchicus* и *Dimophyes arctica* как индикаторы атлантических вод в Полярном бассейне // Океанология. 1966. Т. 6. № 3. С. 493–503.
 14. Arnkværn G., Daase M., Eiane K. Dynamics of coexisting *Calanus finmarchicus*, *Calanus glacialis* and *Calanus hyperboreus* populations in a high-Arctic fjord // Polar Biol. 2005. V. 28. P. 528–538.
 15. Fleminger A., Hulsemann K. Geographical Range and Taxonomic Divergence in North Atlantic *Calanus* (*C. helgolandicus*, *C. finmarchicus* and *C. glacialis*) // Mar. Biol. 1977. V. 40. P. 233–248.
 16. Frost B.W. *Calanus marshallae*, a new species of calanoid copepod closely allied to the sibling species *C. finmarchicus* and *C. glacialis* // Mar. Biol. 1974. V. 26. P. 77–99.
 17. Hirche H.J., Brey T., Niehoff B. A high-frequency time series at ocean Weather ship station M (Norwegian Sea): population dynamics of *Calanus finmarchicus* // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2001. V. 219. P. 205–219.
 18. Tande K.S. *Calanus* in North Norwegian fjords and in the Barents Sea // Polar Research. 1991. V. 10. №. 2. P. 389–408.

Morphological Features of *Calanus finmarchicus* and *Calanus glacialis* Coexistence in the Areas of Their Populations

I. V. Berchenko, A. N. Stupnikova

Morphological investigation of *C. finmarchicus*, *C. glacialis* and *C. hyperboreus* females were carried out on material sampled in Greenland, Barents, Kara and Laptev seas. Intraspecific variation of ratio of the specimens with different types of endopodite arming in *C. finmarchicus* and *C. glacialis* populations are shown. A supposition about the main role of abiotic factors in the increasing number of specimens with doubled quantity of setas on the third segment outer sides of endopodites of fifth pair of legs is disproved. We suppose interbreeding of *C. finmarchicus* and *C. glacialis* as the main cause of intraspecific variation in the noted parameter because of the similarity of sex structures big similarity and mixing of size ranges.