

УДК 595.34:591.9(267.37)

ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ КОПЕПОД СЕМЕЙСТВА EUCALANIDAE (COPEPODA: CALANOIDA) В АРАВИЙСКОМ МОРЕ *

Прусова И.Ю.

ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН»,
г. Севастополь, Российская Федерация,
e-mail: iprusova@gmail.com

В данной работе охарактеризованы количественные показатели и вертикальное распределение 10 видов веслоногих раков семейства Eucalanidae (Copepoda: Calanoidea) в Аравийском море в слое 0–1000 м на основе зоопланктонных материалов, собранных в рамках программы US JGOFS на акватории между Оманом и Индией севернее 10° с.ш. в весенний межмуссонный период (март–апрель) 1995 г. Выявлено два типа распределения по вертикали в исследованном слое: 1) с преимущественным обитанием видов в эпипелагиали над слоем оксиклина и в верхней переходной зоне (*Pareucalanus attenuatus* s. l., *Subeucalanus mucronatus*, *S. pileatus*, *S. subcrassus* и *S. subtenuis*) и 2) с нахождением основной массы популяции в пределах слоя минимума кислорода, на глубинах 300–800 м (*Eucalanus elongatus*, *Rhincalanus nasutus*, *R. rostrifrons*, *S. crassus*, *P. smithae*). Отмечен факт пространственного разобщения ядер популяций двух близкородственных видов *S. subtenuis* и *S. mucronatus*: первый из перечисленных сосредоточен, в основном, в водах с нормальным или пониженным уровнем содержания кислорода, а второй концентрируется в слое оксиклина. На основе анализа возрастной структуры популяций в исследуемом материале сделано предположение о существовании онтогенетических миграций у *S. crassus*. Выявлено отсутствие выраженных суточных миграций у исследованных видов.

Ключевые слова: Eucalanidae; копеподы; вертикальное распределение; Аравийское море.

Введение

Веслоногие ракообразные семейства Eucalanidae, включающего 24 номинальных вида (Goetze, Ohman, 2010) – неперенный компонент зоопланктона в тропической, бореальной и нотальной зонах Мирового океана. Виды этого семейства являются первичными консументами и могут достигать высокой численности (Гейнрих, 1990; Acros, Fleminger, 1986; Lavaniegos, Lopez-Cortes, 1997; Suarez-Morales, 1998). Будучи одними из самых крупноразмерных копепоид, эукаланиды нередко доминируют в зоопланктоне по биомассе (Виноградов, Арашкевич, 1969; Мусаева, Колосова, 1995; Прусова, Смит, 2005). Широкая распространенность и существенный вклад эукаланид в общую численность и биомассу зоопланктона обуславливают их высокую значимость в продукционных процессах океанических планктонных сообществ и определяют необходимость изучения их экологии и биогеографии. Однако экологические характеристики эукаланид все еще исследованы слабо, особенно в тропических областях океанов, в том числе и в Аравийском море, где отмечены 11 видов эукаланид, представляющих все 4 рода этого семейства: *Eucalanus elongatus* (Dana, 1849), *Pareucalanus attenuatus* (Dana, 1849), *P. sewelli* (Fleminger, 1973), *P. smithae* Prusova, 2007, *Rhincalanus nasutus* Giesbrecht, 1888, *R. rostrifrons* (Dana, 1849), *Subeucalanus crassus* (Giesbrecht, 1888), *S. mucronatus* (Giesbrecht, 1888), *S. pileatus* (Giesbrecht, 1888), *S. subcrassus* (Giesbrecht, 1888) и *S. subtenuis* (Giesbrecht, 1888) (Prusova et al., 2012).

Характерной особенностью Аравийского моря является наличие очень мощного подповерхностного слоя минимального содержания кислорода (далее по тексту МСК),

* Работа выполнена в рамках госзадания ФИЦ ИнБЮМ РАН по теме: № АААА-А18-118020890074-2 «Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана».

что определяет особенности вертикального распределения пелагических организмов в данной акватории. Во всем диапазоне глубин от 50–100 до 1000–1250 м количество кислорода очень низкое и довольно постоянно держится на уровне 0,09–0,14 мл/л (Виноградов, 1968; Morrison et al., 1999). Слой резкого градиента кислорода представляет собой для многих организмов непреодолимую преграду (Виноградов, Воронина, 1961; Brinton, 1979; Marra et al., 1998), тем не менее, известно, что в пределах слоя дефицита кислорода в Аравийском море регистрируется довольно много видов копепод (Bottger-Schnack, 1996; Wishner et al., 2000), в том числе и эукаланид (Madhupratap, Haridas, 1990; Wishner et al., 2008). Имеются сведения о границах встречаемости по вертикали 6 видов эукаланид по материалам ловов протяженностью 200 м (Madhupratap, Haridas, 1990). Информации о характере вертикального распределения эукаланид в пределах верхнего 200-метрового слоя в данном регионе, в том числе и о суточных вертикальных перемещениях, в литературе нет.

Целью настоящей работы является исследование вертикального распределения всего комплекса видов семейства Eucalanidae в слое 0–1000 м и изучение мелкомасштабного распределения эукаланид в эпипелагиали в северо-западной и центральной части Аравийского моря.

Материалы и методы

Материалом для настоящей работы послужили сборы зоопланктона, выполненные в Аравийском море в рамках программы US JGOFS (U.S. Joint Global Ocean Flux Study) в ходе комплексной океанографической экспедиции TTN043 на НИС "Thomas G. Thompson", в весенний межмуссонный период (март–апрель) 1995 г. Пробы собирали сетью МОКНЕСС (MOCNESS: Multiple Opening/Closing Net and Environmental Sensing System) с площадью входного отверстия 1,0 м² и размером ячеей фильтрующего сита 153 мкм на 7 стандартных станциях (рис. 1) в ходе дневных и ночных послонных ловов в слоях 300–250, 250–200, 200–150, 150–100, 100–75, 75–50, 50–25 и 25–0 м станциях S3, S7, S11, S15 и N7, и ловов в слоях 1000–900, 900–800, 800–700, 700–600, 600–500, 500–400, 400–300, 300–250, 250–200, 200–150, 150–100, 100–75, 75–50, 50–25 и 25–0 м на станциях S2 и S4 (табл. 1).

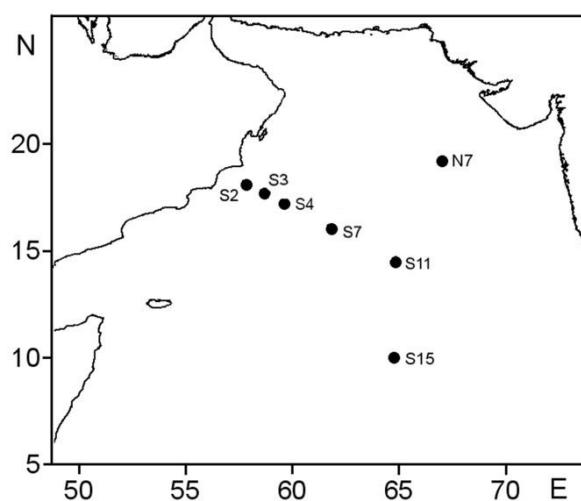


Рис. 1. Схема станций

Для анализа качественного и количественного состава копепод использовалась часть (6,25–25 %) первоначальной пробы, доведенная до объема 50–100 мл. При камеральной обработке рачков размером менее 1 мм просчитывали в подпробах объемом

1 мл, более крупных особей – в подпробах объемом 5 мл, взятых с помощью штемпель-пипетки Гензена. Редко встречающихся рачков подсчитывали во всей анализируемой пробе. Половозрелых и большую часть ювенильных особей копепод определяли, как правило, до видового уровня. Копеподитные стадии всех эукаланид определяли до уровня вида. В проанализированном материале выявлены все 11 видов семейства Eucalanidae, указанные в литературе для данного региона (Prusova et al., 2012). Из-за отсутствия четких морфологических различий между как взрослыми, так и неполовозрелыми особями *Pareucalanus attenuatus* и *P. sewelli*, на основании которых их можно идентифицировать при массовой обработке проб (Prusova et al., 2012), количественные данные по этим видам были объединены в категорию *P. attenuatus* s.l. (sensu lato). Данные по гидрологии (температура, соленость, кислород, биогены) получены на веб-сайте Бюро управления данными биологической и химической океанографии (BCO-DMO): <https://www.bco-dmo.org/project/2043>. По договоренности с координатором программы US JGOFS проф. Шэрон Смит (Sharon Smith, the Rosenstiel School of Marine and Atmospheric Science, University of Miami), предоставившей пробы для обработки, у автора есть право анализировать полученные данные и публиковать результаты.

Таблица 1.

Сводная информация о местоположении станций, глубине ловов и количестве проб

Станция	Широта (N)	Долгота (E)	Дата	Номер лова	Время начала лова	Максимальная глубина лова, м	Количество проб
N7	19.26	67.05	18.03.1995	2	11:37	299	8
	19.25	67.16	18.03.1995	3	20:56	299	8
S15	10.08	64.77	24.03.1995	5	18:11	295	8
S11	14.49	64.93	26.03.1995	6	11:29	295	5
	14.60	64.99	26.03.1995	7	22:14	199	6
S7	16.06	61.83	30.03.1995	10	12:21	296	8
	15.99	62.00	31.03.1995	11	22:57	200	6
S4	17.30	59.82	02.04.1995	12	12:00	299	8
	17.25	59.77	03.04.1995	13	17:50	1008	16
S3	17.64	58.91	05.04.1995	14	23:54	296	8
S2	18.07	57.89	06.04.1995	15	10:42	295	8
	18.07	57.89	06.04.1995	16	20:05	997	14

Результаты и обсуждение

Гидрологические показатели в районе исследования

Вертикальные профили температуры, солености и количества растворенного кислорода в слое 0–1000 м на станциях S2 и S4 показаны на рис. 2. Снижение всех этих показателей начиналось на глубинах 30–50 м. Слой оксиклина был очень узкий, и от глубины 80–100 м начинался слой МСК, где содержание кислорода не превышало значений 0,1–0,3 мл/л. В пределах слоя 100–400 м наблюдались колебания значений солености, что указывает на слоистость водных масс на этих глубинах. В нижележащих слоях соленость и температура понижались довольно плавно. На станциях S3, S7, S11, S15 и N7 нижняя граница слоя оксиклина находилась не ниже 150 м.

Вертикальное распределение видов семейства Eucalanidae в слое 0–1000 м.

Вертикальное распределение эукаланид на станциях S2 и S4 имело особенности у каждого из 10 проанализированных видов (рис. 3). *E. elongatus* отмечен во всей толще 0–1000 м, как насыщенных кислородом водах, так и в зоне МСК, с максимальной численностью в слое 400–500 м. Виды *P. smithae*, *R. nasutus*, *R. rostrifrons* и *S. crassus* не

встречались у поверхности, и так же как и *E. elongatus*, были наиболее многочисленны на глубинах более 300 м, в слое МСК. При этом *P. smithae* был самым глубоководным – основная часть популяции этого вида находилась ниже 400 м с наибольшей плотностью на глубине 800–1000 м. Следует отметить, что характер вертикального распределения этих видов на обеих станциях был сходным – с максимумами численности на близких горизонтах. Исключение составляет *R. rostrifrons* – у этого вида на станции S4 был иной тип распределения, что, возможно, обусловлено его низкими численностью и встречаемостью на этой станции.

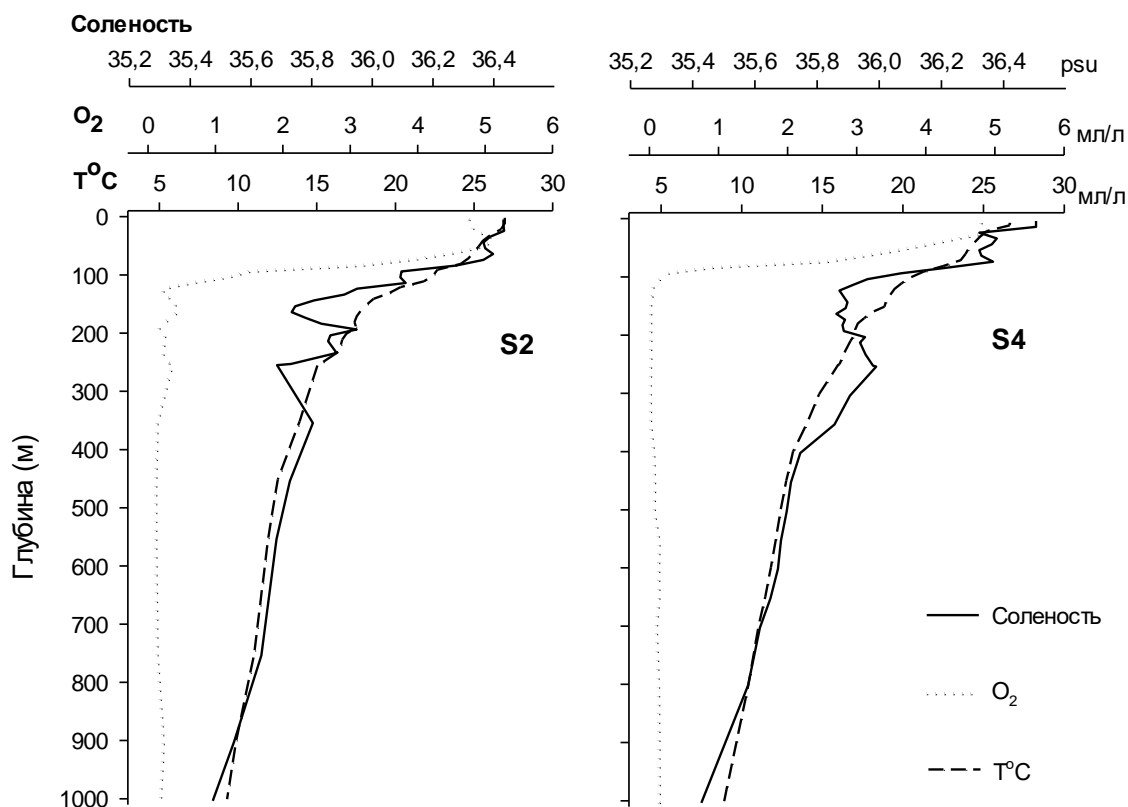


Рис. 2. Вертикальные профили показателей температуры, солености и растворенного кислорода в слое 0–1000 м на станциях S2 и S4 в весенний межмуссонный период 1995 г.

Виды *P. attenuatus* s.l., *S. mucronatus*, *S. pileatus*, *S. subcrassus* и *S. subtenuis*, в отличие от вышеперечисленных, сосредоточены в верхних 300 м, в водах с нормальным и пониженным содержанием кислорода. Среди этой группы видов самым поверхностным является *S. pileatus* – основная часть его популяции находилась в слое 0–25 м. *P. attenuatus* s.l., *S. mucronatus*, *S. subcrassus* и *S. subtenuis* имели максимальную численность в более глубоких слоях – в пределах 50–150 м.

Исходя из выявленного характера вертикального распределения эукаландид в слое 0–1000 м в весенний межмуссонный период в северо-западной части Аравийского моря и принимая во внимание гидрологические показатели водных масс, виды семейства Eucalanidae можно разделить на две группы, имеющие разные типы распределения: с преимущественным нахождением в 1) кислородной или 2) бескислородной зоне. В первую группу входят четыре вида рода *Subeucalanus* (из пяти видов этого рода, отмеченных в данном материале): *S. mucronatus*, *S. pileatus*, *S. subcrassus* и *S. subtenuis*, а также *P. attenuatus* s.l. Представителями второй группы являются виды рода *Rhincalanus*: *R. nasutus* и *R. rostrifrons*, а также *E. elongatus*, *S. crassus* и *P. smithae*. Следует отметить,

что виды рода *Subeucalanus* из первой группы – наиболее мелкоразмерные из эукаланид (1,8–3,4 мм), и самый мелкий из них – *S. pileatus*, обитающий в самом верхнем, фотическом слое эпипелагиали. Виды второй группы – более крупные (3,0–6,5 мм), и один из самых крупных (*P. smithae* – 5,3–6,1 мм) отмечен в настоящем материале на самых больших глубинах.

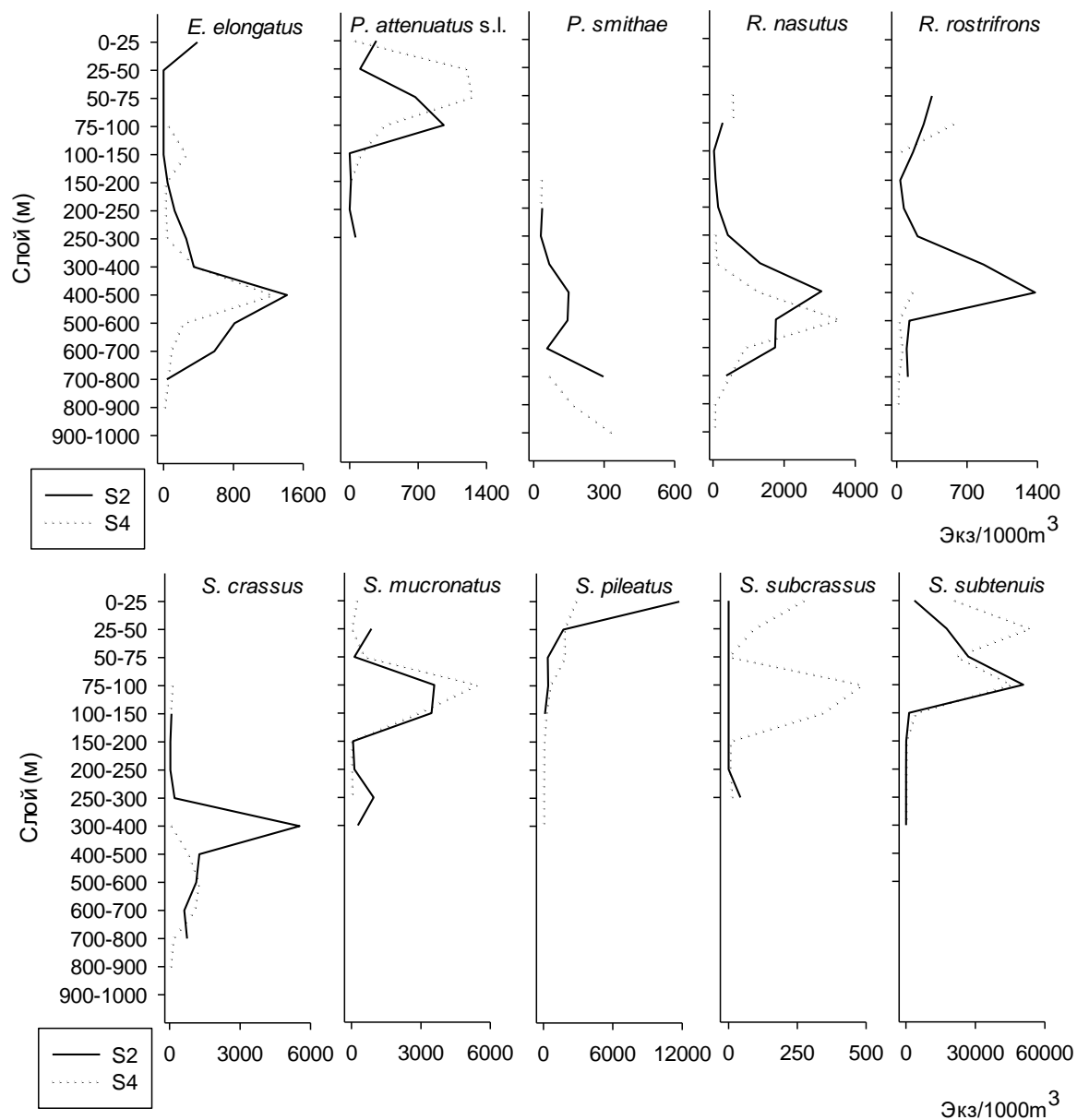


Рис. 3. Вертикальные профили среднесуточной численности видов семейства Eucalanidae в слое 0–1000 м на станциях S2 и S4.

Выявленный характер вертикального распределения эукаланид косвенно свидетельствует о степени толерантности этих видов к содержанию растворенного кислорода. Очевидно, что уровень этой толерантности у видов второй группы выше. Присутствие видов первой группы на глубинах более 200 м в малых количествах можно объяснить их случайным попаданием в эти слои, например, при перемещениях водных масс, а также естественным процессом пассивного погружения части ослабленных или отмирающих особей.

Наличие слоя минимума кислорода является общей чертой экваториальных и тропических вод, но единственный другой регион Мирового океана, который может

сравниться с Аравийским морем по протяженности слоя МСК, это восточная часть тропической зоны Тихого океана (ВТТО), где минимальные концентрации кислорода также отмечены в пределах глубин от 50–200 до 800–1000 м (Fiedler, Talley, 2006). Для ВТТО показано, что лимитирующей концентрацией кислорода для большинства организмов зоопланктона является концентрация менее 0,2 мл/л (Longhurst, 1967).

По литературным данным, в ВТТО, где так же, как и в Аравийском море, верхняя граница слоя МСК находится довольно высоко, *S. pileatus*, *S. subcrassus*, *S. subtenuis* также обитают над ней. Диапазон глубин, в котором эти виды отмечены в тропической зоне Тихого океана, для *S. pileatus* составляет, в основном, 0–100 м, для *S. subtenuis* – 0–250 м (Chen, 1986; Longhurst, 1985; Timonin, Voronina, 1977). При расположении в ВТТО термоклина в слое 35–85 м и верхней границы слоя МСК на глубине около 100 м, большая часть популяции *S. pileatus* обитает в верхнем 50-метровом слое, *S. subcrassus* – в слое 40–60 м, а *S. subtenuis* сосредоточен, в основном, в слое 50–80 м (Longhurst, 1985). В Атлантическом океане верхняя граница слоя МСК (там, где он имеется) располагается глубже, чем в ВТТО и Аравийском море (Fiedler, Talley, 2006). Возможно, поэтому *S. pileatus* и *S. subcrassus* у Канарских островов образуют скопления в более глубоких слоях – на глубинах 400–600 м (Roe, 1972). Приведенные литературные данные позволяют полагать, что выявленный в настоящей работе характер вертикального распределения эукаландид в Аравийском море не является случайным, временным, свойственным исключительно весеннему сезону, и перечисленные виды рода *Subeucalanus* можно отнести к оксифильным организмам.

Сравнительный анализ численности видов эукаландид показал существенное преобладание *S. subtenuis* (рис. 4 А). Доля этого вида в общей численности семейства составляла в среднем 53,9 %. Наименее обильными были *S. subcrassus* и *P. attenuatus* s.l. с вкладом в общую численность семейства 0,3 и 1,1 %, соответственно.

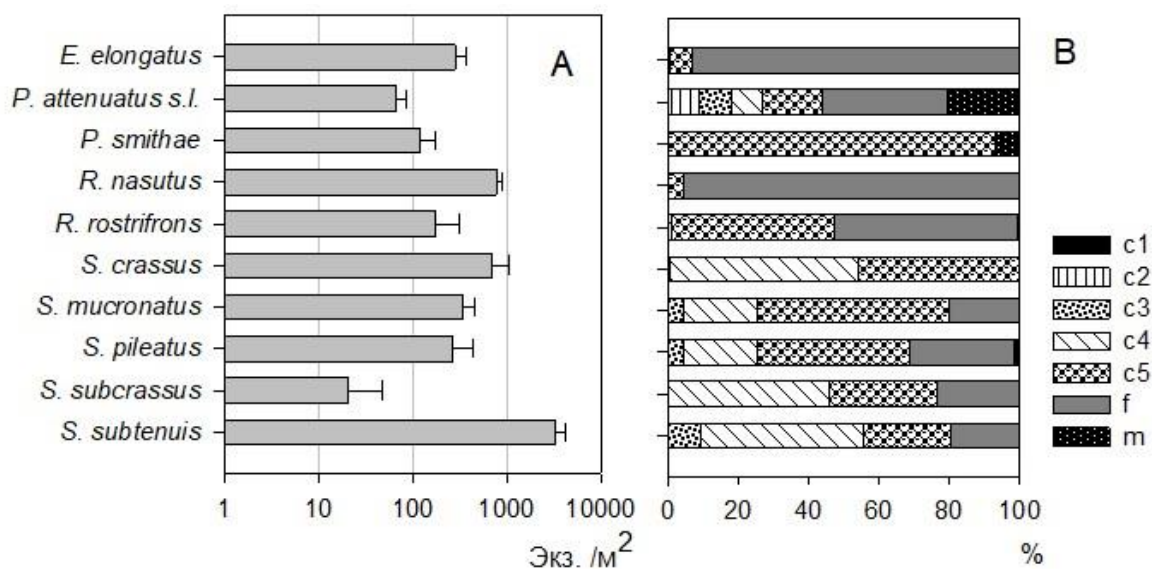


Рис. 4. Средняя численность (А) (экз. под 1 м² + станд. откл.) и возрастная структура популяций (В) эукаландид в столбе воды 0–1000 м на станциях S2 и S4. с1–с5 – копепоидитные стадии 1–5, f – самки, m – самцы.

Данные о возрастном составе эукаландид в столбе воды 0–1000 м представлены на рис. 4 В. Материалы ловов на двух станциях не дают достаточных сведений для того, чтобы достоверно оценить вертикальную изменчивость возрастной структуры, особенно в популяциях самых малочисленных из представленных видов. Тем не менее, можно отметить факт отсутствия половозрелых самок в популяции *S. crassus*. Это вид был

представлен только копеподами четвертой и пятой стадий при относительно высокой общей численности. Факт отсутствия самок наряду с сосредоточением основной массы популяции в середине слоя МСК в весенний период может означать, что рачки старших копеподитных стадий находятся в состоянии диапаузы, и, следовательно, виду *S. crassus* могут быть свойственны онтогенетические миграции.

Онтогенетические миграции отмечены у ряда крупноразмерных видов копепод, в частности, многих видов семейства Calanidae (Kobari, Ikeda, 2001; Shimode et al., 2009; и др.) и некоторых видов Eucalanidae, в частности, *Eucalanus bungii* (Shoden et al., 2005), *E. inermis* (Hidalgo et al., 2005), обитающих, в основном, в высоких широтах, где происходит естественная смена сезонов, и весеннее цветение фитопланктона обеспечивает вторичных консументов пищей. Об указанных видах известно, что в зимний период стадию покоя на больших глубинах претерпевают их старшие копеподиты и самки, поднимаясь к поверхности в теплое время года.

Аравийское море, являясь тропическим водоемом, имеет сезонность, обусловленную муссонной системой атмосферной циркуляции. В летний период в северо-западной части моря происходит мощный подъем глубинных вод, приносящий к поверхности биогены и вызывающий цветение фитопланктона. Для Аравийского моря указан диапазирующий вид семейства Calanidae – *Calanoides natalis* (ранее определяемый как *C. carinatus*), покоящиеся популяции которого находятся в течение осенне-весеннего времени на глубине 400–800 м и состоят почти исключительно из копеподитов пятой стадии (Peterson, 1998; Idrisi et al., 2004). Самки появляются только летом после подъема перезимовавших копеподитов на поверхность. Возможно, *S. crassus* имеет жизненный цикл, сходный с циклом *C. natalis*. На основании выявленного характера вертикального распределения можно предположить наличие сезонных миграций также у *R. nasutus*, но вряд ли – у *P. smithae*, поскольку в популяции *P. smithae* имеются самцы, а самцы, в соответствии с известными нам литературными данными, не отмечены находящимися в стадии покоя.

Вертикальное распределение эпипелагических видов семейства Eucalanidae в слое 0–300 м.

С целью изучения мелкомасштабного вертикального распределения эукаланид в эпипелагиали были проанализированы данные по численности видов, основная масса которых сосредоточена выше 300 м – *P. attenuatus* s.l., *S. mucronatus*, *S. pileatus*, *S. subcrassus* и *S. subtenuis*. В анализе использовали данные по численности этих видов на станциях S2, S3, S4, S7, S11, S15, N7. Данные по *E. elongatus*, *R. nasutus*, *R. rostrifrons*, *S. crassus* и *P. smithae* не рассматривались, поскольку в эпипелагиали эти виды весьма малочисленны. Полученные результаты представлены на рис. 5.

P. attenuatus s.l. и *S. subtenuis*. были довольно равномерно распределены в толще 0–150 м. Основная часть популяции *S. pileatus* находилась над слоем оксиклина, ядра популяций *S. mucronatus* и *S. subcrassus* находились в нижней части слоя оксиклина, т.е. там, где концентрация кислорода приближалась к минимальной.

Заслуживает внимания факт различия в характере вертикального распределения между видами в парах *S. mucronatus* vs *S. subtenuis* и *S. subcrassus* vs *S. pileatus*. Виды в каждой из этих пар очень близки генетически (Goetze, 2003). Кроме того, морфологические различия (в том числе, и в общей длине тела) между видами в парах минимальны, из чего следует, что виды питаются объектами одного размерного спектра, и между ними должны быть сильны пищевые конкурентные взаимоотношения. Условия среды в слоях максимальных концентраций видов из каждой пары (100–150 м для *S. mucronatus* и *S. subcrassus* и 0–50, 0–100 м для *S. pileatus* и *S. subtenuis*) отличаются не только уровнем растворенного кислорода, но и показателями таких параметров, как температура и содержание биогенов. Выявленная пространственная разобщенность

основных скоплений *S. mucronatus* vs *S. subtenuis* и *S. subcrassus* vs *S. pileatus* и приуроченность их к определенным слоям могут свидетельствовать о том, что сумма требований к условиям среды у видов в парах различна. Вероятно, разъединенность по вертикали способствует репродуктивной изоляции симпатричных популяций этих близкородственных видов. Однако выявленный факт требует подтверждения на большем количестве материала, особенно в отношении *S. subcrassus*, так как в настоящем исследовании численность данного вида была очень мала.

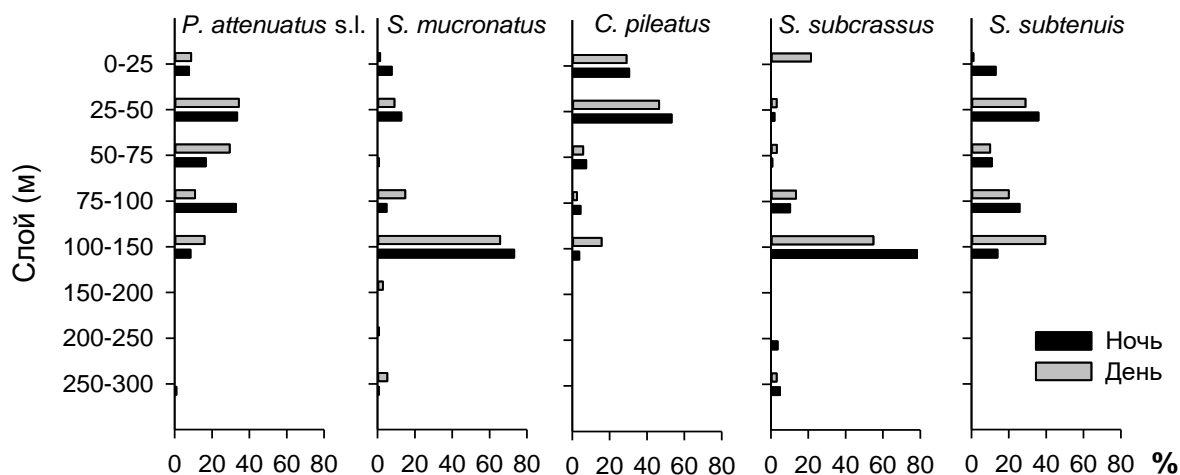


Рис. 5. Вертикальное распределение численности эпипелагических эукаланид (выраженной в процентах от общего количества особей вида под 1 м² поверхности) в дневное и ночное время в слое 0–300 м в Аравийском море в период весеннего межмуссонного периода. Результаты усреднены для станций S2, S3, S4, S7, S11, S15, N7.

Характер вертикального распределения относительной численности в дневное и ночное время был весьма сходным у всех эпипелагических видов (рис. 5). Ярко выраженного перераспределения численности в пределах слоя 0–300 м, т.е. вертикального перемещения в течение суток ядра популяции, не выявлено ни у одного из исследованных видов. Полученные результаты подтверждают имеющиеся в литературе немногочисленные данные по другим районам Мирового океана, свидетельствующие о том, что эукаланиды не относятся к организмам зоопланктона, совершающим интенсивные суточные миграции.

Выводы

В ходе проведенного исследования выявлено два типа распределения видов семейства Eucalanidae по вертикали в слое 0–1000 м: 1) с преимущественным обитанием видов в эпипелагиали над слоем оксиклина и в верхней переходной зоне (*Pareucalanus attenuatus* s. l., *S. mucronatus*, *S. pileatus*, *S. subcrassus* и *S. subtenuis*) и 2) с нахождением основной массы популяции в пределах слоя минимума кислорода, на глубинах 300–800 м (*Eucalanus elongatus*, *Rhincalanus nasutus*, *R. rostrifrons*, *S. crassus*, *P. smithae*). Отмечен факт пространственного разобщения ядер популяций двух близкородственных видов *S. subtenuis* и *S. mucronatus*: первый из перечисленных сосредоточен, в основном, в водах с нормальным или пониженным уровнем содержания кислорода, а второй концентрируется в слое оксиклина. На основе анализа возрастной структуры популяций в исследуемом материале сделано предположение о существовании онтогенетических миграций у *S. crassus*. Выявлено отсутствие выраженных суточных миграций у исследованных видов.

Благодарности

Автор выражает благодарность проф. Шэрон Смит (Sharon Smith, the Rosenstiel School of Marine and Atmospheric Science, University of Miami) за предоставление проб зоопланктона и всестороннее содействие при выполнении данной работы, а также рецензентам за ценные замечания.

Список литературы

1. Виноградов М.Е. Вертикальное распределение океанического зоопланктона – М.: Наука, 1968. 320 с.
2. Виноградов М.Е., Арашкевич Е.Г. Вертикальное распределение интерзональных копепод-фильтраторов и их роль в сообществах различных глубин в северо-западной части Тихого океана // Океанология. 1969. Т. 9. С. 399–409.
3. Виноградов М.Е., Воронина Н.М. Влияние дефицита кислорода на распределение глубоководного планктона северной части Индийского океана // Океанология. 1961 Т. 2, № 4. С. 670–678.
4. Гейнрих А.К. Численность массовых океанических видов копепод в Беринговом море // Биол. моря. 1990. Т. 2. С. 14–18.
5. Мусаева Е.И., Колосова Е.Г. Закономерности распределения зоопланктона Охотского моря и прикурильских вод Тихого океана летом 1992 и 1993 гг. // Океанология. 1995. Т. 35, № 5. С. 713–718.
6. Прусова И.Ю., Смит Ш. Таксономический состав, численность и биомасса копепод в эпипелагиали Аравийского моря в периоды летнего и зимнего муссонов 1995 г. // Морск. экол. журн. 2005. Т. 4, № 4. С. 72–86.
7. Acros F., Fleminger A. Distribution of filter-feeding calanoid copepods in the eastern equatorial Pacific // Cal. Coop. Ocean. Fish. 1986. Vol. 27. P. 170–187.
8. Böttger-Schnack R. Vertical structure of small metazoan plankton, especially on-calanoïd copepods I. Deep Arabian Sea // J. Plankton Res. 1996. Vol. 18 (7). P. 1073–1101.
9. Brinton E. Parameter relating to the distribution of planktonic organisms, especially euphausiids in the eastern tropical Pacific // Prog. Oceanogr. 1979. Vol. 8. P. 125–189.
10. Chen Y.Q. The vertical distribution of some pelagic copepods in the eastern tropical Pacific // Cal. Coop. Ocean. Fish. 1986. Vol. 27. P. 205–227.
11. Fiedler P.C., Talley L.D. Hydrography of the eastern tropical Pacific: a review // Progr. Oceanogr. 2006. Vol. 69. P. 143–180.
12. Goetze E. Cryptic speciation on the high seas; global phylogenetics of the copepod family Eucalanidae // Proc. R. Soc. Lond., Biol. sci. 2003. Vol. 270, № 1531. P. 2321–2331.
13. Goetze E., Ohman M.D. Integrated molecular and morphological biogeography of the calanoid copepod family Eucalanidae // Deep-Sea Res. 2010. II, 57 (24–26) P. 2110–2129.
14. Hidalgo P., Escribano R., Morales C.E. Annual life cycle of the copepod *Eucalanus inermis* at a coastal upwelling site off Mejillones (23°S), northern Chile // Mar. Biol. 2005. № 146. P. 995–1003.
15. Idrisi N., Olascoaga M., Garraffo Z., Olson D., Smith S. Mechanisms for emergence from diapause of *Calanoides carinatus* in the Somali Current // Limnol. Oceanogr. 2004. Vol. 49. P. 1262–1268.
16. Kobari T., Ikeda T. Ontogenetic vertical migration and life cycle of *Neocalanus plumchrus* (Crustacea: Copepoda) in the Oyashio Region, with Notes on regional variations in body sizes // J. Plankton. Res. 2001. Vol. 23, No. 3. P. 287–302.
17. Lavaniegos B.E., Lopez-Cortes D. Fatty acid composition and community structure of plankton from the San Lorenzo Channel, Gulf of California // Estuar. Coast. Shelf Sci. 1997. Vol. 45, № 6. P. 845–854.

18. Longhurst A.R. Relationship between diversity and the vertical structure of the upper ocean // Deep-Sea Res. 1985. Vol. 32. P. 1535–1570.
19. Longhurst A.R. Vertical distribution of zooplankton in relation to the eastern Pacific oxygen minimum // Deep-Sea Res. 1967. Vol. 14. P. 51–63.
20. Madhupratap M., Haridas P. Zooplankton, especially calanoid copepods, in the upper 1000 m of the south east Arabian Sea // J. Plankton. Res. 1990. Vol. 12, № 2. P. 305–321.
21. Marra J., Dickey T.D., Ho C., Kinkade C.S., Sigurdson D.E., Weller R.A., Barber R.T. Variability in primary production as observed from moored sensors in the central Arabian Sea in 1995. // Deep-Sea Res. 1998. Vol. 45. P. 2253–2268.
22. Morrison J.M., Codispoti L.A., Smith S.L., Wishner K., Flagg C., Gardner W.D., Gaurin S., Naqvi S.W.A., Manghnani V., Prosperie L., Gundersen J.S. The oxygen minimum zone in the Arabian Sea during 1995 // Deep Sea Res. 1999. Vol. 46, № 8–9. P. 1903–1931.
23. Peterson W. Life cycle strategies of copepods in coastal upwelling zones // J. Mar. Systems. 1998. Vol. 15. P. 313–326.
24. Prusova I, S.L. Smith, E. Popova. Calanoid Copepods of the Arabian Sea Region. Sultan Qaboos University Academic Publication Board. – Muscat, Sultanate of Oman. – Sultan Qaboos University Printing Press, 2012. 240 p.
25. Roe H.S.J. The vertical distributions and diurnal migrations of calanoid copepods collected on the SONDA Cruise, 1965. I. The total population and general discussion // J. Mar. Biol. Assoc. UK. 1972. Vol. 52, № 2. P. 277–314.
26. Shimode S., Hiroe Y., Hidaka K., Kazutaka Takahashi K., Tsuda A. Life history and ontogenetic vertical migration of *Neocalanus gracilis* in the western North Pacific Ocean // Aquat. Biol. 2009. Vol. 7. P. 295–306.
27. Shoden S., Ikeda T., Yamaguchi A. Vertical distribution, population structure and lifecycle of *Eucalanus bungii* (Copepoda: Calanoida) in the Oyashio region, with notes on its regional variations // Mar. Biol. 2005. Vol. 146. P. 497–511.
28. Suarez-Morales E. Pelagic copepod assemblages during spring upwelling off the Yucatan Peninsula (1985) // IOC Workshop Report № 142. – Proceed. 2nd Int. Conf., Final report of SCOR/IOC working group 93 "Pelagic biogeography", Noordwijkerhout, the Netherlands, July 9-4, 1995 / Eds. Pierrot-Bults A.C., van der Spoel S. Paris, 1998. P. 345–352.
29. Timonin A.G., Voronina N.M. Net plankton distribution along the equator in the Eastern Pacific Ocean // Polsk. Arch. Hydrobiol. 1977. Vol. 24 Suppl. P. 323–335.
30. Wishner K.F., Gelfman C., Goxing M.M., Outram D.M., Rapien M., Williams R.L. Vertical zonation and distributions of calanoid copepods through the lower oxycline of the Arabian Sea oxygen minimum zone // Prog. Oceanogr. 2008. Vol. 78. P. 163–191.
31. Wishner K.F., Gowing M.M., Gelfman C. Living in suboxia: Ecology of an Arabian Sea oxygen minimum zone copepod // Limnol. Oceanogr. 2000. Vol. 45 (7). P. 1576–1593.

VERTICAL DISTRIBUTION OF EUCALANIDAE (COPEPODA: CALANOIDA) IN THE ARABIAN SEA

Prusova I.Yu.

*A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation,
e-mail: iprusova@gmail.com*

This paper describes the quantitative indicators and vertical distribution of 10 species of Eucalanidae (Copepoda: Calanoida) in the Arabian Sea in the upper 1000 m based on zooplankton materials collected within the frames of the US JGOFS program in the area between Oman and India north of 10° N during the Spring Intermonsoon (March - April) of 1995. Two types of the vertical distribution of eucalanids in the studied layer were revealed, represented by two groups of species: 1) species inhabiting epipelagic zone above the oxycline

and in the upper transition zone (*Pareucalanus attenuatus* s. l., *Subeucalanus mucronatus*, *S. pileatus*, *S. subcrassus* and *S. subtenuis*), and 2) the presence of the bulk of populations within the oxygen minimum zone, at 300-800 m depths (*Eucalanus elongatus*, *Rhincalanus nasutus*, *R. rostrifrons*, *S. crassus*, *P. smithae*). The fact of spatial separation of population cores of two closely related species *S. subtenuis* and *S. mucronatus* was noted: the first of these is concentrated mainly in waters with normal or low oxygen levels, and the second is concentrated in the oxycline layer. Based on the analysis of the age structure of populations in the studied material, an assumption was made about the existence of ontogenetic migrations in *S. crassus*. The absence of pronounced daily migrations in the studied species was revealed.

Key words: Eucalanidae; copepods; vertical distribution; Arabian Sea.

Прусова Кандидат биологических наук, старший научный сотрудник отдела
Ирина планктона, ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени
Юрьевна А.О. Ковалевского РАН», e-mail: iprusova@gmail.com

Поступила в печать 15.03.2020 г.