

УДК 595.383.1:591.36:556.013

МОДЕЛИРОВАНИЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ И СВЯЗИ С АБИОТИЧЕСКИМИ ФАКТОРАМИ СРЕДЫ МОЛОДИ И ПОЛОВОЗРЕЛОГО АНТАРКТИЧЕСКОГО КРИЛЯ *EUPHAUSIA SUPERBA* НА ОСНОВАНИИ ФАКТИЧЕСКИХ ГИДРОФИЗИЧЕСКИХ ИЗМЕРЕНИЙ

© 2023 г. С. А. Мурзина^{1, 3, *}, В. П. Воронин¹, Д. Г. Битютский^{1, 2}, А. М. Орлов^{3, 4}

¹Институт биологии Карельского научного центра РАН, Петрозаводск, Россия

²Азово-Черноморский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («АзНИИРХ»), Керчь, Россия

³Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва, Россия

⁴Томский государственный университет, Томск, Россия

*e-mail: murzina.svetlana@gmail.com

Поступила в редакцию 01.12.2022 г.

После доработки 12.12.2022 г.

Принята к публикации 16.12.2022 г.

Обсуждаются результаты статистической обработки встречаемости особей антарктического криля *Euphausia superba* в бассейне Пауэлла моря Уэдделла, проливах Брансфилда и Антарктик и на полигоне к востоку от Южных Оркнейских о-вов летом южного полушария 2022 г. Проведено моделирование особенностей распределения молодежи и половозрелых рачков в зависимости от некоторых факторов среды, основанное на данных гидрофизических измерений. Получены данные о значениях основных абиотических факторов среды, оптимальных для жизнедеятельности ювенильных и половозрелых особей криля, а также оказывающих влияние на его распределение в обследованном регионе. Результаты модельных расчетов имеют значение для мониторинга состояния экосистем Антарктики и их компонентов в условиях изменяющихся факторов среды, включая изменения климата.

Ключевые слова: антарктический криль *Euphausia superba*, экологические факторы, моделирование, распределение, Атлантический сектор Антарктики

DOI: 10.31857/S0030157423040159, **EDN:** YIGIRC

ВВЕДЕНИЕ

Антарктический криль *Euphausia superba* Dana, 1852 является одним из наиболее экологически значимых представителей отряда Euphausiacea и незаменимым структурообразующим компонентом морских экосистем Антарктики. В Южном океане он является важнейшим объектом питания рыб (в том числе промысловых), околоводных птиц и морских млекопитающих [22]. В последнее время активно обсуждается принципиальная роль эвфаузиид, особенно антарктического криля, а также других представителей мезопелагического нектона в поддержании баланса круговорота вещества и энергии в условиях изменения климата [10, 15, 21]. Экологическая роль криля состоит и в его участии в процессах перемещения органического вещества от высокопродуктивной эпипелагиали к батипелагиали [10, 20, 21]. Одной из биологических особенностей антарктического криля является его способность к линьке в течение всей жизни, которая имеет регулярный характер

(в среднем каждые 2 недели) и зависит от температуры воды и сезона [9]. Тем самым криль участвует в круговороте углерода в Антарктике: перелинявший хитиновый экзоскелет – экзувий содержит до 23% углерода от сухой массы. Он эффективно ре-минерализуется и является дополнительным источником растворенного органического углерода, особенно в местах массового скопления криля [14, 20]. Кроме того, антарктический криль включен в биогеохимические циклы кальция, фтора и железа, которые появляются в воде также в составе экзувиев во время линьки и с фекальными пеллетами, соответственно [10].

Известно, что антарктический криль характеризуется неравномерным распределением в толще воды и наличием суточных вертикальных миграций. Диапазон глубин, которые способен осваивать криль, варьирует от 0 до 2000 и даже до 3000 м [26]. Преимущественно он концентрируется в водной толще на глубинах от 0 до 200–500 м. При этом обнаружено, что в летнее время от 2 до

20% скоплений регистрируются в диапазоне 200–2000 м [21]. В проливе Брансфилда антарктический криль преимущественно встречается на глубинах от поверхности до 300 м [12, 16]. В одном из исследований экологии криля [11] с использованием автономного подводного аппарата обнаружены особи, встречающиеся на глубине 3500 м. В придонных горизонтах криль находит дополнительный источник питания – фитодетрит, с помощью которого животное компенсирует недостаток пищи в зимний период [12, 25]. Пространственная разобщенность разных возрастных групп криля позволяет снизить внутривидовую пищевую конкуренцию, минимизировать каннибализм и обеспечить устойчивое существование и поддержание численности популяции в различных по уровню пополнения периоды [23].

Являясь stenothermным видом, антарктический криль обитает в узком диапазоне температур – от -1.8 до $+5^{\circ}\text{C}$ [24]. При этом оптимальные температуры у разновозрастного криля различаются – особи в возрасте 0+ населяют поверхностные воды, а более старшие животные (возраст 1+) уже способны к вертикальным миграциям [27]. На всех стадиях развития криля в его распределении наблюдается четкая пространственная дифференциация с определенным сочетанием экологических факторов в зависимости от физиологических потребностей особей. Его онтогенез и жизненный цикл отличается многостадийностью и комплексностью. Процессы нереста, успешного и полноценного раннего онтогенеза, дальнейшая выживаемость и распределение личинок, молоди и половозрелых особей криля находятся в тесной взаимосвязи с изменяющимися факторами среды (температура, соленость, сила и направление течений, трофика и др.).

В настоящей работе обсуждаются результаты статистической обработки встречаемости особей криля на исследованных станциях в бассейне Пауэлла моря Уэдделла, проливах Брансфилда и Антарктик и на полигоне к востоку от Южных Оркнейских о-вов летом южного полушария 2022 г. В ней также проведено моделирование особенностей распределения молоди и половозрелого антарктического криля *Euphausia superba* в зависимости от некоторых факторов среды, основанное на фактических данных гидрофизических измерений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В 87 рейсе НИС “Академик Мстислав Келдыш” (АМК-87, 19.01–14.02.2022 г.) в бассейне Пауэлла моря Уэдделла, проливах Брансфилда и Антарктик, а также к востоку от Южных Оркнейских о-вов с помощью двойной квадратной сети (double square net, DSN) и разноглубинного трала Айзекса-Кидда в модификации Самышева-Асее-

ва (РТАКСА) отобрано более 1000 экз. антарктического криля. Из каждого улова отбирали пробу в 300 экз. и подвергали ее биологическому анализу (определение размера, половой принадлежности, а также стадии зрелости взрослых особей, цвета печени, свидетельствующей об активности питания криля, степени наполнения желудка и кишечника, массы тела с точностью до 10 мг). Биологический анализ криля проводили на свежем материале согласно общепринятым методикам и рекомендациями Комиссии по сохранению морских живых ресурсов Антарктики (АНТКОМ) [2, 3, 19].

Измерение длины тела криля выполняли по стандарту АНТКОМ – от внешнего края глаза до конца тельсона с точностью до 1 мм [7]. Идентификацию стадии зрелости или репродуктивного состояния проводили по Макарову и Денис [19]. Согласно этой шкале у субадультиных (незрелых) самцов выделяют стадии 2A1, 2A2, 2A3, у взрослых созревающих самцов – стадию 3A и у зрелых самцов (M) – стадию 3B. У самок выделяют стадию субадультиной самки – 2B, взрослых самок (F) – стадии разной прогрессии 3A, 3B, 3C, 3D и стадию отнерестившейся самки – 3E.

На исследованных станциях выполнены соответствующие гидрофизические наблюдения [4, 13].

Статистическая обработка результатов проводилась с использованием языка программирования “R” (v. 4.4.2) в среде разработки “RStudio” с применением дополнительных пакетов: “readxl” (v. 1.4.1), “tidyverse” (v. 1.3.2), “vegan” (v. 2.6–4). Распределение совокупности половозрелых особей (самцы и самки) разных стадий развития и неполовозрелых особей (ювенильных) по станциям и полигонам оценивали при помощи алгоритма неметрического многомерного шкалирования (NMDS). Для определения наилучшей метрики расстояний в многомерном пространстве признаков использовали коэффициент корреляции Спирмена между матрицами дистанций [1, 6]. На ординационной диаграмме, полученной методом NMDS, по эмпирическим значениям отдельных абиотических факторов (температура, соленость, кислород, хлорофилл “a”) подгонялись обобщенные аддитивные модели с отрисовкой изолинии трехмерной сглаживающей поверхности для оценки экологического оптимума отдельных стадий развития криля [28]. Для определения степени сходства между исходной матрицей расстояний и расстояниями между точками вводится функция стресса, Stress. Стресс равный нулю обозначает полную тождественность сравниваемых матриц. Оценку влияния комплекса внешних абиотических факторов среды (температура, соленость, кислород и хлорофилл “a”) на встречаемость криля проводили с помощью алгоритма канонического анализа соответствий (CCA) [6].

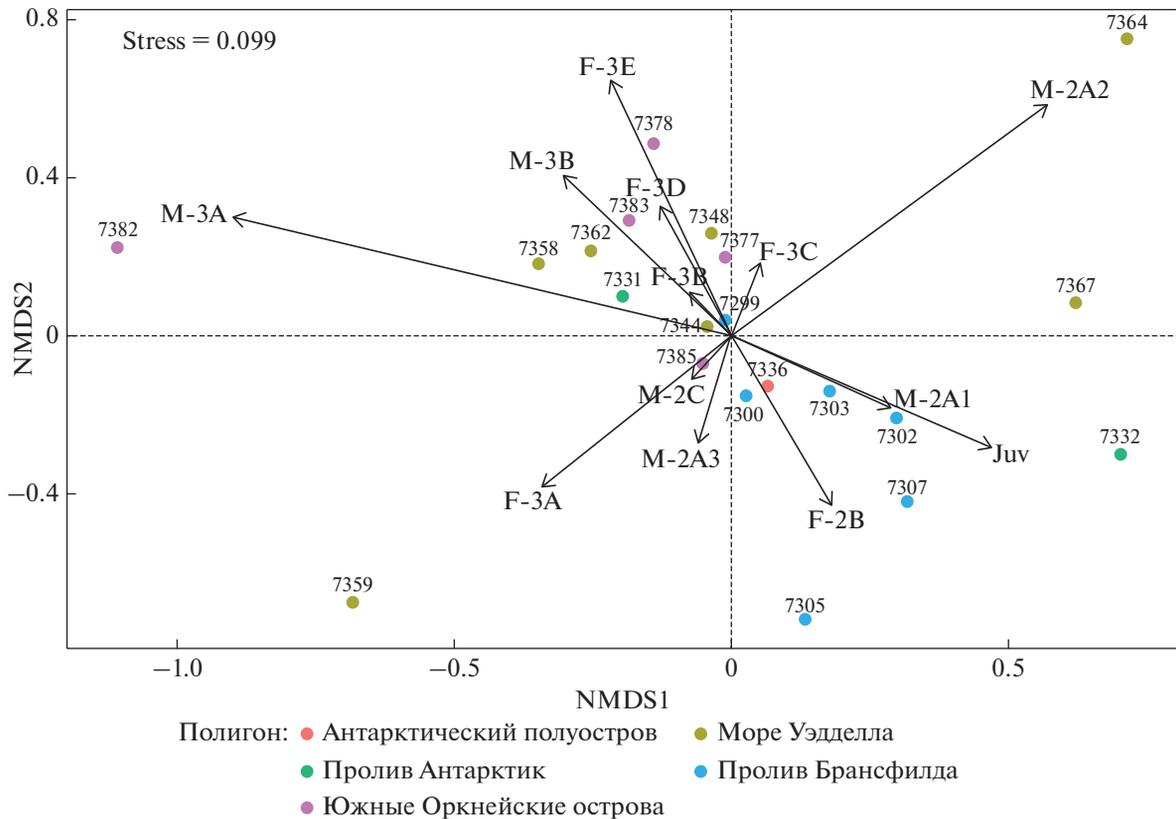


Рис. 1. NMDS ординация распределения самцов, самок и ювенильных особей атлантического криля *Euphausia superba* на разных стадиях развития в разных районах.

Выявление наилучшей метрики расстояний осуществляли также с использованием коэффициента Спирмена.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Экологические факторы, особенно абиотического характера, а также специфика водных сообществ морских экосистем и их видовое разнообразие определяют ее устойчивость в целом. Морские гидробионты Антарктики, в том числе антарктический криль, выделяются рядом общих экологических и биологических особенностей, среди которых отдельно стоит выделить темпы роста, размерно-массовые характеристики, уровень липидного и энергетического обмена. Эти признаки и особенности физиологического состояния и биохимического метаболизма организма сформировались у этих животных в условиях действия специфических факторов местообитания.

Результаты гидрофизических измерений и сведения о составе и структуре планктонных сообществ Атлантического сектора Антарктики в обследованных районах в рамках АМК-87 приведены в серии недавних публикаций [4, 8, 13, 17].

На рис. 1 представлено ординационное распределение станций с группировкой по районам в многомерном пространстве изучаемых признаков (встречаемость особей на разных стадиях зрелости) согласно алгоритму неметрического многомерного шкалирования (NMDS).

Установлено ординационное смещение ювенильных особей, самцов и самок на ранних стадиях половой зрелости (M-2A1, M-2A3, F-2B) в сторону более плотного концентрирования таковых на станциях пролива Брансфилда и к востоку от Антарктического полуострова. Более зрелые особи (M-3A, M-3B, F-3B, F-3D, F-3E) смешиваются и группируются в районах бассейна Пауэлла моря Уэдделла и к востоку от Южных Оркнейских о-вов. Разнонаправленная ординация самок 3A и самцов 2A2 в бассейне Пауэлла моря Уэдделла указывает на влияние абиотических (гидрофизические параметры, среди которых ключевым является температура) и биотических факторов (трофика) среды на неоднородное распределение криля данных стадий развития в пределах указанного района. Установленные различия в зрелости криля в проливе Антарктик (преобладание ювенильных особей на станции 7332 (дневной улов, 0–490 м) и половозрелых особей на

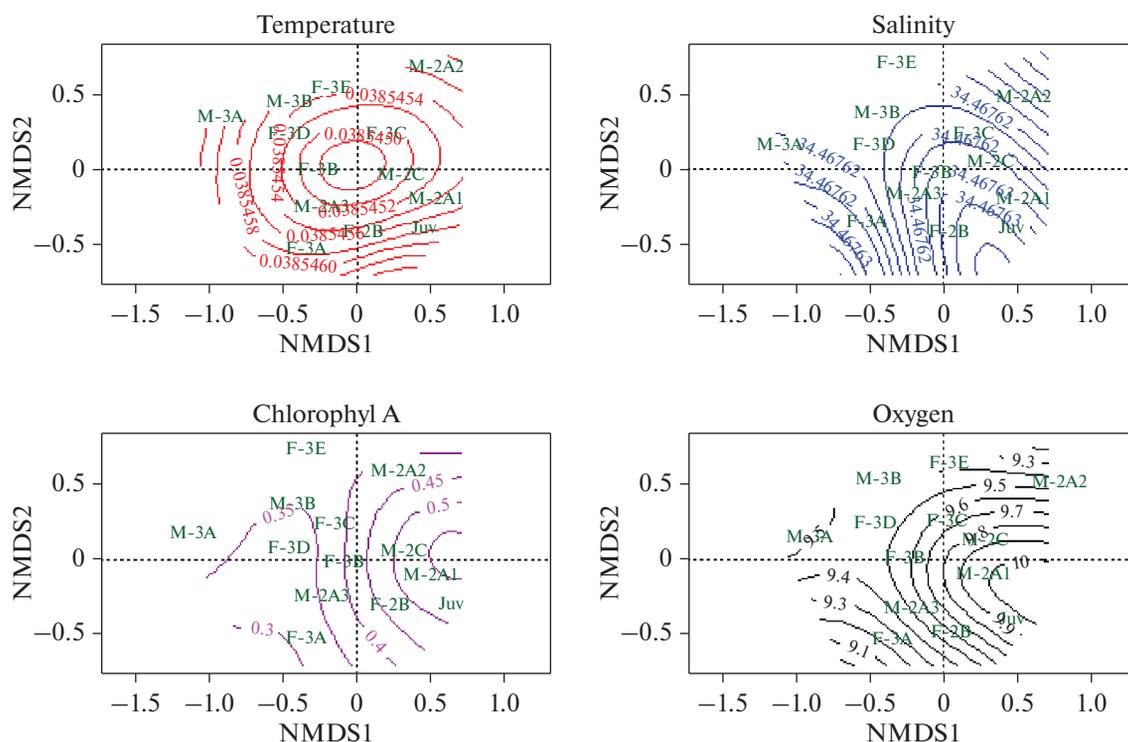


Рис. 2. Ординация антарктического криля *Euphausia superba* на разных стадиях развития методом NMDS с наложением изолиний сглаживающих поверхностей для температуры, солёности, хлорофилла “а” и растворенного кислорода на горизонте 0–200 м.

станции 7331 (ночной улов, 0–440 м)) отражают суточную динамику распределения *E. superba* в водной толще.

Для моделирования совокупности оптимальных основных экологических условий (температура, солёность, хлорофилл “а”, кислородный режим) на пространственное распределение антарктического криля были построены обобщенные аддитивные модели по каждой станции в пространстве ординации NMDS с добавлением сглаживающих изолиний для горизонта 0–200 м (наиболее плотно осваиваемый крилем) и с учетом горизонта, где происходят активные вертикальные миграции, но не глубже 500 м (с учетом горизонтов наших тралений) (рисунки 2 и 3). Согласно полученным моделям, для всех стадий развития криля оптимальная температура для разных горизонтов составляет 0.1–0.4°C. Модель подтверждает и выводы, сделанные в предыдущем рейсе [5] о том, что неполовозрелые особи тяготеют к более холодным водам по сравнению со зрелыми. Проведенный нами анализ температур по данным предыдущей, 79, экспедиции НИС “Академик Мстислав Келдыш” (АМК-79) для станций, где доминировала молодежь криля, подтверждают данный вывод [5].

Уровень солёности не оказывает существенного влияния на распределение криля на разных

стадиях развития (в расчет заложены данные по солёности, полученные в рамках рейса), и оптимальным является диапазон 34.5–34.6‰. Концентрация хлорофилла “а” и содержание растворенного в воде кислорода, наоборот, оказывают существенное влияние на распределение неполовозрелых и половозрелых особей в отношении требования более высоких его концентраций у ювенильных особей и особей на ранних стадиях половой зрелости, обитающих на разных глубинах. Известно [18], что процесс созревания самок криля зависит от температуры воды, уровня хлорофилла “а” и протекает в течение нескольких месяцев (до 3 мес.) при регулярной линьке.

Получены данные о совокупности основных абиотических факторов среды и их значениях, являющихся оптимальными для жизнедеятельности ювенильных и половозрелых особей криля. Определен ряд абиотических факторов среды, оказывающих влияние на распределение антарктического криля в обследованном регионе (по убывающей): температура (оптимальный диапазон 0.1–0.4°C, для молоди криля нижняя граница может составлять –0.5°C), уровни хлорофилла “а” и растворенного кислорода в воде. При этом криль, по всей видимости, оказывается менее чувствительным к солёностным условиям.

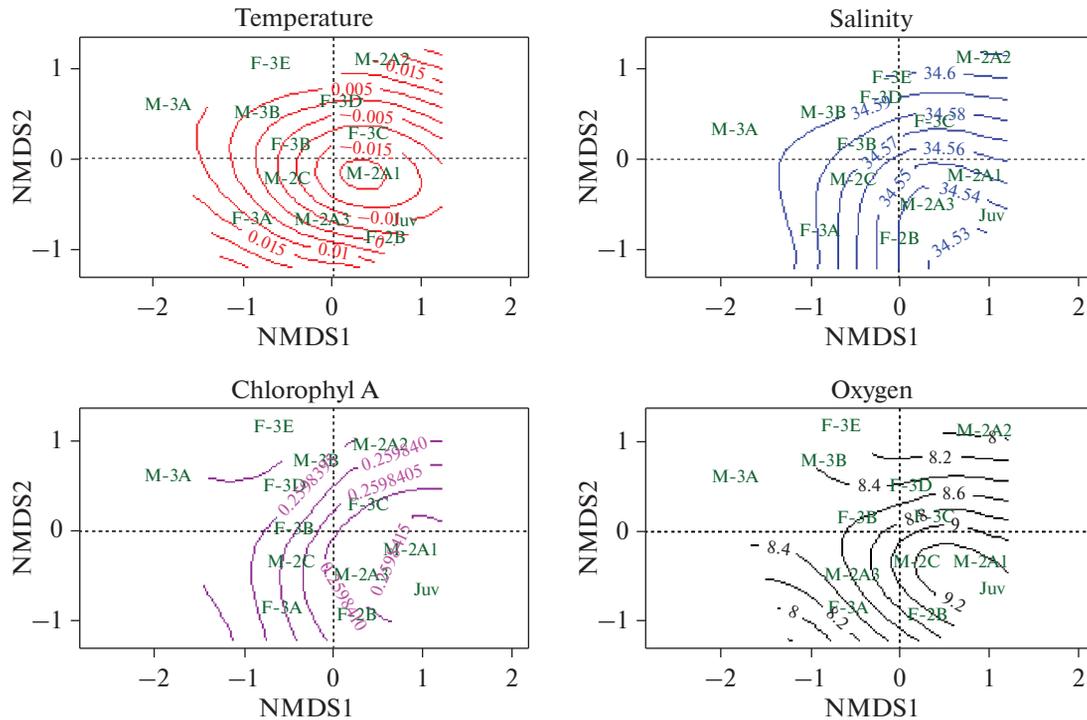


Рис. 3. Ординация антарктического криля *Euphausia superba* на разных стадиях развития методом NMDS с наложением изолиний сглаживающих поверхностей для температуры, солености, хлорофилла “а” и растворённого кислорода на горизонте 0–500 м.

Однако следует принимать во внимание, что диапазон колебаний этого фактора в исследованных районах был незначительным (не более 2%) в активно населённом особями слое водной толщи. Отмечается, что подходящими для развития ювенильных особей условиями являются пониженные температуры и высокий уровень растворённого в воде кислорода по сравнению с таковыми для половозрелых особей, что связано с особенностями физиолого-биохимического состояния антарктического криля на разных стадиях онтогенетического развития (Мурзина и др., неопубл. данные).

Результаты настоящего исследования имеют значение для выявления факторов и механизмов, определяющих функционирование и динамику живых систем в отдельных районах Мирового океана, на примере антарктического криля, как ключевой экосистемной единицы Антарктики. Они также дополняют (на основе комплексных исследований экологии, поведения, физиологии, морфологии и экологической биохимии) сведения о формировании адаптивных стратегий живых систем. Особое значение результаты модельных расчетов имеют для мониторинга состояния экосистем Антарктики и их компонентов в условиях изменяющихся факторов среды, включая современные тенденции изменения климата, в том числе в свете планирования возобновления

промысла и разработки научно-поисковых программ в этом регионе.

Благодарности. Авторы выражают глубочайшую благодарность административному корпусу рейса АМК-87, а также экипажу НИС “Академик Мстислав Келдыш” за всестороннюю помощь и поддержку в ходе выполнения экспедиционных работ и исследований. Авторы выражают искреннюю благодарность сотрудникам ИО РАН А.В. Мишину, К.В. Минину и В.Л. Семину за профессиональное проведение траловых работ и помощь в разборе материала, а также Д.И. Фрею за научные рекомендации и помощь при работе с гидрофизическими данными.

Источники финансирования. Исследования выполнены в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ № FMWE-2022-0001, ГЗ КарНЦ РАН FMEN-2022-0006, а также при финансовой поддержке Гранта Президента РФ для молодых докторов наук МД-5761.2021.1.4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Кабаков Р.И. Р в действии: анализ и визуализация данных в программе. М.: ДМК Пресс, 2016. 580 с.
2. Методические рекомендации по сбору и обработке промысловых и биологических данных по водным биоресурсам Антарктики для российских научных

- наблюдателей в зоне действия Конвенции АНТ-КОМ. М.: ВНИРО, 2014. 103 с.
3. Методические указания по сбору и первичной обработке в полевых условиях материалов по биологии и распределению антарктического криля. М.: ВНИРО, 1982. 102 с.
 4. Морозов Е.Г., Флинт М.В., Орлов А.М. и др. Гидрофизические и экосистемные исследования в атлантическом секторе Антарктики (87-й рейс научно-исследовательского судна “Академик Мстислав Келдыш”) // Океанология. 2022. Т. 62. № 5. С. 825–827.
<https://doi.org/10.31857/S003015742205015X>
 5. Спиридонов В.А., Залота А.К., Яковенко В.А., Горбатенко К.М. Состав популяции и транспорт молоди антарктического криля в районе бассейна Пауэлла (северо-западная часть моря Уэдделла) в январе 2020 г. // Труды ВНИРО. 2020. Т. 181. С. 33–51.
 6. Шутиков В.К., Мاستицкий С.Э. Классификация, регрессия и другие алгоритмы Data Mining с использованием R. [Электронный ресурс]. Адрес доступа: <https://github.com/ranalytics/data-mining> (дата обращения: 26.01 2023 г.).
 7. Anonymous. Scientific Observers Manual. CCAMLR: Hobart, Australia. 2011. P. 1–232.
 8. Bitiutskii D.G., Samyshev E.Z., Minkina N.I., et al. Distribution and demography of Antarctic krill and salps in the Atlantic Sector of the Southern Ocean during austral summer 2021–2022 // Water. 2022. V. 14. Article ID 3812.
<https://doi.org/10.3390/w14233812>
 9. Buchholz F. Moulting cycle and growth of Antarctic krill *Euphausia superba* in the laboratory // Marine Ecology Progress Series. 1991. V. 69. P. 217–229.
 10. Cavan E.L., Belcher A., Atkinson A. et al. The importance of Antarctic krill in biogeochemical cycles // Nature Communications. 2019. Vol. 10. Article ID 4742.
<https://doi.org/10.1038/s41467-019-12668-7>
 11. Clarke A., Tyler P. Adult Antarctic Krill Feeding at Abyssal Depths // Current Biology. 2008. V. 28. P. 282–285.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.01.059>
 12. Cleary A.C., Durbin E.G., Casas M.C., Zhou M. Winter distribution and size structure of Antarctic krill *Euphausia superba* populations in-shore along the West Antarctic Peninsula // Marine Ecology Progress Series. 2016. V. 552. P. 115–129.
<https://doi.org/10.3354/meps11772>
 13. Frey D.I., Krechik V.A., Morozov E.G. et al. Water Exchange between Deep Basins of the Bransfield Strait // Water. 2022. V. 14. Article ID 3193.
<https://doi.org/10.3390/w14203193>
 14. Ikeda T., Dixon P. Observations on moulting in Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana) // Australian Journal of Marine and Freshwater Research. 1982. V. 33. P. 71–76.
<https://doi.org/10.1071/MF9820071>
 15. Johnston N.M., Murphy E.J., Atkinson A. et al. Status, change, and futures of zooplankton in the Southern Ocean // Frontiers in Ecology and Evolution. 2022. V. 9, 624692.
<https://doi.org/10.3389/fevo.2021.624692>
 16. Kane M.K., Yopak R., Roman C., Mendel-Deuer S. Krill motion in the Southern Ocean: quantifying in situ krill movement behaviors and distributions during the late austral autumn and spring // Limnology and Oceanography. 2018. V. 63. Iss. 6. P. 2839–2857.
<https://doi.org/10.1002/lno.11024>
 17. Kasyan V.V., Bitiutskii D.G., Mishin A.V. et al. Composition and distribution of plankton communities in the Atlantic Sector of the Southern Ocean // Diversity. 2022. V. 14. № 11. Article ID 923.
<https://www.doi.org/10.3390/d14110923>
 18. Kawaguchi S., Yoshida T., Finley L. et al. The krill maturity cycle: a conceptual model of the seasonal cycle in Antarctic krill // Polar Biology. 2007. V. 30. P. 689–698.
<https://doi.org/10.1007/s00300-006-0226-2>
 19. Makarov R.R., Denys C.J. Stages of sexual maturity of *Euphausia superba* Dana // BIOMASS Handbook. 1981. Iss. 11. P. 1–13.
 20. Manno C., Fielding S., Stowasser G. et al. Continuous mounting by Antarctic krill drives major pulses of carbon export in the north Scotia Sea, Southern Ocean // Nature Communications. 2020. V. 11. Article ID 6051.
<https://doi.org/10.1038/s41467-020-19956-7>
 21. McBride M.M., Schram Stokke O., Renner A.H.H. et al. Antarctic krill *Euphausia superba*: spatial distribution, abundance, and management of fisheries in a changing climate // Marine Ecology Progress Series. 2021. V. 668. P. 185–214.
<https://doi.org/10.3354/meps13705>
 22. Murphy E.J., Cavanagh R.D., Drinkwater K.F. et al. Understanding the structure and functioning of polar pelagic ecosystems to predict the impacts of change // Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences. 2016. V. 283. Iss. 1844. Article ID 20161646.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1646>
 23. Perry F.A., Atkinson A., Sailley S.F. et al. Habitat partitioning in Antarctic krill: spawning hotspots and nursery areas // PLoS One. 2019. V. 14. Article ID e0219325.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0219325>
 24. Ross R.M., Quetin L.B., Baker K.S. et al. Growth limitation in young *Euphausia superba* under field conditions // Limnology and Oceanography. 2000. V. 45. P. 31–43.
<https://doi.org/10.4319/lo.2000.45.1.0031>
 25. Smith C.R., Mincks S.L., DeMaster D.J. A synthesis of benthopelagic coupling on the Antarctic shelf: food banks, ecosystem inertia and global climate change // Deep Sea. Part II: Topical Studies in Oceanography. 2006. V. 53. Iss. 8–10. P. 875–894.
<https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2006.02.001>
 26. Taki K., Yabuki T., Noiri Y. et al. Horizontal and vertical distribution and demography of euphausiids in the Ross Sea and its adjacent waters in 2004/2005 // Polar Biology. 2008. V. 31. P. 1343–1356.
<https://doi.org/10.1007/s00300-008-0472-6>
 27. Wiedenmann J., Cresswell K., Mangel M. Temperature-dependent growth of Antarctic krill: predictions for a changing climate from a cohort model // Marine Ecology Progress Series. 2008. V. 358. P. 191–202.
<https://doi.org/10.3354/meps07350>
 28. Wood S.N. Generalized additive models: an introduction with R. Chapman, Hall/CRC, 2006. 410 p.

Modeling of the Distribution and Relationship with Abiotic Environmental Factors of Juvenile and Adult Antarctic Krill *Euphausia superba* Based on Actual Hydrophysical Measurements

S. A. Murzina^{a, c, #}, V. P. Voronin^a, D. G. Bitiutskii^{a, b}, A. M. Orlov^{c, d}

^a*Institute of Biology of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russia*

^b*Azov-Black Sea Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (“AzNIIRKH”), Rostov-on-Don, Russia*

^c*Shirshov Institute of Oceanology, Moscow, Russia*

^d*Tomsk State University, Tomsk, Russia*

[#]*e-mail: murzina-svetlana@gmail.com*

The results of statistical processing of the occurrence of krill individuals depending on some environmental factors, based on the actual data of hydrophysical measurements, at the studied stations in the Powell Basin of the Weddell Sea, the Bransfield Strait and Antarctic Sound, as well as off the South Orkney Islands in the austral summer of 2022 are discussed. Data were obtained on the association of the main abiotic environmental factors and their values, which are optimal for juvenile and mature krill individuals, and a number of abiotic environmental factors that affect the distribution of Antarctic krill in the studied region were identified. The results of such statistical modeling are important for monitoring the state of Antarctic ecosystems and their components under changing environmental factors, including current trends in climate change.

Keywords: Antarctic krill *Euphausia superba*, ecological factors, statistical modelling, distribution, Atlantic sector of Antarctic