

Промысловые виды и их биология

УДК 574.62+595.383.1(269.4)+574.34

Состав популяции и транспорт молоди антарктического криля в районе бассейна Пауэлла (северо-западная часть моря Уэдделла) в январе 2020 г.В.А. Спиридонов¹, А.К. Залота¹, В.А. Яковенко², К.М. Горбатенко³¹ Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН (ФГБУН «ИО РАН»), г. Москва² Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН (ФГБУН «ИнБЮМ РАН»), г. Севастополь³ Тихоокеанский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ТИНРО»), г. Владивосток

Представлены данные о распределении и размерной структуре популяции антарктического криля (*Euphausia superba*) в северо-западной части моря Уэдделла (бассейн Пауэлла) и сопредельных районах летом 2020 г. В западной части бассейна Пауэлла и восточной части пролива Брансфилда преобладала молодь криля, которая поступала с водами и дрейфующими льдами из моря Уэдделла. В северо-восточной части бассейна Пауэлла встречался, в основном, взрослый криль. Использование анализа смешанных распределений позволило выделить до 10–9 размерных групп криля. Группы 1–4 соответствуют молоди (средние размеры около 22, 25, 27–28 и 32 мм, соответственно) и могут отражать поступление разных «волн» пополнения популяции криля атлантического сектора Антарктики с водами западной ветви круговорота Уэдделла и присутствие ювенильных особей местного происхождения. Группы 5–7 — промежуточные по размерам (средние размеры в пределах 38–43 мм) и включают, в основном, неполовозрелых особей. Более крупные группы 8–10 составляют половозрелые самки и как половозрелые, так и неполовозрелые самцы. Максимальный средний размер наиболее крупной группы составил около 53 мм. Район Уэдделловского фронта на севере бассейна Пауэлла играет важную роль для стационарирования популяции криля и роста особей, происходящих из разных источников: западной части моря Уэдделла, пролива Брансфилда, южной струи Антарктического циркумполярного течения.

Ключевые слова: антарктический криль, круговорот Уэдделла, Уэдделловский фронт, пролив Брансфилда, популяционная плотность, анализ смешанных распределений, размерные группы.

DOI: 10.36038/2307-3497-2020-181-33-51

ВВЕДЕНИЕ

Антарктический криль (*Euphausia superba* Dana, 1851) — представитель эвфазиевых ракообразных, популяция которого в водах Антарктики создает огром-

ную биомассу, оценки которой находятся в интервале 10^7 – 10^8 т [Siegel, Watkins, 2016]. Высокая агрегированность распределения этих рачков, проявляющаяся в разных пространственных масштабах, позво-

ляет широкому кругу организмов высших трофических уровней эффективно потреблять криль. Таким образом, существование в Антарктике многочисленных популяций целого ряда видов рыб и подавляющего большинства видов морских птиц и млекопитающих полностью зависят от криля как кормового ресурса [Trathan, Hill, 2016]. Со второй половины XX века антарктический криль используется и как промысловый ресурс, добыча которого в настоящее время регулируется Комиссией по сохранению морских живых ресурсов Антарктики (АНТКОМ). В условиях происходящих климатических изменений, которые особенно значительны в районе Антарктического п-ова [Gutt et al., 2015] — важнейшей области концентрирования и промысла криля [Siegel, Watkins, 2016; Сологуб, Бизиков, 2017; Krueger, 2019] остро встаёт вопрос об оценке влияния этих изменений на популяцию криля, прогноза ее динамики и выработке необходимых мер управления промыслом, которые минимизировали бы связанные с ним риски для антарктической экосистемы [Atkinson et al., 2019]. Однако решить этот вопрос без понимания океанографических механизмов поддержания популяции криля невозможно.

И здесь исследователи сталкиваются с парадоксальной ситуацией. Несмотря на трудно обозримое количество публикаций по антарктическому крилю, этой теме не уделяется того внимания, которое она заслуживает. Для района западного побережья Антарктического п-ова и пролива Брансфилда Ф. Зигелем предложена в 1980-х гг. концептуальная модель сезонной динамики популяции криля, с тех пор несколько раз уточнявшаяся автором [Siegel, 1986; 1988; Siegel, Watkins, 2016]. Она объясняет изменения распределения криля в течение года, учитывая такие факторы как разнонаправленные течения в проливе Брансфилда, сезонную изменчивость струйного течения в северной части пролива и миграционную активность взрослого криля. Однако район пролива Брансфилда уникален по своим физико-географическим условиям, и эта модель, очевидно, неприменима для объясне-

ния поддержания популяции криля в масштабах всей Антарктики.

Д. Марр, автор фундаментальной монографии по биологии антарктического криля, в которой обобщен опыт ранних (XIX — первая половина XX века) исследований этого вида, предполагал, что в поддержании популяции криля играет большую роль крупномасштабный круговорот моря Уэдделла [Marr, 1962]. По его представлениям, основанным на концепции «подъёма личинок в ходе развития» (developmental ascent) и меридионального транспорта ранних стадий развития *E. superba* к югу, личинки криля в массе концентрируются в поверхностных и подповерхностных слоях в области Антарктического Прибрежного течения (АПТ; во времена Марра называемого «Течение Восточных ветров»). Это течение, составляющее южную и западную ветви круговорота моря Уэдделла, выносит развивающуюся молодую генерацию криля вдоль восточного побережья Антарктического п-ова на север. Далее, северная ветвь круговорота (Уэдделловский дрейф) транспортирует молодь криля вдоль зоны контакта вод моря Уэдделла и Антарктического циркумполярного течения (АЦТ; ранее называемое «Течение Западных ветров»). Здесь криль достигает зрелости и размножается.

Концепция транспорта криля в системе круговорота Уэдделла была впоследствии существенно модифицирована с более выраженным акцентом на горизонтальный транспорт личинок и взрослых особей [Everson, 1976; Масленников, 1980; Латогурский и др., 1990; Siegel, Watkins, 2016]. Была выявлена сложная картина распределения криля в восточной части круговорота, важным источником для транспорта криля в южной и западной ветви признана область размножения *E. superba* в области АПТ в море Лазарева и юго-восточной части моря Уэдделла [Siegel, 2012], а в качестве механизмов переноса личинок и молоди стал рассматриваться не только перенос течениями, но и движение вместе с дрейфом ледяных полей, обеспечивающих криль пищей (ледовыми водорослями) и защитой от хищников [Spiridonov, 1996]. Западная часть моря Уэд-

делла, через которую проходит дрейф личинок и молоди криля, появившихся на свет в юго-восточной части моря, отличается суровыми ледовыми условиями и коротким, весьма изменчивым от года к году сезоном открытой воды. Питания одними ледовыми водорослями в течение длительного времени переноса рачков с дрейфующими льдами запада моря Уэдделла недостаточно для эффективного роста и развития криля [Melnikov, Spiridonov, 1996]. Поэтому можно ожидать, что с водами АПТ на северо-запад моря Уэдделла будет регулярно поступать мелкая молодь *E. superba*, рост и развитие которой длительное время проходило подо льдом. Указания на поступление такой молоди в район оконечности Антарктического п-ова и пополнения ей субпопуляции криля пролива Брансфилда имеются в работах 1980-х гг. [Спиридонов, 1987; Siegel, 1986], но в дальнейшем исследований в этом направлении не проводилось. Насколько это поступление локализовано, ежегодно и массово остается невыясненным.

В северо-западной части моря Уэдделла к востоку от пролива Брансфилда лежит обособленный от основной абиссальной котловины моря Уэдделла глубоководный бассейн Пауэлла. Здесь развита циклоническая циркуляция, а вдоль подводных поднятий, ограничивающих бассейн с севера, располагается Уэдделловский фронт [Heywood et al., 2004]. Бассейн Пауэлла, где отмечено концентрирование *E. superba* [Kasatkina et al., 2004; Siegel et al., 2004; Siegel, Watkins, 2016], может быть тем районом, где накапливается криль, выносимый из западной части моря Уэдделла. Для того, чтобы проверить предположения о транспорте криля из круговорота Уэдделла к оконечности Антарктического п-ова и в бассейн Пауэлла в 79-м рейсе НИС «Академик Мстислав Келдыш» [Морозов и др., 2020 а], в этом районе проведено исследование распределения и размерного состава *E. superba*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследований. Работы на 2-м этапе 79-й экспедиции НИС «Академик Мстислав Келдыш» выполнены в проливах

Брансфилда и Антарктик, в бассейне Пауэлла, на ограничивающих его с севера подводных поднятиях и на шельфе Южных Оркнейских о-вов в период с 21 января по 3 февраля 2020 г. (рис. 1). На севере пролива Брансфилда в области глубоководной котловины развито струйное течение, направленное на северо-восток; южнее на шельфе Антарктического п-ова распространяются воды уэдделломорского происхождения [Полюяктов и др., 1983; Clowes, 1934; Loeb, 2007; Loeb, Santora, 2015]. Для района бассейна Пауэлла и окружающих его подводных поднятий (шельфа и банок в восточной части пролива Брансфилда, хребта Филипп и Южно-Оркнейского плато; см. рис. 1) характерно наличие двух основных типов структуры вод. Воды, поступающие из западной части моря Уэдделла вместе с дрейфующим льдом и большим количеством айсбергов (шельфовые воды моря Уэдделла), подвергаются перемешиванию на подводных поднятиях. В результате формируется слабо стратифицированная вертикальная структура, в которой только поверхностный слой может отличаться от нижележащих благодаря своему прогреву и некоторому распреснению, а глубинный максимум температуры не выражен. Воды собственно бассейна Пауэлла соответствуют водам круговорота Уэдделла и имеют характерную стратификацию с четко выраженным подповерхностным минимумом и глубинным максимумом температуры, не превышающим, однако 0,5 °С [Морозов и др., 2020 б].

В начале января дистанционные данные по дрейфующим льдам указывали на стационарирование мощного ледового массива в районе подводного порога, отделяющего бассейн Пауэлла от основной части моря Уэдделла. Южная часть предполагаемого района исследований оказалась, таким образом, недоступна. Попытка достичь точки на шельфе к северо-востоку от оконечности Антарктического полуострова, с которой предполагалось начать разрез через бассейн Пауэлла на северо-восток, не удалась из-за встречи с кромкой дрейфующих льдов, оказавшейся восточнее, чем можно было судить по спутниковой информации. Поэтому пер-

вая комплексная станция (6596) на полигоне бассейна Пауэлла была выполнена у кромки дрейфующих льдов в восточной части пролива Брансфилда. Спустя две недели ледовый массив по-прежнему присутствовал в юго-западной части бассейна Пауэлла и завершавшая работы в этом районе ст. 6620 была также выполнена у кромки льда (рис. 1).

Сбор проб. Пробы макропланктона были отобраны сетью Бонго (диаметр входного отверстия 60 см, ячея 500 мкм). Сеть была оснащена миниCTD-зондом и датчиком пройденного пути. Облов проводился при правой циркуляции судна (радиус циркуляции — 1,1 кабельтов) на скорости 2 узла до расчётной глубины 200 м. Расчёт вытравленного троса (L) проводился по эмпирически подобранной формуле:

$$L = 200 / \cos \alpha - 20,$$

где α — угол отклонения троса от вертикали.

При невозможности по погодным условиям проводить лов на циркуляции проводился косой лов на скорости 2 узла до расчётной глубины 200 м. Расчёт вытравленного троса (L) проводился по формуле:

$$L = 200 / \cos \alpha.$$

Скорость подъёма сети 1 м/с. Данные по ловам сетью Бонго представлены в табл. 1.

Криль из улова обоих сетных конусов Бонго использовали для биологического анализа и проведения специальных исследований его трофического статуса, биоаккумуляции и популяционно-генетических исследований. Извлеченных из улова сети Бонго рачков фиксировали формалином (концентрация 6%) для последующего биологического анализа (отмечая сколько экземпляров было в каждом лове). На ряде станций часть пробы была промерена, проанализирована свежей и использована для изотопного, геохимического и популяционно-генетического анализа. Данные промера и биоанализа этих выборок добавляли к данным фиксированной части пробы. Плотность популяции криля рассчитывали для обловленного слоя (примерно соответствующего верхнему 200-ме-

тровому слою; точные данные о нижней границе слоя и объёму профильтрованной воды, см. табл. 1) на 1000 м³.

Для качественного отбора проб макропланктона и нектона и получения представительных проб для изучения размерного состава криля использовали трал Айзекса-Кидда в модификации Самышева и Асеева (РТАКСА). Площадь раскрытия трала 6 м², дель 4 мм, газ в кутце 500 мкм. Трал был оснащён миниCTD-зондом и датчиком пройденного пути. Траления проводились до разных глубин, перекрывавших верхний 200-метровый слой, на скоростях 2,5–3 узла методом косога лова. Скорость подъёма трала 0,7 м/с. Данные по траловым ловам, из которых брали пробы криля биологического анализа, представлены в табл. 2.

Для исследования многочисленных проб криля из РТАКСА пробы пропорционально делили с помощью делителя Фолсома, анализируя на борту от 1/4 до 1/12 части общей пробы. Все сборы криля из уловов трала фиксировали формалином, бортовой биологический анализ части отобранной части пробы проводили после фиксации.

На ст. 6620 по ледовым условиям не удалось выполнить ловы сетью Бонго и РТАКСА. Однако значительное количество моллюды криля было поймано сетью Джели (диаметр входного отверстия 0,1 м² газ номер 38) с горизонтов 200–50 м и 50–0 м. Скорость подъёма сети 1 м/с. Данные этого лова были использованы для расчёта плотности популяции криля и сопоставления с данными, полученными с помощью сети Бонго (рис. 1).

Обработка проб. Биологический анализ проб криля включал промер (по стандарту АНТКОМ от внешнего края глаза до конца тельсона) [CCAMLR, 2011] и определение стадии зрелости [по схеме Makarov, Denys, 1981].

Материал траловых уловов и наиболее многочисленные пробы из уловов сети Бонго (ст. 6589 и 6596) использован для оценки размерной структуры популяции с помощью разделения смешанного распределения на нормально распределенные группы, выполненного с использованием пакета программного обеспечения PaST [Hammer,

Таблица 1. Плотность популяции, биомасса и доля молоди (стадия I) антарктического криля по данным ловов сети Бонго в слое, примерно соответствующем 0–200 м (на относительно мелководных прибрежных ст. 0–50 м) в проливе Брансфилда и северо-западной части моря Уэдделла в январе 2020 г.

Станция	Дата	Широта	Долгота	Глубина лова	Плотность (экз/1000 м ³)	Доля молоди	Биомасса (г/1000 м ³)
6587	20.01.2020	62° 33.960	59° 31.230	220	5	0	16,0
6589	21.01.2020	62° 36.052	59° 30.164	223	47	40	63,0
6591	21.01.2020	62° 40.091	59° 21.343	237	19,3	0	26,9
6593	21.01.2020	62° 54.062	58° 53.036	212	0	0	0
6594	21.01.2020	63° 02.098	58° 35.586	116	0	0	0
6595	21.01.2020	63° 09.993	59° 20.912	54	0	0	0
6596	22.01.2020	62° 23.739	54° 43.881	210	888,3	98	496,3
6597	23.01.2020	60° 57.440	53° 39.426	220	23,5	15	24,6
6598	24.01.2020	61° 01.676	53° 11.614	196	12,9	0	53,8
6599	24.01.2020	61° 22.469	52° 01.386	223	7,2	0	3,1
6600	24–25.01.2020	61° 28.880	51° 56.782	172	3,3	0	7,0
6601	25.01.2020	60° 54.258	51° 21.392	234	0	0	0
6602	25.01.2020	61° 01.947	50° 52.291	219	27,8	9	63,5
6603	25.01.2020	61° 04.149	50° 13.951	257	18,4	0	85,8
6604	26.01.2020	61° 06.279	49° 41.808	242	0	0	0
6607	27.01.2020	61° 45.149	48° 46.233	216	0	0	0
6608	28.01.1900	61° 13.042	48° 27.717	205	0	0	0
6609	28.01.2020	60° 32.934	48° 10.223	265	3,4	0	1,6
6614	29.01.2020	60° 53.657	45° 34.949	265	3,1	20	1,8
6618	31.01.2020	60° 59.215	50° 00.866	235	6,4	30	18,8
6619	01.02.2020	62° 20.527	53° 13.438	269	28,7	100	14,9
6622	02–03.02.2020	63° 10.636	56° 58.876	55	0	100	0
6625	03.02.2020	63° 29.030	56° 32.986	296	3,4	0	0,5
6627	03.02.2020	63° 23.297	56° 39.634	261	0	0	0
Медианное значение					4,2	0	1,7

Таблица 2. Соотношение молоди (стадия I), самцов и самок *E. superba* на стадиях зрелости II (созревающие) и III (половозрелые) [по Макаров, Denys, 1981] в уловах РТАКСА и сети Бонго (только ст. 6589) в проливе Брансфилда районе бассейна Пауэлла в январе 2020 г. В скобках — доля данной группы по отношению к общему количеству особей данного пола

Станция	Дата	Широта южная	Долгота западная	Молодь		Самцы, %			Самки, %		n
				I, %	II	III	II	III			
6589	21.01.2020	62° 36.05'	59° 30.16'	40	21 (53,5)	18 (46,5)	7 (10)	14 (90)	66		
6597(1)	23.01.2020	60° 53.37'	53° 52.87'	12	25,5 (91)	2,5 (9)	2,5 (4)	57,5 (96)	140		
6597(2)	23.01.2020	60° 53.37'	53° 52.87'	51	8 (100)	0	18 (44)	23 (56)	137		
6601(1)	24–25.01.2020	60° 54.42'	51° 20.62'	4	33 (63)	19,5 (37)	2 (4,5)	41,5 (95,5)	53		
6601(2)	25.01.2020	60° 56.95'	51° 08.05'	8	21 (54)	17 (46)	2 (4)	52 (96)	97		
6607	27.01.2020	61° 41.07'	48° 47.07'	7	21 (60,5)	14 (39,5)	1,5 (3)	56,5 (97)	116		
6617	31.01.2020	61° 06.40'	49° 28.80'	9	13 (39)	20 (61)	1,5 (3)	56,5 (97)	133		
6619	01.02.2020	62° 18.89'	53° 09.06'	77	5 (75)	2 (25)	7 (44)	9 (56)	61		
6614/15	29.01.2020	60° 53.46'	45° 33.46'	47	23,5 (85,5)	4 (14,5)	10 (42)	15,5 (58)	173		

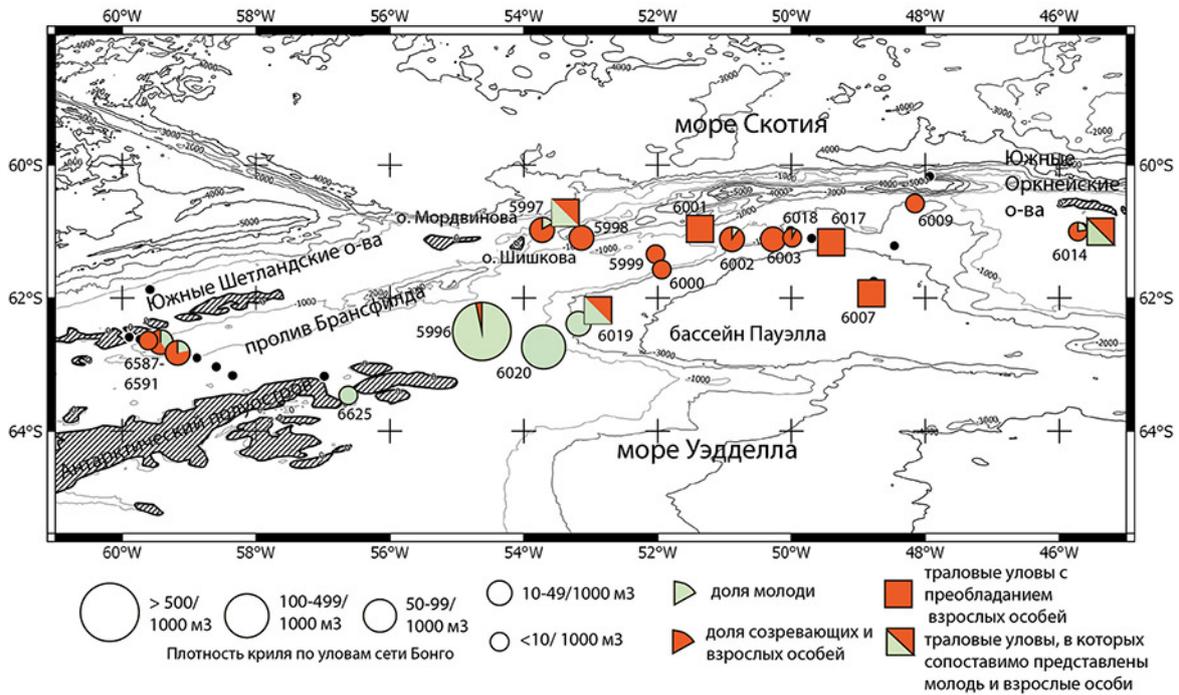


Рис. 1. Распределение антарктического криля и соотношение молоди (стадия I [Makarov, Denys, 1981]) и неполовозрелых и взрослых особей (стадии II–III), рассматриваемых вместе, в проливе Брансфилда и северо-западной части моря Уэдделла по данным ловов сети Бонго и тралом Айзекса-Кидда (РТАКСА) 16 января — 2 февраля 2020 г. Указаны номера только тех станций, где криль присутствовал в уловах сети Бонго и РТАКСА (кроме ст. 6020, где оценка плотности молоди криля дана по уловам сети Джели)

2018]. Для выявления наиболее пригодной модели были использованы показатели критерия Акаике [Akaike, 1984] и параметр логарифмического правдоподобия (\log likelihood). Расчеты были выполнены с 50-кратной повторностью для выявления наиболее стабильного результата.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Сборы антарктического криля сетью Бонго в слое 0–200 м отражают фоновую плотность рачков (вне больших скоплений и участков высокой концентрации). В январе 2020 г. она варьировала от 0 до 888 экз/1000 м³. Однако такая максимальная плотность была характерна только для молоди в восточной части пролива Брансфилда у кромки распространившегося туда ледового массива из западной части моря Уэдделла (ст. 6596; рис. 1; табл. 1). Сходная по порядку величина (225 экз/1000 м³) была получена для ст. 6620 в районе северо-восточного континентального склона Антарктического п-ова (также у края указан-

ного ледового массива) по данным ловов сети Джели, куда во всех проведенных ловах попала молодь криля. В западной части бассейна Пауэлла (в районе подножия континентального склона) плотность молоди (в удалении от кромки ледяного массива на несколько десятков миль) оказалась на порядок меньше (ст. 6619; рис. 1).

В зоне струйного течения в северной части пролива Брансфилда плотность криля составила 0–47 экз/1000 м³, популяция была представлена как молодью, так и неполовозрелыми и взрослыми особями (табл. 1, 2). В центральной части пролива Брансфилда и проливе Антарктик плотность криля была низкой (0–3,4 экз/1000 м³), там была встречена только молодь. В зоне подводных поднятий, ограничивающих бассейн Пауэлла с севера (ст. 6597–6603, 6609), плотность криля составляла 0–27,8 экз/м³. При этом ловы сетью Бонго на некоторых станциях в глубоководной котловине Пауэлла (ст. 6604, 6608), не дали уловов криля, однако данные тралений РТАКСА и донного трала Сигсби, а также зна-

чительная концентрация китообразных и ластоногих, потребляющих криль, указывали на присутствие концентраций рачков. Доля молодежи в глубоководной части бассейна Пауэлла и к северу от него была незначительна везде, за исключением ст. 6597 к северо-востоку от о. Шишкова (Кларенс) (рис. 1; табл. 1, 2).

Биомасса криля, оценённая по данным ловов сети Бонго, варьировала от 0 до 496 г/1000 м³ (на ст. 6596 у кромки ледового массива из северо-западной части моря Уэдделла), обычно не превышая 100 г/1000 м³. Медианное значение составило 1,7 г/1000 м³ (табл. 1).

Упрощенное (без дробного подразделения основных групп стадий II и III) соотношение половозрелых и созревающих особей криля представлено в табл. 2. Среди самцов половозрелые особи (II) в большинстве случаев преобладали над половозрелыми (III), единственным исключением была ст. 6617 в бассейне Пауэлла. У самок наблюдалась обратная картина — преобладали половозрелые особи; только в улове одного из двух тралений на ст. 6597 (к северо-востоку от о. Шишкова) и в западной части бассейна Пауэлла половозре-

лые и неполовозрелые самки имели сходную представленность.

Характерные пробы, отражающие состав популяции криля в водах различного океанографического режима (рис. 2), были проанализированы с помощью анализа смешанных распределений. Анализ позволил выявить 10 размерных групп, каждая из которых была представлена в более, чем одном районе и характеризовалась близкими (+ 1–2 мм) оценками среднего размера. Примеры групп показаны на рис. 3, их статистические характеристики — в табл. 3. Группы 1–4 представлены исключительно молодью с размерами от 20 до 35 мм. Незначительно представленная группа 1 включала наиболее мелких особей со средними размерами около 22 мм, которые встречались только в проливе Брансфилда и севернее о. Шишкова. Наибольшее количество групп молодежи (2–4) отмечено на ст. 6596 в водах моря Уэдделла, распространяющихся в юго-восточную часть пролива Брансфилда. Здесь преобладали мелкая молодежь группы 2 со средними размерами 25,2 мм и перекрывающаяся с ней несколько более крупная группа 3 со средними

Таблица 3. Средние величины и стандартные отклонения (в скобках) размерных групп *E. superba* в проливе Брансфилда и северо-западной части моря Уэдделла в январе 2020 г., оцененные методом анализа смешанных распределений. Ст. — станция; НВ — группа не выявлена

Район	Ст.	Размерные группы								
		1	2	3	4	5	6	7	8	9
Пролив Брансфилда	6589	22,6 (1,40)	НВ	27,7 (1,78)	НВ	НВ	40,2 (2,60)	НВ	НВ	48,3 (3,00)
	6596	НВ	25,2 (1,40)	27,4 (2,68)	32,1 (3,80)	НВ	НВ	НВ	НВ	НВ
СЗ бассейна Пауэлла	6619	НВ	24,9 (2,71)	НВ	НВ	35,3 (3,68)	40,4 (0,53)	НВ	НВ	48,8 (2,08)
	6607	НВ	НВ	НВ	НВ	36,1 (2,04)	40,4 (0,53)	НВ	46,1 (2,60)	50,2 (2,83)
Бассейн Пауэлла	6617	НВ	НВ	НВ	НВ	35,9 (0,75)	39,9 (1,44)	НВ	45,3 (2,12)	50,0 (0,65)
	6597 (1+2)	21,3 (0,46)	НВ	27,7 (1,83)	НВ	37,3 (2,54)	НВ	НВ	46,0 (2,51)	НВ
Поднятия к СЗ от бассейна Пауэлла	6601 (1+2)	НВ	НВ	29,5 (0,50)	НВ	НВ	НВ	43,9 (1,38)	46,5 (5,10)	НВ
Ю. Оркнейские о-ва шельф	6614	НВ	НВ	НВ	32,2 (2,04)	НВ	41,6 (4,56)	НВ	НВ	НВ

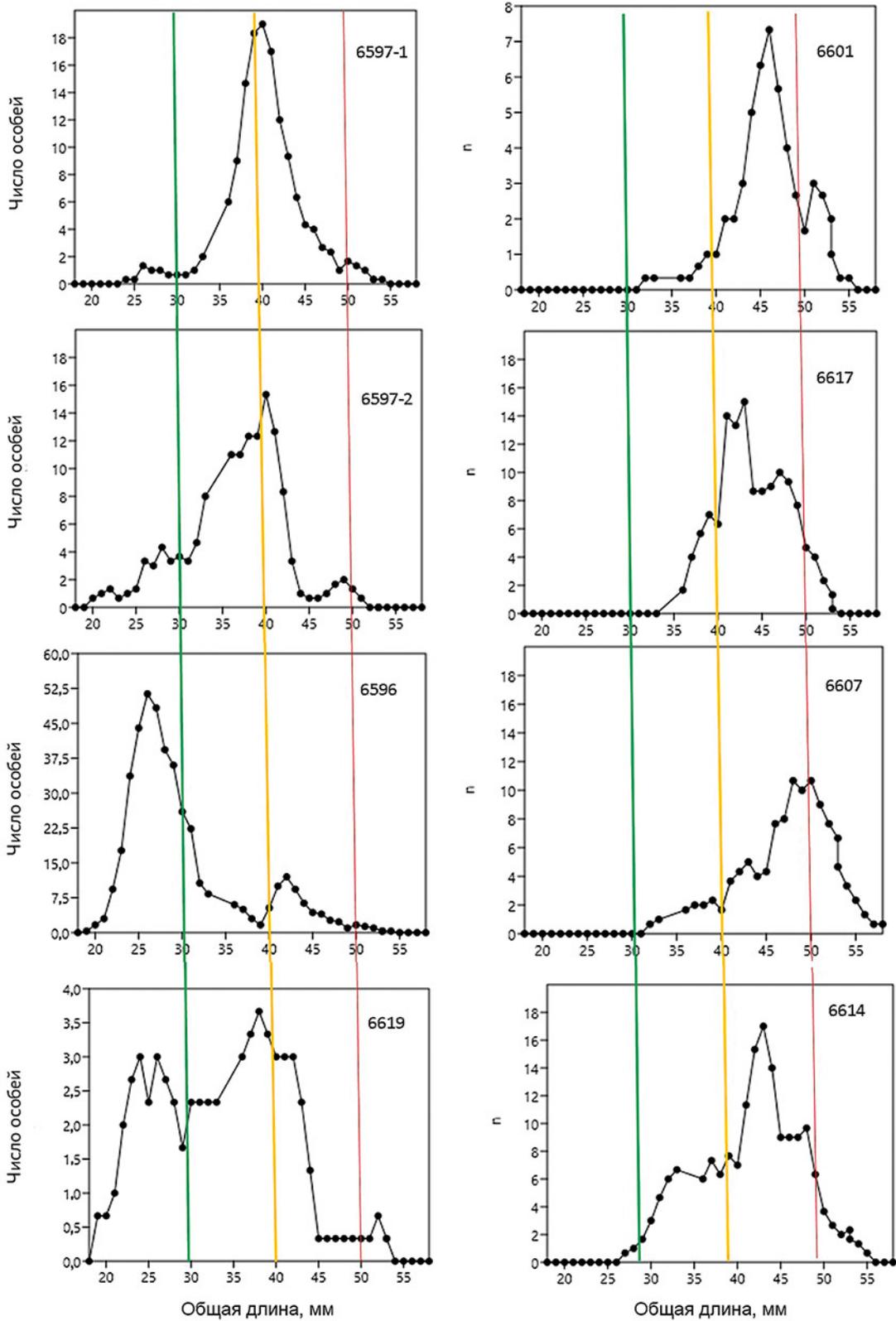


Рис. 2. Размерный состав антарктического криля в уловах сети Бонго и РТАКСА на отдельных станциях в северо-западной части моря Уэдделла в январе 2020 г. Графики построены методом скользящего осреднения частот. Цветные линии включены для удобства ориентации в размерной шкале

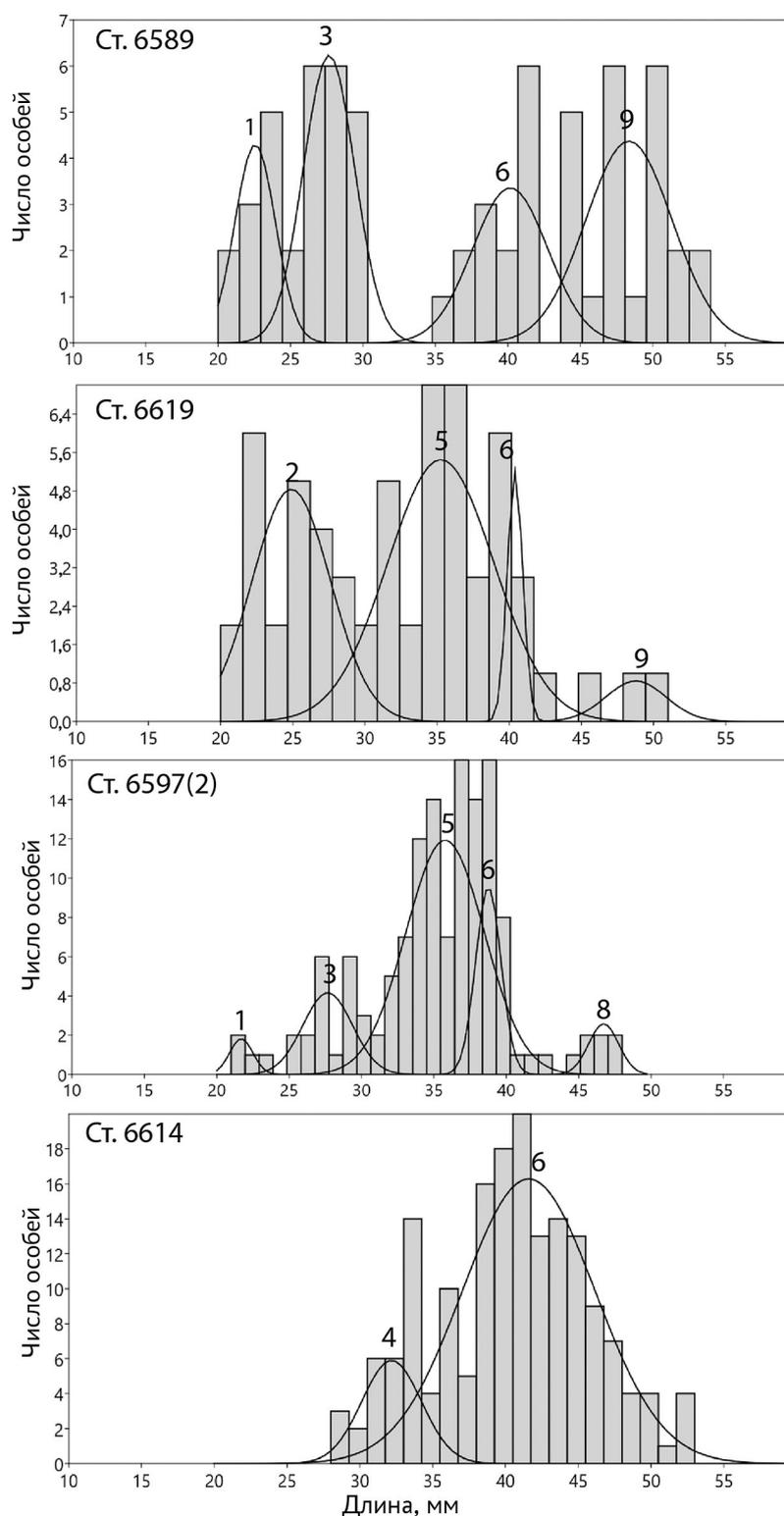


Рис. 3. Примеры разложения смешанного распределения размеров антарктического криля на отдельных станциях на группы с нормальным распределением. Номера групп соответствуют табл. 3

размерами 27,4 мм; модальные размеры молоди криля составляли 26 мм. Группа 3 была основной группой молоди в западной части бассейна Пауэлла, встречаясь также в других районах. Более крупная молодь группы 4 со средними размерами около 32 мм присутствовала также в восточной части бассейна Пауэлла и на шельфе Южных Оркнейских о-вов.

Группы более крупных особей со сходными характеристиками в большинстве случаев выделялись как при анализе общих размерных рядов, так и по отдельности для самцов и самок. Промежуточные группы 5 и 6, состояли, в основном, из неполовозрелых самок и самцов стадии II (с заметными, но недоразвитыми внешними половыми структурами — теликумом и петазмой). В бассейне Пауэлла и севернее о. Шишкова была представлена группа 5 (средние размеры 35,5–36,0 мм), а группа 6 (средние размеры около 40 мм) встречалась практи-

чески повсеместно. Она составляла основную часть популяции в районе подводных поднятий севернее о. Шишкова и на шельфе Южных Оркнейских о-вов (табл. 3; рис. 2, 3: ст. 6597, 6614). Отдельные самки в данной группе достигали половозрелости (стадия III). Группа 7 была близка по размеру и составу к промежуточной группе, но включала несколько более крупных особей (около 43 мм) и выделялась редко (табл. 3).

Группа 8, одна из двух основных групп взрослых особей (половозрелые самки и значительная часть самцов на стадиях группы III, но с меняющейся от места к месту долей неполовозрелых самцов стадий ПА2-ПА3) имела средние размеры около 45–46 мм. Она встречалась, в основном, в восточной части бассейна Пауэлла и в районе подводных поднятий, ограничивающих его с севера (табл. 3; рис. 2, 3: ст. 6597, 6601, 6607, 6617). В районе шельфа Южных Оркнейских о-вов эта группа выделялась только при

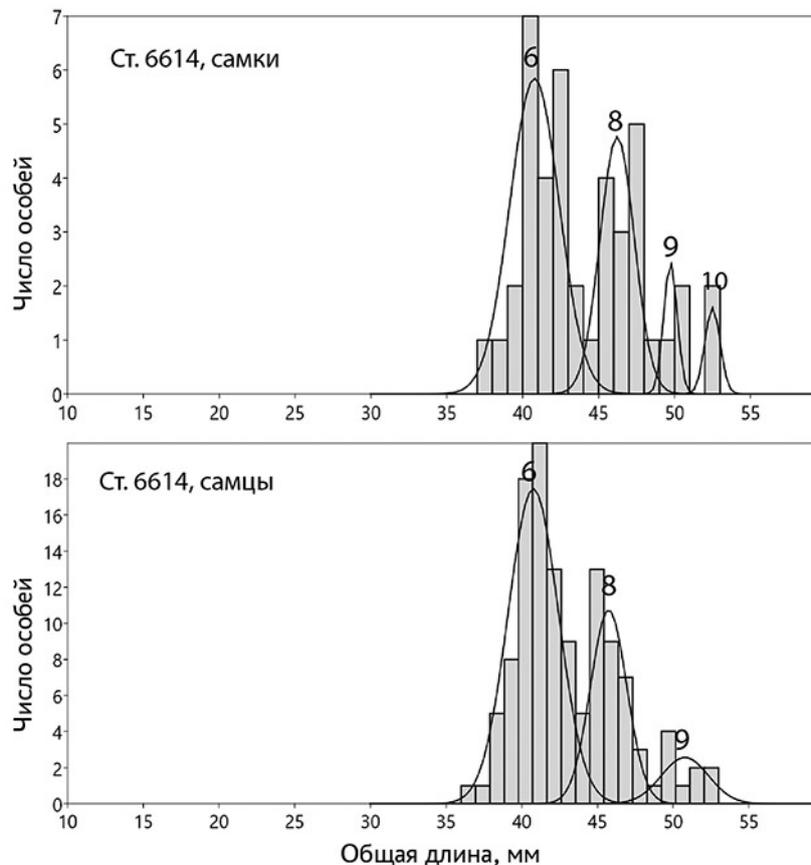


Рис. 4. Размерные группы самок и самцов *E. superba* на шельфе Южных Оркнейских о-вов в январе 2020 г.

раздельном анализе самцов и самок (рис. 4). Группа крупных особей 9 (средние размеры около 48–50 мм, преимущественно половозрелые особи на стадиях группы III) была, как и промежуточная группа 6, распространена практически повсеместно (табл. 3; рис. 2, 3). Её не удалось выделить методом анализа смешанных распределений только на ст. 6596, где резко доминировала молодь. Группа 9 в особенности преобладала в восточной части бассейна Пауэлла (рис. 2; ст. 6607). Группа (10) наиболее крупных особей со средними размерами более 53 мм и максимальными до 58 мм (на ст. 6607, см. рис. 2) выделялась на нескольких станциях на севере и востоке исследованного района и преимущественно среди самок (рис. 4).

ОБСУЖДЕНИЕ

Наблюдаемая картина распределения размерных групп антарктического криля указывает на преимущественно раздельное обитание возрастных групп *E. superba*, феномен, отмеченный еще классиками исследования криля [Magr, 1962] и многократно подтвержденный последующими исследованиями [Макаров, 1970; 1980; Козлов и др., 1983; Спиридонов, 1987; Brinton, Antezana, 1984; Siegel, 1986; Siegel et al., 1990; Siegel, Watkins, 2016]. В западной части бассейна Пауэлла присутствует молодь криля, транспорт которой, очевидно, может быть связан только с водами и дрейфующими льдами из моря Уэдделла. Молодь криля обнаружена также в северной части пролива Брансфилда и над поднятием к северу от о. Шишкова. Связь происхождения этих особей с теми или иными водами невозможно установить с определенностью. Молодь, переносимая струйным течением пролива Брансфилда, могла происходить из района западного побережья Антарктического п-ова, который является одним из источников эпизодического пополнения популяции криля Атлантического сектора Антарктики [Спиридонов, 1987; Quetin, Ross, 2003]. Однако нельзя исключить и того, что ювенильный криль был захвачен этим течением при его взаимодействии с расположенными южнее водами, движущимися из моря Уэдделла

[Loeb, 2007; Siegel, Watkins, 2016]. В район о-вов Мордвинова и Шишкова молодь криля может попадать как из пролива Брансфилда, так и с водами уэдделломорского происхождения, выносимыми к востоку от этих островов [Loeb, Santora, 2015]. Наличие в западной части бассейна Пауэлла нескольких размерных групп молоди с последовательно уменьшающимися размерами может служить указанием на несколько «волн» поступления молоди с водами западной ветви круговорота моря Уэдделла. Группы рачков с более мелкими размерами (1–3) скорее всего связаны с более длительным переносом подо льдом, в то время как для молоди 4-й группы можно предполагать более длительное обитание в лучших для роста условиях краевой ледовой зоны (более ранний вынос в район бассейна Пауэлла или местное происхождение). Подтверждением таких «волн» поступления молоди из моря Уэдделла является неоднократная регистрация появления очень мелкой (до 25 мм) молоди криля в восточной части пролива Брансфилда в осенний период [Спиридонов, 1987; Brinton, Antezana, 1984; Siegel, 1986].

Полученные нами данные (рис. 1) указывают, что основной вынос молоди из западной части моря Уэдделла происходит в западную часть бассейна Пауэлла и восточную часть пролива Брансфилда. Признаков массового поступления молоди из моря Уэдделла в восточную часть бассейна Пауэлла мы летом 2020 г. не обнаружили. Однако пространственно-временная изменчивость процессов транспорта молоди криля в районе бассейна Пауэлла неизвестна: в другие годы и сезоны молодь в восточной части бассейна Пауэлла присутствовала [Siegel et al., 1990]. Сравнение с литературными данными [Козлов и др., 1983] показывает, что размеры крупной молоди 4-й группы, обнаруженной в январе 2020 г. на шельфе Южных Оркнейских о-вов, соответствуют модальным и средним размерам молоди, регистрируемым в летний сезон в районе фронтальной зоны, отделяющей воды южной струи АЦТ от вод моря Уэдделла (т. н. вторичная фронтальная зона [Масленников, 1980, 2003], или Южный фронт АЦТ [Orsi et

al., 1995]). Таким образом, эта группа молодки могла происходить от нереста криля в северной части бассейна Пауэлла, на границе морей Уэдделла и Скотия и в районе самих о-вов, где регулярно обнаруживаются ранние личиночные стадии, но значительная часть которых переносится в соответствии с преобладающими направлениями течений на восток-северо-восток [Marr, 1962; Макаров, Меньшенина, 1989; Schaafsma et al., 2016].

Неполовозрелый и взрослый криль в глубоководной части бассейна Пауэлла имеет весьма сложный размерный состав — с двумя промежуточными размерными группами и двумя группами крупных особей. Учитывая преобладающую баротропную циркуляцию вод в данном бассейне с движением вод по часовой стрелке и формирование системы вихрей Уэдделловского фронта на поднятиях, ограничивающих бассейн Пауэлла на севере [Морозов и др., 20020 б; Heywood et al., 2004], можно предположить следующее. Молодь *E. superba*, вынесенная западной ветвью круговорота Уэдделла, постепенно переносится на северо-восток и восток в бассейне Пауэлла, стационарируясь на то или иное время в мезомасштабных вихрях Уэдделловского фронта. Перемещение отдельных стай и агрегаций криля происходит очень неравномерно, на него оказывают влияние мезомасштабные океанографические процессы [Макаров и др., 1980; Чурин, 2017], динамика дрейфующих льдов и краевой ледовой зоны и поведение стай криля [Melnikov, Spiridonov, 1996; Tarling, Fielding, 2016; Schaafsma et al., 2016]. Так или иначе, по мере переноса и стационарирования, на которое накладывается собственное перемещение стай криля, происходит рост и развитие рачков. Таким образом, промежуточные размерные группы 5 и 6 и близкие к ним, скорее всего, представляют собой результат роста разных групп молодки, поступивших в течение прошлого летнего сезона из моря Уэдделла, и молодки, происходящей от нереста криля на границе морей Скотия и Уэдделла.

На системе поднятий, протянувшейся от о-вов Мордвинова и Шишкова до Южно-

Оркнейского плато, где развивается мезомасштабная циркуляция, присутствует разновозрастная популяционная группировка криля, формирующаяся за счёт смешения рачков из популяционной группировки, переносимой водами южной струи АЦТ, концентраций криля из пролива Брансфилда (которые в свою очередь «подпитываются» молодью уэдделломорского происхождения) [Полуяктов и др., 1983; Спиридонов, 1987; Loeb, Santora, 2015] и популяционной группировки бассейна Пауэлла, в значительной степени формирующейся за счёт поступающей с водами моря Уэдделла молодки.

Оценка возраста выявляемых групп сталкивается с определёнными затруднениями. Со времён классических работ по росту и созреванию антарктического криля молодки с неразвитыми внешними половыми признаками принято приписывать возраст около одного года (1+) [Bargmann, 1945; Ivanov, 1970; Mackintosh, 1972]. Однако дрейф личинок криля подо льдом в южной и западной частях круговорота Уэдделла может продолжаться дольше года, а развитие существенно замедляться [Melnikov, Spiridonov, 1996]. Поэтому вопрос о возрасте молодки, выносимой к оконечности Антарктического п-ова западной ветвью круговорота, не столь очевиден. Промежуточные группы, несомненно, старше групп молодки, по крайней мере, на 1 год (минимальный возраст 2+), а группы крупных половозрелых особей имеют возраст 3+ и старше. Нужно признать, что в оценке возраста групп антарктического криля в природе, исследователи не существенно продвинулись с конца 1980-х гг., когда стала очевидна очень высокая изменчивость скорости роста рачков, появилась, а потом разбилась о методические сложности надежда использовать физиологические маркеры возраста — липофусцины [Спиридонов, 1987; Reiss, 2016]. Новая перспектива в этой области связана с использованием недавно открытых возможных регистрирующих структур стебельков глаз ракообразных [Kilada et al., 2017]. Выявленные в бассейне Пауэлла размерные группы криля — удоб-

ный объект для проверки и развития этой методики.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предварительный анализ собранных данных о распределении и размерном составе криля в районе бассейна Пауэлла летом 2020 г. подтверждает гипотезу о существенной роли переноса молоди криля в западной части круговорота Уэдделла в пополнении популяции криля атлантического сектора Антарктики. Основной вынос молоди наблюдался к востоку — северо-востоку от оконечности Антарктического п-ова. Северная и восточная часть бассейна являются районом, где стационарируется, растёт и созревает криль, имеющий в значительной степени уэдделломорское происхождение.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем искреннюю признательность капитану Л.В. Сазонову и экипажу НИС «Академик Мстислав Келдыш» и нашим коллегам по экспедиции за помощь и слаженную работу в рейсе. Мы благодарны рецензенту за замечания, высказанные к рукописи. Работа выполнена в рамках темы государственного задания ИО РАН 0128–2019–0008, темы государственного задания ИнБЮМ РАН АААА-А19–119100290162–0 и Соглашения о намерениях по сотрудничеству в научно-исследовательской деятельности между ИО РАН и ВНИРО от 07.08.2018.

ЛИТЕРАТУРА

- Козлов А.Н., Лукашева Т.А., Масленников В.В., Спиридонов В.А., Юданов К.И. 1983. Гидрологические условия, распределение и биологическое состояние криля в южной части моря Скотия // Антарктический криль. Особенности распределения и среда. М.: Лёгкая и пищевая пром-ть. С. 85–99.
- Латогурский В.И., Маклыгин Л.Г., Федотов А.С., Макаров Р.Р., Солянкин Е.В. 1990. Распределение и особенности популяционной структуры *Euphausia superba* Dana в районе круговорота Уэдделла и в сопредельных водах // Исследования круговорота Уэдделла. Океанографические условия и особенности развития планктонных сообществ. М.: ВНИРО. С. 183–206.
- Макаров Р.Р. 1970. О раздельном существовании возрастных групп антарктического криля // Инф. Бюлл. Советской Антарктической экспедиции. Вып. 77. С. 123–128.
- Макаров Р.Р. 1980. Изучение состава популяции антарктического криля // Биологические ресурсы антарктического криля. М.: ОНТИ ВНИРО. С. 89–113.
- Макаров Р.Р., Масленников В.В., Солянкин Е.В., Шевцов В.В. 1980. Особенности количественного распределения и условия образования скоплений *Euphausis superba* Dana на примере некоторых районов атлантического и тихоокеанского секторов Южного океана // Биологические ресурсы антарктического криля. М.: ОНТИ ВНИРО. С. 114–145.
- Макаров Р.Р., Меньшенина Л.Л. 1989. Общие черты распределения личинок эвфаузиид в водах Антарктики // Океанология. Т. 29. Вып. 5. С. 825–831.
- Масленников В.В. 1980. Современные представления о крупномасштабной циркуляции вод Антарктики и пути массового дрейфа криля // Биологические ресурсы антарктического криля. М.: ОНТИ ВНИРО. С. 8–25.
- Масленников В.В. 2003. Климатические колебания и морская экосистема Антарктики. М.: Изд-во ВНИРО. 295 с.
- Морозов Е.Г., Спиридонов В.А., Молодцова Т.Н., Фрей Д.И., Демидова Т.А., Флинт М.В. 2020 а. Исследования экосистемы атлантического сектора Антарктики (79-й рейс НИС «Академик Мстислав Келдыш») // Океанология. Т. 60. Вып. 5. С. 823–825.
- Морозов Е.Г., Фрей Д.И., Полухин А.А., Артемьев В.А., Гавриков А.В., Касьян В.В., Сапожников Ф.В., Гордеева Н.В., Кобылянский С.Г. 2020 б. Мезомасштабная изменчивость океана в северной части моря Уэдделла // Океанология. Т. 60. Вып. 5. С. 663–679
- Полуяктов В.Ф., Солянкин Е.В., Хвацкий Н.В., Хомутов А.В. 1983. Особенности гидрологических условий как факторов распределения криля

- в юго-восточной части пролива Брансфилд // Антарктический криль. Особенности распределения и среда. М.: Легкая и пищевая пром-ть. С. 99–102.
- Сологуб Д.О., Бизиков В.А. 2018. Сезонная динамика распределения промысловых скоплений и уловов антарктического криля в секторе Антарктики // Труды ВНИРО. Т. 166. С. 3–21.
- Спиридонов В.А. 1987. Исследования возрастной структуры популяции *Euphausia superba* Dana на примере района Антарктического полуострова и сопредельных вод // Биологические ресурсы Арктики и Антарктики. М.: Наука. С. 391–414.
- Чурин Д.А. 2017. Мезомасштабная динамика вод в Антарктической части Атлантики и её влияние на распределение криля. Дисс. ... канд. геогр. наук. Калининград: БФУ им. И. Канта. 146 с.
- Akaike H. 1974. A new look at the statistical model identification // IEEE Transactions on Automatic Control. V. 19. P. 716–723.
- Atkinson A., Hill S., Pakhomov E.A., Siegel V., Reiss C.R., Loeb V.J., Steinberg D.K., Schmidt K., Tarling G.A., Gerrish L., Salliey S.F. 2019. Krill (*Euphausia superba*) distribution contracts southward during rapid regional warming // Nature Climate Change. Vol. 9. P. 142–147.
- Bargmann H.E. 1945. The development and live history of adolescent and adult krill *Euphausia superba* // Discovery Rep. Vol. 23. P. 103–176.
- Brinton E., Antezana T. 1984. Structure of swarming and dispersed population of krill (*Euphausia superba*) in Scotia Sea and South Shetland waters during January-March 1981, determined by Bongo nets // J. of Crustacean Biology. Vol. 4 (Spec. № 1). P. 45–66.
- CCAMLR. 2011. Scientific Observers Manual —2011. Observation guidelines and reference material. Hobart: CCAMLR. 71 p.
- Clowes A.J. 1934. Hydrology of the Bransfield Strait // Discovery Rep. Vol. 9. P. 1–64.
- Everson I. 1976. Antarctic krill: a reappraisal of its distribution // Polar Record. Vol. 18. P. 15–23.
- Gutt J., Bertler N., Bracegirdle T.S., Buschmann A., Comiso J., Hosie G., Isla E., Schloss I.R., Smith C.R., Tournadre J., Xavier J.C. 2015. The Southern Ocean ecosystem under multiple climate change stresses — an integrated circumpolar assessment // Global Change Biology. Vol.21. P. 1434–1453.
- Hammer Ø. 2018. PAST: Paleontological Studies Version 3.19: Reference Manual. Oslo: Natural History Museum. 299 p.
- Heywood K.J., Naveira Garabato A.C., Stevens, D.P., Muench R.D. 2004. On the fate of the Antarctic Slope Front and the origin of the Weddell Front // J. of Geophysical Res. Vol. 109. P. C06021.
- Ivanov B.G. 1970. On the biology of the Antarctic krill *Euphausia superba* // Marine Biology. Vol. 7. P. 340–351.
- Kasatkina S.M., Goss C., Emery J.H., Takao Y., Litvinov F.F., Malyshko A.P., Shnar V.N., Berezhinsky O.A. 2004. A comparison of net and acoustic estimates of krill density in the Scotia Sea during the CCAMLR 2000 Survey // Deep-Sea Res. II. Vol. 51. P. 1289–1300.
- Kilada R., Reiss C.S., King R.A., Kawaguchi S., Ichii M. 2017. Validation of band counts in eyestalks for the determination of age of Antarctic krill, *Euphausia superba* // PLoS One. Vol. 12 (2). P. e0171773.
- Krueger L. 2019. Spatio-temporal trends of the Krill fisheries in the Western Antarctic Peninsula and Southern Scotia Arc // Fishery Management and Ecology. DOI: 10.1111/fme.12363 Vol. 26. P. 327–333.
- Loeb V.J. 2007. Environmental variability and the Antarctic marine ecosystem // The impact of environmental variability on ecological systems / Vasseur D.N., McCann K.S. (eds). Berlin, Heidelberg, N.Y.: Springer. P. 197–225
- Loeb V.J., Santora J.A. 2015. Climate variability and spatiotemporal dynamics of five Southern Ocean krill species // Progress in Oceanography. Vol.134/ P. 93–122.
- Mackintosh N.A. 1972. Life cycle of Antarctic krill in relation to ice and water conditions // Discovery Rep. Vol. 36. P. 1–94.
- Makarov R.R., Denys C.J. 1981. Stages of sexual maturity of *Euphausia superba* Dana // BIOMASS Handbook. Issue 11. P. 1–13.
- Marr J.W.S. 1962. The natural history and geography of the Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana) // Discovery Rep. Vol. 32. P. 3–464.
- Melnikov I.A., Spiridonov, V.A. 1996. Antarctic krill, *Euphausia superba* under perennial sea ice in the western Weddell Sea // Antarctic Science. Vol. 8. P. 323–329.
- Orsi A.H., Whitworth T. III, Nowlin W.D. Jr .1995. On the meridional extent and fronts of the Antarctic Circumpolar Current // Deep-Sea Res. Vol. 42. P. 641–673.
- Quetin L.B., Ross R.M. 2003. Episodic recruitment in Antarctic krill *Euphausia superba* in the Palmer LTER study region // Marine Ecology Progress Series. Vol. 259. P. 185–200.
- Reiss C.S. 2016. Age, growth, and mortality of Antarctic krill, *Euphausia superba* // Advances in Polar Ecology. Vol. 1. Biology and Ecology of Antarctic Krill. / Siegel V. (ed.). P. 101–144.
- Schaafsma F.L., David C., Pakhomov E.A., Hunt B.P.V., Lange B.A., Flores H., van Franeker J.A. 2016. Size and stage composition of age class 0 Antarctic krill (*Euphausia superba*) in the ice-water interface layer during winter/early spring // Polar Biology. Vol.39. P. 1515–1526.
- Siegel V. 1986. Untersuchungen zur Biologie des antarktischen Krill, *Euphausia superba*, im Bereich der Bransfield Strasse und angrenzender Gebiete // Mitteilungen des Instituts der Seefischerei Hamburg. B. 38. S. 1–24.

- Siegel V. 1988. A concept of seasonal variation of krill (*Euphausia superba*) distribution and abundance west of the Antarctic Peninsula // Antarctic Ocean and resources variability. / Sahrhage D. (ed) Berlin/Heidelberg: Springer. P. 219–230.
- Siegel V. 2012. Krill stocks in high latitudes of the Antarctic Lazarev Sea: seasonal and interannual variation in distribution, abundance and demography // Polar Biology. Vol. 35. P. 1151–1177.
- Siegel V., Bergström B., Strömberg J.-O., Schalk P.H. 1990. Distribution, size frequencies and maturity stages of krill, *Euphausia superba*, in relation to sea-ice in the northern Weddell Sea // Polar Biology. Vol. 10. P. 549–557.
- Siegel V., Kawaguchi S., Ward P., Litvinov F., Sushin V., Loeb V., Watkins J. 2004. Krill demography and large-scale distribution in the southwest Atlantic during January/February 2000 // Deep-Sea Res. II. Vol. 51. P. 1253–1273.
- Siegel V., Watkins J.L. 2016. Distribution, biomass and demography of Antarctic Krill, *Euphausia superba* // Advances in Polar Ecology. Vol. 1. Biology and Ecology of Antarctic Krill / Siegel V. (ed.). P. 21–100.
- Spiridonov V.A. 1996. A scenario of the Late-Pleistocene—Holocene changes in the distributional range of Antarctic krill, *Euphausia superba* // P.S.Z.N. Marine Ecology. Vol. 17. P. 519–541.
- Tarling G.A., Fielding S. 2016. Swarming and behavior in Antarctic krill // Advances in Polar Ecology. Vol. 1. Biology and Ecology of Antarctic Krill. / Siegel V. (ed.). P. 279–320.
- Trathan P.N., Hill S.L. 2016. The importance of krill predation in the Southern Ocean // Advances in Polar Ecology. Vol. 1. Biology and Ecology of Antarctic Krill. / Siegel V. (ed.). P. 321–350.

Поступила в редакцию 04.08.2020 г.
Принята после рецензии 11.09.2020 г.

Commercial species and their biology

**Composition of population and transport of
juveniles of Antarctic krill in Powell Basin region
(northwestern Weddell Sea) in January 2020**

V.A. Spiridonov¹, A.K. Zalota¹, V.A. Yakovenko², K.M. Gorbatenko³

¹ Shirshov Institute of Oceanology RAS (FSBSI «SIO RAS»), Moscow, Russia

² A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS (FSBSI «IBSS RAS»), Sevastopol, Russia

³ Pacific Branch of FSBSI «VNIRO» («TINRO»), Vladivostok, Russia

This paper presents the data on distribution and size composition of the Antarctic krill (*Euphausia superba*) population in the northwestern Weddell Sea (Powell Basin) and adjacent areas in summer 2020. Juvenile krill dominated in the western Powell basin and the eastern Bransfield Strait as a result of transport with the advected Weddell Sea water and drifting sea ice. Using a distribution mixture analysis made possible to identify up to 9–10 size groups of krill. Groups 1–4 corresponds to juveniles (average size about 22, 25, 27–28 and 32 mm respectively). They may reflect the transport of different “waves” of recruitment of the Atlantic sector krill population with the waters of the western branch of Weddell Gyre as well as the presence of juvenile krill of local origin. Groups 5–7 are intermediate in size (average length within 38–43 mm) and include mostly immature specimens. Larger groups 8–10 comprise of mostly mature females and mature and immature males. The maximum average size of the largest group reaches about 53 mm. The Wedell Front zone in the north of Powell Basin plays an important role for retention and growth of krill, originating from different sources: western Weddell Sea, Bransfield Strait and the zone of the southern branch of Antarctic Circumpolar Current.

Keywords: Antarctic krill, Weddell Gyre, Weddell Front, Bransfield Strait, population density, distribution mixture analysis, size groups.

DOI: 10.36038/2307-3497-2020-181-33-51

REFERENCES

- Kozlov A.N., Lukashova T.A., Maslennikov V.V., Spiridonov V.A., Yudanov K.I. 1983. Hidrologicheskie usloviya, raspredelenie i biologicheskoe sostoyanie krilya v yuzhnoj chasti morya Skotiya [Hydrological conditions, distribution and biological characteristics of krill in the southern Scotia Sea] // Antarkticheskij kril'. Osobennosti raspredeleniya i sreda. M.: Legkaya i pishcheyaya promyshlennost'. C. 85–99.
- Latogurskij V.I., Maklygin L.G., Fedotov A.S., Makarov R.R., Solyankin E.V. 1990. Raspredelenie i osobennosti populyatsionnoj struktury *Euphausia superba* Dana v rajone krugovorota Uehddella i v sopredel'nykh vodakh [Distribution and peculiarities of population structure of *Euphausia superba* Dana in the Weddell Gyre and adjacent waters] // Issledovaniya krugovorota Uehddella. Okeanograficheskie usloviya i osobennosti razvitiya planktonnykh soobshchestv. M.: VNIRO. S. 183–206.
- Makarov R.R. 1970. O razdel'nom sushchestvovanii vozrastnykh grupp antarkticheskogo krilya [On the separate existence of age groups of Antarctic krill] // Inf. Byull. Sovetskoj Antarkticheskoy ehkspeditsii. Vyp. 77. S. 123–128.

- Makarov R.R. 1980. Izuchenie sostava populyatsii antarkticheskogo krilya [Study of population composition of Antarctic krill] // *Biologicheskie resursy antarkticheskogo krilya*. M.: ONTI VNIRO. S. 89–113.
- Makarov R.R., Maslennikov V.V., Solyankin E.V., Shevtsov V.V. 1980. Osobennosti kolichestvennogo raspredeleniya i usloviya obrazovaniya skoplenij Euphausia superba Dana na primere nekotorykh rajonov atlanticheskogo i tikhookeanskogo sektorov Yuzhnogo okeana [Peculiarities of distribution and conditions of aggregation formation of *Euphausia superba* Dana in particular regions of the Atlantic and Pacific sectors of the Southern Ocean] // *Biologicheskie resursy antarkticheskogo krilya*. M.: ONTI VNIRO. S. 114–145.
- Makarov R.R., Men'shenina L.L. 1989. Obshchie cherty raspredeleniya lichinok ehvfauziid v vodakh Antarktiki [On the distribution of euphausiid larvae in the Antarctic] // *Okeanologiya*. T. 29. Vyp. 5. S. 825–831.
- Maslennikov V.V. 1980. Sovremennyye predstavleniya o krupnomasshtabnoj tsirkulyatsii vod Antarktiki i puti massovogo drejfa krilya [Contemporary views of large scale water circulation and pathways of Antarctic krill transport] // *Biologicheskie resursy antarkticheskogo krilya*. M.: ONTI VNIRO. S. 8–25.
- Maslennikov V.V. 2003. Klimaticheskie kolebaniya i morskaya ehkosistema Antarktiki [Climatic variation and Antarctic marine ecosystem]. M.: Izd-vo VNIRO. 295 s.
- Morozov E.G., Spiridonov V.A., Molodtsova T.N., Frej D.I., Demidova T.A., Flint M.V. 2020 a. Issledovaniya ehkosistemy atlanticheskogo sektora Antarktiki (79-yj rejs NIS «Akademik Mstislav Keldysh») [Investigations of the ecosystem in the Atlantic Sector of Antarctica (Cruise 79 of the R/V Akademik Mstislav Keldysh)] // *Okeanologiya*. V pechati.
- Morozov E.G., Frej D.I., Polukhin A.A., Artem'ev V.A., Gavrikov A.V., Kas'yan V.V., Misar' N.A., Sapozhnikov F.V., Gordeeva N.V., Kobyl'yanskij S.G. 2020 b. Mezomasshtabnaya izmenchivost' v severnoi chasti moria Weddella [// *Okeanologiya*. Vol. 60. Issue 5. In press.
- Poluyaktov V.F., Solyankin E.V., Khvatskij N.V., KHomutov A.V. 1983. Osobennosti gidrologicheskikh uslovij kak faktorov raspredeleniya krilya v yugo-vostochnoj chasti proliva Bransfild [Peculiarities of hydrological conditions as factors of krill distribution in the southeastern part of the Bransfield Strait] // *Antarkticheskij kril'. Osobennosti raspredeleniya i sreda*. M.: Legkaya i pishhevaya promyshlennost'. S. 99–102.
- Sologub D.O., Bizikov V.A. 2018. Sezonnaya dinamika raspredeleniya promyslovykh skoplenij i ulovov antarkticheskogo krilya v Atlanticheskom sektore Antarktiki [Seasonal dynamics of commercial aggregations and catches of Antarctic krill in the Atlantic sector of Antarctic] // *Trudy VNIRO*. T. 166. S. 3–21.
- Spiridonov V.A. 1987. Issledovaniya vozrastnoj struktury populyatsii Euphausia superba Dana na primere rajona Antarkticheskogo poluostrova i sopredel'nykh vod [Studies of age structure of population of *Euphausia superba* Dana in the region of Antarctic Peninsula and adjacent waters] // *Biologicheskie resursy Arktiki i Antarktiki*. M.: Nauka. C. 391–414.
- Churin D.A. 2017. Mezomasshtabnaya dinamika vod v Antarkticheskoy chasti Atlantiki i ee vliyanie na raspredelenie krilya [Mesoscale dynamics of the waters of the Antarctic part of Antarctic and its influence on krill distribution]. Diss. ... kand. geogr. nauk. Kaliningrad: BFU im. I. Kanta. 146 s.
- Akaike H. 1974. A new look at the statistical model identification // *IEEE Transactions on Automatic Control*. V. 19. P. 716–723.
- Atkinson A., Hill S., Pakhomov E.A., Siegel V., Reiss C.R., Loeb V.J., Steinberg D.K., Schmidt K., Tarling G.A., Gerrish L., Sailley S.F. 2019. Krill (*Euphausia superba*) distribution contracts southward during rapid regional warming // *Nature Climate Change*. Vol. 9. P. 142–147.
- Bargmann H.E. 1945. The development and live history of adolescent and adult krill *Euphausia superba* // *Discovery Rep*. Vol. 23. P. 103–176.
- Brinton E., Antezana T. 1984. Structure of swarming and dispersed population of krill (*Euphausia superba*) in Scotia Sea and South Shetland waters during January-March 1981, determined by Bongo nets // *J. of Crustacean Biology*. Vol. 4 (Spec. № 1). P. 45–66.
- CCAMLR. 2011. Scientific Observers Manual —2011. Observation guidelines and reference material. Hobart: CCAMLR. 71 p.
- Clowes A.J. 1934. Hydrology of the Bransfield Strait // *Discovery Rep*. Vol. 9. P. 1–64.
- Everson I. 1976. Antarctic krill: a reappraisal of its distribution // *Polar Record*. Vol. 18. P. 15–23.
- Gutt J., Bertler N., Bracegirdle T.S., Buschmann A., Comiso J., Hosie G., Isla E., Schloss I.R., Smith C.R., Tournadre J., Xavier J.C. 2015. The Southern Ocean ecosystem under multiple climate change stresses — an integrated circumpolar assessment // *Global Change Biology*. Vol.21. P. 1434–1453.
- Hammer Ø. 2018. PAST: Paleontological Studies Version 3.19: Reference Manual. Oslo: Natural History Museum. 299 p.
- Heywood K.J., Naveira Garabato A.C., Stevens, D.P., Muench R.D. 2004. On the fate of the Antarctic Slope Front and the origin of the Weddell Front // *J. of Geophysical Res*. Vol. 109. P. C06021.
- Ivanov B.G. 1970. On the biology of the Antarctic krill *Euphausia superba* // *Marine Biology*. Vol.7. P. 340–351.
- Kasatkina S.M., Goss C., Emery J.H., Takao Y., Litvinov F.F., Malyshko A.P., Shnar V.N.,

- Berezhinsky O.A. 2004. A comparison of net and acoustic estimates of krill density in the Scotia Sea during the CCAMLR 2000 Survey // *Deep-Sea Res. II*. Vol. 51. P. 1289–1300.
- Kilada R., Reiss C.S., King R.A., Kawaguchi S., Ichii M. 2017. Validation of band counts in eyestalks for the determination of age of Antarctic krill, *Euphausia superba* // *PLoS One*. Vol. 12 (2). P. e0171773.
- Krueger L. 2019. Spatio-temporal trends of the Krill fisheries in the Western Antarctic Peninsula and Southern Scotia Arc // *Fishery Management and Ecology*. DOI: 10.1111/fme.12363 Vol. 26. P. 327–333.
- Loeb V.J. 2007. Environmental variability and the Antarctic marine ecosystem // *The impact of environmental variability on ecological systems*. / Vasseur D.N., McCann K.S. (eds). Berlin, Heidelberg, N.Y.: Springer. P. 197–225.
- Loeb V.J., Santora J.A. 2015. Climate variability and spatiotemporal dynamics of five Southern Ocean krill species // *Progress in Oceanography*. Vol.134/ P. 93–122.
- Mackintosh N.A. 1972. Life cycle of Antarctic krill in relation to ice and water conditions // *Discovery Rep.* Vol. 36. P. 1–94.
- Makarov R.R., Denys C.J. 1981. Stages of sexual maturity of *Euphausia superba* Dana // *BIOMASS Handbook*. Issue 11. P. 1–13.
- Marr J.W.S. 1962. The natural history and geography of the Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana) // *Discovery Rep.* Vol. 32. P. 3–464.
- Melnikov I.A., Spiridonov, V.A. 1996. Antarctic krill, *Euphausia superba* under perennial sea ice in the western Weddell Sea // *Antarctic Science*. Vol. 8. P. 323–329.
- Orsi A.H., Whitworth T. III, Nowlin W.D. Jr. 1995. On the meridional extent and fronts of the Antarctic Circumpolar Current // *Deep-Sea Res.* Vol. 42. P. 641–673.
- Quetin L.B., Ross R.M. 2003. Episodic recruitment in Antarctic krill *Euphausia superba* in the Palmer LTER study region // *Marine Ecology Progress Series*. Vol. 259. P. 185–200.
- Reiss C.S. 2016. Age, growth, and mortality of Antarctic krill, *Euphausia superba* // *Advances in Polar Ecology*. Vol. 1. Biology and Ecology of Antarctic Krill. / Siegel V. (ed.). P. 101–144.
- Schaafsma F.L., David C., Pakhomov E.A., Hunt B.P.V., Lange B.A., Flores H., van Franeker J.A. 2016. Size and stage composition of age class 0 Antarctic krill (*Euphausia superba*) in the ice–water interface layer during winter/early spring // *Polar Biology*. Vol. 39. P. 1515–1526.
- Siegel V. 1986. Untersuchungen zur Biologie des antarktischen Krill, *Euphausia superba*, im Bereich der Bransfield Strasse und angrenzender Gebiete // *Mitteilungen des Instituts der Seefischerei Hamburg*. B. 38. S. 1–24.
- Siegel V. 1988. A concept of seasonal variation of krill (*Euphausia superba*) distribution and abundance west of the Antarctic Peninsula // *Antarctic Ocean and resources variability*. / Sahrhage D. (ed) Berlin/Heidelberg: Springer. P. 219–230.
- Siegel V. 2012. Krill stocks in high latitudes of the Antarctic Lazarev Sea: seasonal and interannual variation in distribution, abundance and demography // *Polar Biology*. Vol. 35. P. 1151–1177.
- Siegel V., Bergström B., Strömberg J.-O., Schalk P.H. 1990. Distribution, size frequencies and maturity stages of krill, *Euphausia superba*, in relation to sea-ice in the northern Weddell Sea // *Polar Biology*. Vol. 10. P. 549–557.
- Siegel V., Kawaguchi S., Ward P., Litvinov F., Sushin V., Loeb V., Watkins J. 2004. Krill demography and large-scale distribution in the southwest Atlantic during January/February 2000 // *Deep-Sea Res. II*. Vol. 51. P. 1253–1273.
- Siegel V., Watkins J.L. 2016. Distribution, biomass and demography of Antarctic Krill, *Euphausia superba* // *Advances in Polar Ecology*. Vol. 1. Biology and Ecology of Antarctic Krill. / Siegel V. (ed.). P. 21–100.
- Spiridonov V.A. 1996. A scenario of the Late-Pleistocene —Holocene changes in the distributional range of Antarctic krill, *Euphausia superba* // *P.S.Z.N. Marine Ecology*. Vol. 17. P. 519–541.
- Tarling G.A., Fielding S. 2016. Swarming and behavior in Antarctic krill // *Advances in Polar Ecology*. Vol. 1. Biology and Ecology of Antarctic Krill. / Siegel V. (ed.). P. 279–320.
- Trathan P.N., Hill S.L. 2016. The importance of krill predation in the Southern Ocean // *Advances in Polar Ecology*. Vol. 1. Biology and Ecology of Antarctic Krill. / Siegel V. (ed.). P. 321–350.

TABLE CAPTIONS

- Table 1.** Population density, biomass and percentage of juveniles (stage I, Makarov, Denys, 1981) of Antarctic krill according to Bongo net catches from approximately 200 m to surface (or 50–0 m at the shallow water stations) in the Bransfield Strait and the northwestern Weddell Sea in January 2020.
- Table 2.** Fractions of juveniles (stage I), males and females of *E. superba* at maturity stages II (adolescent) and III (adult) [Makarov, Denys, 1981] in catches of Isaacs-Kidd midwater trawl (RTAKSA) and Bongo net (only station 6589) in the Powell Basin region and the Bransfield Strait in January 2020. In brackets percentages of stages in relation to total number of either male or female krill are given.
- Table 3.** Average size (total length) and standard deviations (in brackets) of the size groups of *E. superba* in the Bransfield Strait and the northwestern Weddell Sea in January 2020, estimated using the distribution mixture analysis. Ст. —station; HB —the group not revealed.

FIGURE CAPTIONS

- Fig. 1.** Distribution of Antarctic krill (*E. superba*) and ratio of juveniles (stage I, Makarov, Denys, 1981) and adolescent and adult specimens taken together (stages II–III) in the Bransfield Strait and the northwestern Weddell Sea according to Bongo net and Isaacs-Kidd midwater trawl (RTAKSA) catches between 16 January and 2 February 2020. Only those stations are indicated where krill was present in the catches (besides of Stat. 6020 where the estimate of juvenile krill density was made using Juday net catches)
- Fig. 2.** Size composition of Antarctic krill in the Bongo net and Isaacs-Kidd midwater trawl catches at particular stations in the northwestern Weddell Sea in January 2020. Plots are constructed using three-points averaging of frequencies. Colour lines are provided for clearer representation of the size scale
- Fig. 3.** Examples of the separation of mixed size distribution of Antarctic krill into normally-distributed groups. Group enumeration corresponds to Table 3
- Fig. 4.** Size groups of males and females of *E. superba* on the South Orkney Islands shelf in January 2020