

УДК 595.34(261.24)

**ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ
PSEUDOCALANUS ACUSPES (GIESBRECHT, 1881) (COPEPODA, CRUSTACEA)
В ЮГО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ**

© 2025 г. Ю. Ю. Полунина¹, Д. М. Казакова^{1,2}, А. А. Кондрашов¹

¹Институт океанологии имени П. П. Ширшова РАН, Москва, Российская Федерация

²Балтийский федеральный университет имени Иммануила Канта, Калининград, Российская Федерация

E-mail: jul_polunina@mail.ru

Поступила в редакцию 21.03.2024; после доработки 28.03.2025;
принята к публикации 12.08.2025.

По материалам планктонных сборов, проведённых в юго-восточной части Балтийского моря (ЮВБ) на НИС Института океанологии имени П. П. Ширшова РАН, исследовали встречаемость, пространственное распределение и размерно-возрастную структуру популяции ключевого для экосистемы вида веслоногих ракообразных — *Pseudocalanus acuspes*. Современное состояние популяции *P. acuspes* в ЮВБ описано недостаточно полно. Пробы отбирали планктонной сетью WP2 ($\varnothing = 56$ см, размер ячеек 100 мкм) в разные сезоны методом вертикальных послойных ловов. Размерно-возрастную структуру популяции *P. acuspes* оценивали с использованием микроскопов, измеряли длину особей от начала цефалоторакса до конца фуркальных ветвей. Установлено, что в ранневесенний период количественные показатели, особенно численность *P. acuspes*, были в десятки раз выше, чем летом и осенью. Выявлено наличие прямой положительной средней связи между общей численностью вида и придонной солёностью вод в ЮВБ. На склоне Гданьской впадины отмечена максимальная численность и биомасса особей, в то время как в прибрежной зоне (до глубины 30 м) этот вид практически не встречался, за исключением единичных науплиусов. Выявлены особенности вертикального распределения: в весенний и осенний периоды численность и биомасса *P. acuspes* были максимальными ниже верхней границы галоклина, тогда как летом — в холодном промежуточном слое. Популяция этого вида в разные годы и сезоны была представлена всеми возрастными стадиями — ювенильными (науплиусами и копеподами) и взрослыми особями, преимущественно самками. Максимальная доля науплиусов отмечена ранней весной (в среднем 70 %), что указывает на активное размножение рачков при температуре воды +4...+7 °С, предпочтительной для этого аркто-бореального вида. Размеры половозрелых особей варьировали от 1,03 до 1,63 мм; рачки были мельче, чем в других районах Мирового океана.

Ключевые слова: *Pseudocalanus*, численность, биомасса, структура популяции, зоопланктон, юго-восточная часть Балтийского моря

Планктонные веслоногие ракообразные рода *Pseudocalanus* Воеск, 1873 широко распространены в неритической зоне бореальных и арктических вод Северного полушария. Каляниды этого рода часто доминируют в зоопланктоне, они важны в пелагической экосистеме в качестве одного из основных пищевых объектов многих промысловых рыб; при этом отдельные его виды имеют сходную морфологию, что затрудняет видовую идентификацию. Дополнительные трудности привносит то, что несколько видов совместно обитают в одной акватории. Во многих работах специалисты не выделяют отдельные виды, а ограничиваются определением до уровня рода во избежание ошибок.

Ранее род *Pseudocalanus* включал шесть видов [Corkett, McLaren, 1979]. В водах Евразии встречались три — *Pseudocalanus elongatus* (Brady, 1865), *P. gracilis* Sars G. O., 1903 и *P. major* Sars G. O., 1900 [Бродский и др., 1983]. После ревизии В. W. Frost [1989] род насчитывает семь видов. В бассейне Атлантического океана идентифицировано пять представителей *Pseudocalanus*, в Северном море два — *P. elongatus* и *P. acuspes* Giesbrecht, 1881, в южной части Балтики отмечен только *P. acuspes* [Frost, 1989]. Вид, обитающий в Балтийском море, ранее относили к *P. elongatus* [Александров и др., 2009; Полунина и др., 2021; Щука, 2002; Flinkman et al., 1998; Möllmann et al., 2000]. Морфологические исследования особей из Балтийского моря не дали чёткого ответа о видовой принадлежности рачков в разных его районах. Генетическая идентификация копепод рода *Pseudocalanus* в Арконском бассейне Балтийского моря подтвердила наличие здесь вида *P. acuspes* [Bucklin et al., 2003]. В Борнхольмском бассейне присутствовали два вида — *P. elongatus* и *P. acuspes* — с количественным преобладанием второго [Grabbert et al., 2010; Renz, 2006]. В Финском заливе и Центральной Балтике подтверждено наличие только одного вида — *P. acuspes* [Holmborn et al., 2011].

В Южной Балтике нельзя исключить наличие *P. elongatus*: этот вид может проникать в Балтийское море из Северного моря при адвекции вод в придонном слое либо с поверхностными ветровыми течениями, вызванными сильными западными и северо-западными ветрами, что особенно характерно для осенне-зимнего периода. Учитывая соотношение этих двух видов в Борнхольмском бассейне, где были исследованы 262 рачка и среди них обнаружены только 2 экз. *P. elongatus* [Grabbert et al., 2010], можно предположить, что в юго-восточной части Балтийского моря (далее — ЮВБ) доля этого вида будет несущественной. Копеподы *P. acuspes* и *P. elongatus* схожи по внешнему виду и морфометрическим характеристикам; отличия выявлены в периодах их размножения, количестве поколений, продукции яиц и других показателях в Северном море и в Арконском и Борнхольмском бассейнах Балтийского моря [Renz, 2006; Renz et al., 2007, 2008].

Современных сведений о структуре популяции, размерах особей, пространственном распределении *P. acuspes* в ЮВБ очень мало. Цель работы — выявить особенности горизонтального и вертикального распределения *Pseudocalanus acuspes* и изучить структуру его популяции в ЮВБ.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал отобран во время экспедиционных исследований Института океанологии имени П. П. Ширшова РАН (135-й рейс НИС «Профессор Штокман», 03.04.2017–07.04.2017; 48-й рейс НИС «Академик Борис Петров», 01.11.2021–11.11.2021; 61-й рейс ПС «Академик Иоффе», 28.06.2022–12.07.2022) в открытой (глубина до 110 м) и прибрежной (глубина < 30 м) частях исключительной экономической зоны России, в ЮВБ (рис. 1).

Температуру и солёность воды измеряли мультипараметрическими зондами Idronaut Ocean Seven 316S Plus и Sea & Sun CTD 90Mc, имеющими схожие характеристики. На каждой станции выполняли вертикальное CTD-зондирование разных гидрологических параметров для оперативного определения положения термо- и галоклина при выборе слоёв отбора проб зоопланктона.

Пробы зоопланктона отбирали в дневное время планктонной сетью WP2 (Ø = 56 см, размер ячеей 100 мкм). В 2017 г. пробы отбирали по следующим слоям: 1) верхнему квазиоднородному слою (далее — ВКС) (от верхней границы термоклина до поверхности); 2) слою от верхней границы галоклина до поверхности; 3) от дна до поверхности (тотальный лов). В 2021 и 2022 гг. пробы отбирали, используя планктонный замыкатель, по следующим горизонтам: 1) ВКС; 2) промежуточному слою (от верхней границы галоклина до верхней границы термоклина); 3) слою ниже скачка галоклина (от дна до верхней границы галоклина). Пробы фиксировали 4%-ным раствором формалина. Их камеральную и статистическую обработку проводили по общепринятым

методикам [Методические рекомендации, 1984], биомассу рассчитывали с использованием соотношения длины рачков и массы тела [Виноградов, Шушкина, 1987; Recommendations on Methods, 1985]. Всего обработано 77 проб: 37 в 2017 г., 33 в 2021 г. и 7 в 2022 г.

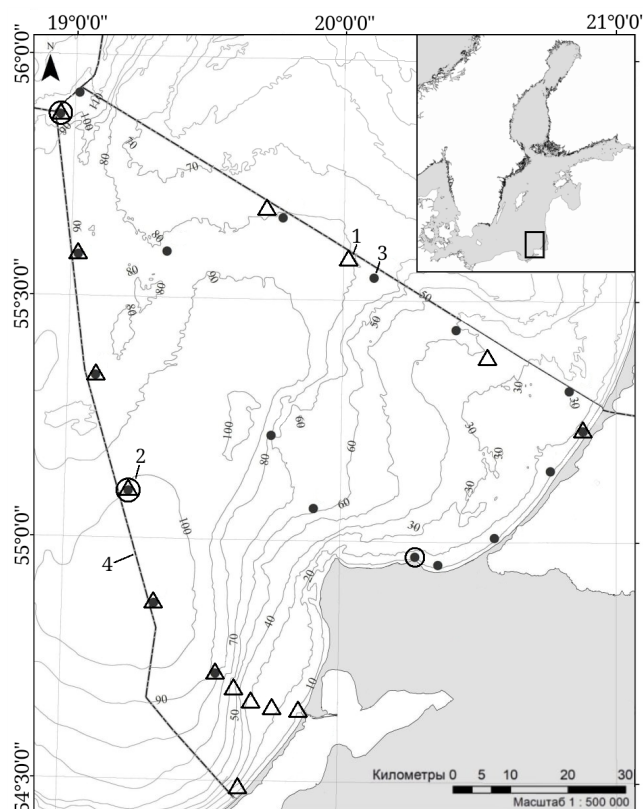


Рис. 1. Схема расположения станций отбора проб зоопланктона в юго-восточной части Балтийского моря. На карте Балтийского моря в верхнем правом углу прямоугольником выделен район исследований. 1 — станции апреля 2017 г.; 2 — станции июля 2022 г.; 3 — станции ноября 2021 г.; 4 — границы исключительной экономической зоны России

Fig. 1. Zooplankton sampling stations in the southeastern Baltic Sea. The research area is highlighted on the Baltic Sea map in the upper right corner. 1, stations in April 2017; 2, stations in July 2022; 3, stations in November 2021; 4, the borders of the exclusive economic zone of Russia

Для анализа размерно-возрастной структуры *P. acuspes* просмотрели 360 особей, которых сортировали по отдельным возрастным группам: науплиальные стадии, копеподиты (младшие — I–III стадии, старшие — IV–V стадии) и половозрелые самки и самцы. Все особи измерены под микроскопами МБС-10 (Россия) при увеличении $\times 32$ и Olympus Optical CX41 (Япония) при увеличении $\times 100$. Длину копеподитов и взрослых особей измеряли от верхнего края просомы до конца уросомы без учёта каудальных щетинок.

Для анализа данных использовали MS Office Excel 2010 и SPSS Statistics 23.0. Рассчитывали коэффициент ранговой корреляции Спирмена (R) и проводили дисперсионный однофакторный анализ (ANOVA) для сравнения размерно-возрастных групп в разные сезоны и годы. Для оценки степени корреляции (тесноты связи) применяли шкалу Чеддока. Карты распределения построили с помощью программы CorelDRAW Standard 2020 на основе картосхемы, созданной в программной среде ArcGIS.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Гидрологические условия. В акватории ЮВБ весной начался прогрев верхнего слоя воды, при этом на глубине 10–20 м формировались сезонный термоклин и ВКС (рис. 2). Температура в ВКС изменялась в диапазоне $+4,2 \dots +7,1$ °C, составляя в среднем $+5,2$ °C, что характеризует биологический сезон как ранневесенний (переход от зимнего сезона к весеннему). Максимальный прогрев воды отмечен у берега. Холодный промежуточный слой (далее — ХПС) располагался в интервале глубины 16–55 м, при этом его ядро было на глубине 45–46 м, где температура воды составляла $+3,4$ °C. Температура воды выше вершины галоклина была слабо стратифицирована. Солёность этого слоя составляла 7,2–8,7 PSU (2а на рис. 2). Верхняя граница галоклина

располагалась на глубине 55–65 м. В галоклине температура воды изменялась от +3,9 до +7,3 °С; солёность возрастала с глубиной. На склонах Гданьской и Готландской впадин величины придонной температуры и солёности составляли +7,5...+7,7 °С и 13,7 PSU и +6,8 °С и 12,4 PSU соответственно.

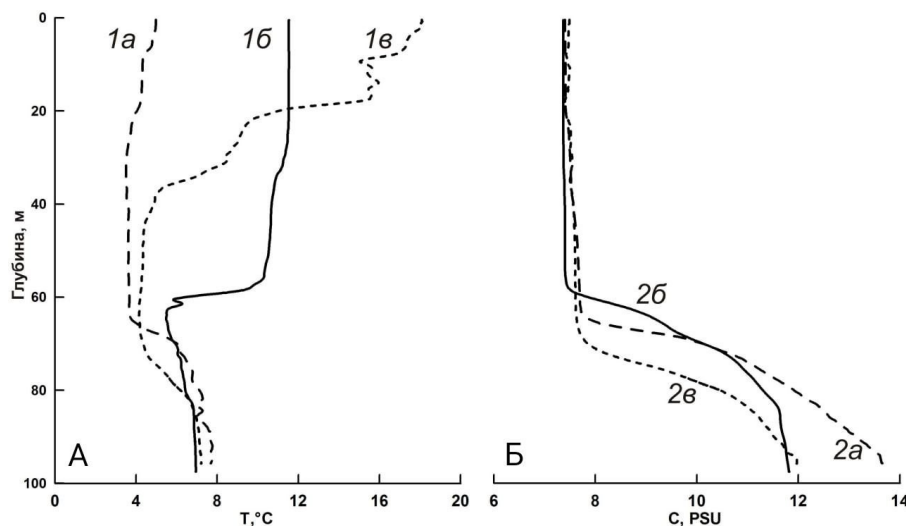


Рис. 2. Вертикальное распределение термохалинных характеристик на северо-восточном склоне Гданьской впадины в разные сезоны исследования. А — температура воды, °С; Б — солёность воды, PSU. 1а, 2а — весна 2017 г.; 1б, 2б — осень 2021; 1в, 2в — лето 2022 г.

Fig. 2. Vertical distribution of thermohaline indicators on the northeastern slope of the Gdansk Deep in different seasons of the study. А, water temperature, °С; Б, water salinity, psu. 1а, 2а, spring 2017; 1б, 2б, autumn 2021; 1в, 2в, summer 2022

Летом выявлена ступенчатая стратификация температуры в верхнем слое воды (рис. 2А), что указывает на импульсный характер прогрева. Толщина ВКС на северном склоне Гданьской впадины не превышала 10 м, температура в этом слое составляла +18,1 °С, солёность — 7,5 PSU. Самые большие градиенты температуры зафиксированы при хорошо выраженном ХПС — реликте осенне-зимнего выхолаживания. Ядро ХПС находилось на глубине 65 м, температура воды в нём составляла +4,1 °С, при этом солёность была почти такой же, как в ВКС, — 7,6 PSU. В придонном слое температура воды достигла +6,0...+7,0 °С, солёность возросла до 12,0 PSU (2в на рис. 2).

Осенью зарегистрированы выхолаживание ВКС и заглубление сезонного термоклина до перманентного галоклина (рис. 2). Температура в этом слое менялась незначительно, однако детальный анализ данных позволил выделить в нём ВКС с нижней границей до 35–47 м, температура и солёность которого характеризовались значениями +9,8...+11,8 °С и 7,1–7,4 PSU соответственно. Отмечена небольшая мощность ХПС: его толщина составляла около 10 м, ядро располагалось на глубине 48–58 м и имело термохалинные показатели +4,4...+4,6 °С и 7,6–8,5 PSU. Глубина залегания галоклина изменялась от 55 до 65 м, температура воды имела значение +5,8...+11 °С, солёность — 6,8–9,0 PSU (рис. 2). Придонный слой начинался с глубины 65–75 м и характеризовался температурой +5,4...+6,8 °С и солёностью 9,0–11,7 PSU.

На склоне Гданьской впадины придонная температура воды во все годы и сезоны была практически одинаковой, +7...+8 °С. Придонная солёность в апреле 2017 г. была на 2 PSU выше, чем в последующие годы исследований (рис. 2).

Количественные показатели и распределение. Выявлены существенные вариации количественных характеристик копеподы *P. acispes* в разные сезоны. Весной численность вида изменялась от 0,01 до 57,9 тыс. экз.·м⁻³, в среднем составляя 17,1 тыс. экз.·м⁻³, то есть почти

13 % от общей численности зоопланктона. Биомасса рачков варьировала от 0,1 до 521,3 мг·м⁻³; среднее значение — 152,4 мг·м⁻³, или 21 % от общей биомассы зоопланктона. Летом в открытой части ЮВБ численность всех возрастных стадий *P. acuspes* изменялась от 1,3 до 1,9 тыс. экз·м⁻³ (в среднем 1,6 тыс. экз·м⁻³), а биомасса рачков варьировала от 27 до 53 мг·м⁻³ (в среднем 40 мг·м⁻³). Максимум численности осенью — 7,2 тыс. экз·м⁻³, средняя величина — 1,4 тыс. экз·м⁻³ (13,3 % общей численности зоопланктона). Биомасса осенью изменялась от 0,1 до 143,1 мг·м⁻³ при среднем значении 32,1 мг·м⁻³ (16,6 % общей биомассы зоопланктона). В целом количественные показатели *P. acuspes* были выше в весенний период, чем в другие. В разные сезоны доля изученного вида составляла 13–24 % общей численности и 17–29 % общей биомассы зоопланктона ЮВБ, что позволяет отнести вид к субдоминантным.

Анализ пространственного распределения *P. acuspes* выявил существенные отличия в прибрежной и открытой частях моря. Весной высокая численность рачков отмечена для глубоководных станций, расположенных на склоне Гданьской и Готландской впадин, — 13–58 тыс. экз·м⁻³ (рис. 3А). Доля каляниды в общей численности зоопланктона в открытой части моря составляла в среднем около 15 %. В прибрежной зоне (на глубине менее 30 м) численность вида была существенно ниже — 0,04–4 тыс. экз·м⁻³, а доля от общей численности зоопланктона сократилась до 2 %. При этом популяция *P. acuspes* в прибрежной зоне была представлена преимущественно ювенильными стадиями — науплиусами и младшими копеподитами.

Летом *P. acuspes* на прибрежных станциях не отмечен. На глубоководных станциях в Гданьской и Готландской впадинах обилие вида составляло 24 % от общей численности и 21 % от общей биомассы зоопланктона (рис. 3Б).

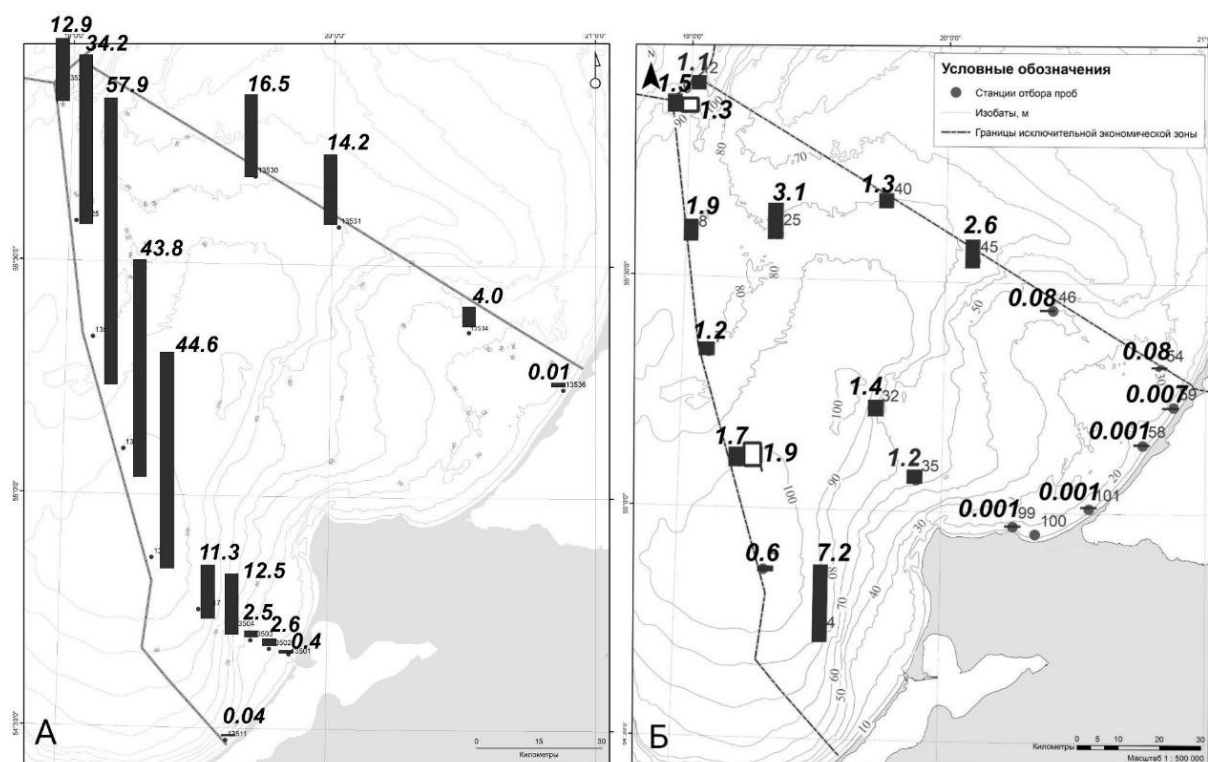


Рис. 3. Пространственное распределение *Pseudocalanus acuspes* (по численности, тыс. экз·м⁻³) в юго-восточной части Балтийского моря: А — апрель 2017 г.; Б — июль 2022 г. (белые столбики) и ноябрь 2021 г. (чёрные столбики)

Fig. 3. Spatial distribution of *Pseudocalanus acuspes* (by abundance, thousand ind·m⁻³) in the southeastern Baltic Sea: A, April 2017; B, July 2022 (white columns) and November 2021 (black columns)

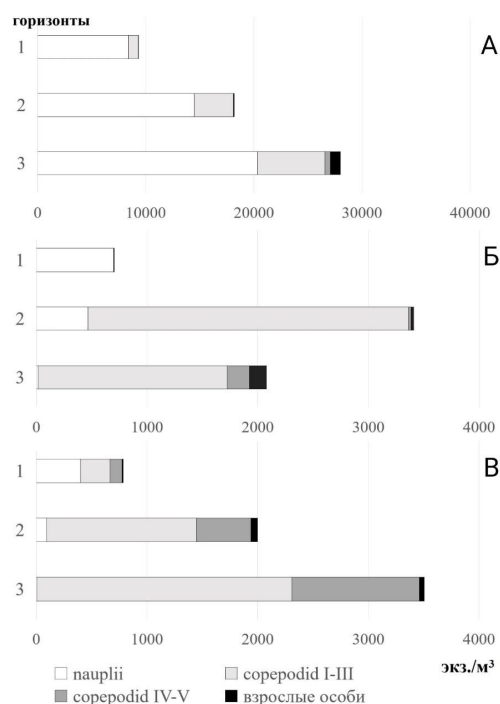
Осенью наиболее высокие значения количественных показателей (3,1–7,2 тыс. экз.·м⁻³) выявлены на станциях, расположенных на склонах Гданьской и Готландской впадин; доля *P. acuspes* от общей численности зоопланктона в среднем составляла 12 %. В прибрежной зоне численность рачков не превышала 100 экз.·м⁻³, их доля в зоопланктоне — 0,2 % (рис. 3Б).

Средняя численность *P. acuspes* летом и осенью была более чем в 10 раз меньше, чем ранней весной.

Выявлены следующие особенности вертикального распределения: весной и осенью максимальные величины численности и биомассы *P. acuspes* отмечены в слое воды ниже скачка галоклина, тогда как летом — в ХПС (рис. 4).

Рис. 4. Структура популяции *Pseudocalanus acuspes* (по численности, экз.·м⁻³) в разных слоях воды в юго-восточной части Балтийского моря в апреле 2017 г. (А), июле 2022 г. (Б) и ноябре 2021 г. (В). А, Б: 1 — от поверхности до верхней границы термоклина; 2 — от поверхности до верхней границы галоклина; 3 — от поверхности до дна. В: 1 — от поверхности до начала термоклина; 2 — от верхней границы термоклина до верхней границы галоклина; 3 — от верхней границы галоклина до дна

Fig. 4. The structure of *Pseudocalanus acuspes* population (by abundance, ind.·m⁻³) in different water layers in the southeastern Baltic Sea in April 2017 (А), July 2022 (Б), and November 2021 (В). А, Б: 1, from the surface to the thermocline upper boundary; 2, from the surface to the halocline upper boundary; 3, from the surface to the bottom. В: 1, from the surface the thermocline upper boundary; 2, from the thermocline upper boundary to the halocline upper boundary; 3, from the halocline upper boundary to the bottom



Структура популяции. Популяция *P. acuspes* в период исследования была представлена всеми стадиями развития — науплиусами, копеподами и половозрелыми самками и самцами. Весной в ВКС преобладали науплиусы (83–100 %), доля младших копеподитов не превышала 17 %, доли старших копеподитов и взрослых особей не превосходили 1 % (рис. 4А). Во всём столбе воды также преобладали науплиусы, составляя от 10 до 100 % всей популяции (в среднем 67 %); доля младших копеподитов варьировала от 5 до 41 % (в среднем 24 %), старших — от 0,2 до 11 % (в среднем 2 %), взрослых особей — от 0,6 до 37 % (в среднем 6 %). Половозрелые особи были представлены преимущественно самками, которые составляли почти 100 % (самцов было очень мало). В прибрежной зоне в популяции *P. acuspes* зарегистрированы исключительно науплиальные стадии (100 %).

Летом в ВКС преобладали науплиусы, составляя от 85 до 100 % популяции (рис. 4Б). В термоклине при снижении температуры воды доля науплиусов сократилась до 16 %, а доля младших копеподитов (I–III стадий) достигла 83 % от общего числа особей в популяции. Доля старших копеподитов и половозрелых особей в этих двух слоях в совокупности не превышала 1 %. В слое ниже верхней границы галоклина появились старшие копеподиты (IV–V стадий) (в среднем 10,5 %) и половозрелые особи (в среднем 8,5 %), при этом доля младших копеподитов составляла около 80 %, а доля науплиусов не превышала 1 % общей численности популяции.

Осенью в ВКС преобладали науплиусы — от 28 до 92 % всей популяции (в среднем 52 %) (рис. 4В). Доля младших копеподитов составила в среднем 33 %, старших копеподитов — 13 %. В данном слое отмечены взрослые особи (около 3 %), чего не было зарегистрировано в предыдущие сезоны; вероятно, это было обусловлено заглублением термоклина и перемешиванием вод в осенний сезон. В промежуточном слое преобладали копеподитные стадии (младшие копеподиты — 47–86 %, старшие копеподиты — 12–43 % всех особей в популяции), доли науплиальных стадий и взрослых особей в среднем не превышали 4 %. В слое ниже вершины галоклина доминировали младшие копеподиты, их доля изменялась от 62 до 74 %; доля старших копеподитов варьировала от 24 до 38 %, доля науплиусов не превышала 0,3 %, взрослых особей — 3 %, среди последних абсолютное большинство формировали самки (более 90 %). В прибрежной зоне преобладали науплиусы, их доля варьировала от 60 до 100 % (в среднем 75 %); остальную часть популяции составляли младшие копеподиты; старшие копеподиты и взрослые особи не отмечены.

Выявлено наличие прямой положительной средней связи между общей численностью вида и придонной солёностью вод ЮВБ по данным трёх сезонов ($R = 0,51$; $p = 0,002$; $n = 31$). Весной при ещё не прогревом поверхностном слое воды, когда температура на поверхности была ниже придонной (средняя поверхностная температура $+5,2$ °C, у дна $+6,0$ °C), отмечена высокая положительная прямая корреляция между общей численностью вида и придонной солёностью ($R = 0,70$; $p = 0,002$; $n = 15$) и температурой придонных вод ($R = 0,60$; $p = 0,009$; $n = 15$). Особенностью вертикального распределения вида было то, что в поверхностном слое воды массово обитали науплиусы. Кроме того, выявлена средняя отрицательная корреляция между численностью науплиусов и поверхностной температурой воды ($R = -0,64$; $p = 0,005$; $n = 15$). Летом обнаружены высокая положительная корреляция между численностью старших копеподитов и половозрелых особей и солёностью вод ($R = 0,83$; $p = 0,021$; $n = 7$) и высокая отрицательная корреляция между численностью младших копеподитов и температурой воды ($R = -0,87$; $p = 0,011$; $n = 7$). Осенью значимых корреляций между численностью рачков и термохалинными показателями в ВКС не выявлено. В слое ниже начала галоклина отмечены отрицательная средняя корреляция между общей численностью всех стадий каляниды и придонной температурой воды ($R = -0,54$; $p = 0,019$; $n = 15$) и положительная средняя связь между численностью всех стадий и придонной солёностью ($R = 0,48$; $p = 0,035$; $n = 15$).

Размерный состав. Популяция была представлена разными возрастными стадиями, каждая из которых имела свои размерные характеристики. Длина тела науплиусов изменялась в пределах 0,18–0,43 мм, причём самые крупные науплиусы обнаружены в весенний период (табл. 1). Длина младших копеподитов (I–III стадий) варьировала в пределах 0,45–0,70 мм, старших копеподитов (IV–V стадий) — от 0,88 до 1,38 мм (табл. 1). Длина взрослых половозрелых особей составляла 1,01–1,63 мм, при этом длина самок была больше, чем самцов (табл. 1), что часто наблюдается у веслоногих ракообразных. Все возрастные группы, кроме младших копеподитов, были крупнее весной, чем летом и осенью.

Науплиусы были достоверно мельче летом, чем весной и осенью ($F = 32,7$; $P < 0,001$); размеры весенних и осенних науплиусов достоверно не отличались ($F = 32,7$; $P = 0,013$). Младшие копеподиты весной были мельче, чем летом и осенью ($F = 34,2$; $P < 0,001$). Размеры старших копеподитов достоверно отличались во все сезоны; весной особи были самыми крупными, а осенью — самыми мелкими ($F = 13,0$; $P < 0,001$). Весной и летом длина самок не отличалась ($F = 6,2$; $P = 0,35$); осенью длина самок была меньше, чем весной ($F = 6,2$; $P = 0,002$), но статистически эти различия были незначимы ($F = 6,2$; $P = 0,098$). У самцов достоверных отличий размеров тела во все сезоны не выявлено ($F = 2,5$; $P = 0,092$).

Таблица 1. Средняя длина и диапазон её изменчивости (в скобках) у разновозрастных особей *Pseudocalanus acuspes* (мм) в апреле 2017 г., июле 2022 г. и ноябре 2021 г.

Table 1. Mean body length and its range (in parentheses) in *Pseudocalanus acuspes* individuals of different age (mm) in April 2017, July 2022, and November 2021

Стадия	Апрель 2017 г.	Июль 2022 г.	Ноябрь 2021 г.
Науплиусы	0,31 (0,20–0,43)	0,19 (0,15–0,25)	0,28 (0,18–0,38)
Копеподиты I–III	0,61 (0,45–0,78)	0,81 (0,70–0,93)	0,69 (0,50–0,80)
Копеподиты IV–V	1,19 (0,88–1,38)	1,10 (0,95–1,23)	0,95 (0,88–1,05)
Самки	1,36 (1,20–1,63)	1,34 (1,18–1,55)	1,25 (1,03–1,49)
Самцы	1,25 (1,05–1,33)	1,19 (1,01–1,30)	1,24 (1,18–1,46)

ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ термохалинных условий в ЮВБ в период нашего исследования позволил выделить следующие закономерности: температура ниже галоклина в более солёном слое менялась незначительно во все сезоны, её колебания составили менее 1 °С, величины солёности в верхнем слое воды практически не изменялись. Положение и структура галоклина варьировали в небольших пределах. В ЮВБ сильная стратификация вод по плотности затрудняет вертикальный водообмен и препятствует аэрации глубинных вод. В это время температура слоя воды от поверхности до начала скачка плотности (до верхней границы галоклина) преимущественно формировалась за счёт конвекции и варьировала в широких пределах; температура ниже галоклина во все сезоны была практически постоянной. Вертикальное распределение солёности летом 2022 г. и осенью 2021 г. было сходным, а весной 2017 г. отличалось: тогда в придонном слое была зарегистрирована повышенная солёность, до 14 PSU, а в другие сезоны значение не превышало 12 PSU. Выявленные особенности весеннего сезона 2017 г. обусловлены, вероятно, значительным поступлением североморских вод в Балтику в 2014–2016 гг. [Naumann et al., 2016]. Большие заливы североморских вод наблюдаются нерегулярно, при этом солёная, более плотная и богатая кислородом вода распространяется по впадинам Балтийского моря [Matthäus et al., 2006]; это, видимо, и было зафиксировано весной 2017 г.

Численность *P. acuspes* в ЮВБ в период исследований варьировала от 0,01 до 57,9 тыс. экз.·м⁻³, причём его доля в общей численности и биомассе зоопланктона составляла 13–29 %, что позволило отнести его к субдоминантным видам зоопланктона ЮВБ. Большинство особей *P. acuspes*, особенно старшие копеподиты и взрослые особи, встречались глубже 55 м, в слое воды с повышенной солёностью — ниже начала галоклина, тогда как в прибрежной зоне были отмечены только единичные науплиусы. Таким образом, в ЮВБ максимальное обилие *P. acuspes* выявлено глубже 55 м.

Весной зафиксирована высокая доля ювенильных особей рачков, особенно науплиальных стадий, что свидетельствует об активном размножении популяции в этот период при низкой температуре воды (+4...+7 °С), предпочтительной для аркто-бореального вида *P. acuspes*. Анализ количественных данных по другим районам Балтики показал, что максимальные значения его численности в Борнхольмском бассейне были зарегистрированы весной — 869 тыс. экз.·м⁻³ в апреле 2003 г. и 618 тыс. экз.·м⁻³ в мае 2002 г. [Renz, 2006]. В Гданьском заливе наибольшая численность рачков также отмечена весной — 11 тыс. экз.·м⁻³ в марте 2007 г. [Dzierzbicka-Glowacka et al., 2013]. В ЮВБ в ранневесенний период при колебаниях температуры воды в пределах +4...+7 °С численность *P. acuspes* была максимальной и в десятки раз превышала показатели летнего и осеннего сезонов. Нельзя исключить, что его высокая численность весной 2017 г. стала следствием

поступления североморских вод в ЮВБ, которое фиксировали в 2014–2016 гг. [Naumann et al., 2016]. Отмечено увеличение придонной солёности в апреле 2017 г.; оно могло благоприятно повлиять на развитие *P. acuspes* в этом районе, однако не исключено, что с адвекцией вод сюда могли проникнуть особи из западных районов моря.

Анализ данных о количественном развитии *P. acuspes* в термохалинных условиях других акваторий показал следующее. В северной части Тихого океана, в Авачинской бухте, *P. acuspes* доминировал во все сезоны 1988–1989 гг., составляя 20–55 % численности копепод, а массовым он был летом и осенью [Samatov, 2001], при колебаниях поверхностной температуры в июле и августе от +11 до +21 °C [Потапов, 2014] и при изменениях солёности в пределах 1–25 PSU, достигая максимума при 32 PSU в придонном слое [Лепская и др., 2014]. В Чукотском море обитают четыре вида, относящихся к *Pseudocalanus*; среди них *P. acuspes* составляет от 50 до 90 % биомассы всех видов рода, при этом в областях с температурой воды выше +10 °C его численность снижается [Ershova et al., 2017]. В Белом море идентифицированы два вида — *P. minutus* и *P. acuspes* [Markhaseva et al., 2012]. Летом температура воды в открытых районах Белого моря не превышает +15 °C, а в прибрежных районах поднимается до +20 °C, тогда как зимой она снижается до отрицательных величин. При этом в открытом море солёность составляет 28–30 PSU, а в прибрежных районах существенно меньше — 0–5 PSU [Максимова, Чугайнова, 2014]. В Белом море максимальная интенсивность размножения *P. acuspes* отмечена при температуре воды +9 °C; при её повышении до +12 °C скорость размножения и удельная продукция популяции снижались [Ершова и др., 2016]. Таким образом, *P. acuspes* обитает в диапазоне солёности 1–30 PSU и температуре воды от отрицательных величин до +20 °C.

В ЮВБ хорошо выражена стратификация вод. По многолетним данным, в разные сезоны солёность в поверхностном слое обычно составляет 6–8 PSU, температура воды варьирует в пределах +3...+18 °C. На глубине 55–70 м формируется перманентный галоклин, в придонном слое солёность достигает 9–14 PSU при температуре воды +3,2...+7,0 °C [Дубравин, 2017]. Таким образом, диапазоны изменений солёности и температуры в ЮВБ соответствуют диапазонам, при которых обитает и размножается *P. acuspes*.

В период исследований популяция этого вида была представлена всеми возрастными группами, включая зрелых самок и самцов. Ранее показано, что в южной части Балтики на протяжении года формировалось только одно поколение *P. acuspes*. При этом максимальная численность науплиев была отмечена в марте, копеподитов I стадии — в мае, копеподитов II стадии — в июле, копеподитов III–IV стадий — в сентябре и октябре; зимующая группа обычно состояла из старших копеподитов и взрослых особей [Renz, Hirche, 2004]. В ЮВБ, по нашим данным, доля самцов была крайне мала: весной и летом она не превышала 5 %, осенью возросла до 10 % численности половозрелой части популяции. Низкая доля самцов может быть обусловлена меньшей продолжительностью их жизни: они, в отличие от самок, достигнув половозрелости, перестают питаться [Corkett, McLaren, 1979; Renz, Hirche, 2004]. В западных районах Балтийского моря (Арконский и Борнхольмский бассейны) соотношение самцов и самок в апреле — июле 2004 г. было 1 : 5 [Renz, Hirche, 2004]. Наличие всех возрастных стадий, включая взрослых особей, позволило отнести популяцию этого вида в ЮВБ к самовоспроизводящейся. Для более полной характеристики сезонного цикла развития и размножения вида в условиях ЮВБ необходимы более частые сборы материала в течение одного года. В весенний период почти все возрастные группы рачков были крупнее, чем летом и осенью. У копепод существует значительная сезонная и межгодовая изменчивость размеров тела, что во многом обусловлено ключевыми факторами среды — температурой воды и обеспеченностью пищей, влияющими на продолжительность прохождения и рост разных возрастных стадий [Бродский и др., 1983]. Температура воды может детерминировать более 90 % изменчивости скорости роста копепод [Huntley, Lopez, 1992]. Вероятно, более крупные особи в весенний период формируются при низких температурах.

В ЮВБ размеры половозрелых самок *P. acuspes* варьировали в пределах 1,03–1,63 мм, самцов — 1,01–1,46 мм. Максимальные размеры особей, 1,05–1,63 мм, зарегистрированы в весенний период при низкой температуре воды во всей водной толще. В летний период в Авачинской бухте Тихого океана половозрелые *P. acuspes* достигали 1,45–2,20 мм [Samatov, 2001], в Белом море — 0,95–1,81 мм [Markhaseva et al., 2012]. Таким образом, *P. acuspes* в Балтийском море имел минимальные размеры в сравнении с размерами представителей этого вида из других районов Северного полушария.

Распределение *P. acuspes* по акватории ЮВБ является неравномерным, скопления численности и биомассы выявлены в открытой части моря глубже 55–65 м, где выражен галоклин. Более мелкие размеры половозрелых особей в Балтийском море, по сравнению с таковыми в других районах его ареала, и низкая доля самцов в популяции обусловлены, по-видимому, изолированностью балтийской популяции от других. Предположительно, аркто-бореальный вид *P. acuspes* сохранился в акватории Балтийского моря как элемент холодноводной реликтовой фауны в результате геологических ледниковых процессов, происходивших около 10 тыс. лет назад [Renz, 2006]. Гидрологические условия Балтийского моря и особенности экологии арктического вида *P. acuspes* способствовали его выживанию в более южных широтах, на краю ареала. Однако выявленные особенности структуры популяции и мелкие размеры особей позволяют предположить, что популяция рачков в Балтийском море находится в субоптимальных условиях.

Выводы:

1. В зоопланктоне юго-восточной части Балтийского моря выявлены существенные вариации численности и биомассы *Pseudocalanus acuspes* в разные годы и сезоны. Вид формировал в среднем 17–29 % общей биомассы зоопланктона, что позволило охарактеризовать его как субдоминантный в планктонном сообществе. Весной 2017 г. количественные показатели *P. acuspes* были в 4–10 раз выше, чем летом и осенью в последующие годы, что обусловлено, вероятно, повышенной солёностью придонных вод, благоприятной для развития вида в условиях Балтийского моря.
2. В ЮВБ максимальные численности *P. acuspes* отмечены на северо-восточном склоне Гданьской впадины, при этом в прибрежной зоне вид был малочислен и представлен младшими ювенильными стадиями. Анализ вертикального распределения *P. acuspes* показал, что весной и осенью его максимальная численность и биомасса наблюдались глубже верхней границы галоклина (глубже 55 м), тогда как летом — в холодном промежуточном слое. Выявлено наличие прямой положительной средней связи между общей численностью вида и придонной солёностью вод ЮВБ.
3. Популяция *P. acuspes* в ЮВБ была представлена всеми возрастными стадиями — науплиусами, копеподами и половозрелыми особями. В весенний период отмечена максимальная доля науплиусов (в среднем 70 %), что указывает на размножение вида при низкой температуре воды, предпочтительной для аркто-бореальных видов копепод. В другие сезоны в популяции преобладали копеподиты, преимущественно младшие стадии; осенью увеличилась доля старших возрастных групп. Половозрелые особи были представлены в основном самками, доля самцов была низкой.
4. Размеры половозрелых особей *P. acuspes* варьировали в пределах 1,01–1,63 мм, что меньше, чем в других акваториях Северного полушария.

Работа выполнена в рамках государственного задания Минобрнауки России для ИО РАН (тема № FMWE-2024-0025).

Благодарность. Авторы благодарны заведующей лаборатории морской экологии Е. Е. Ежовой за поддержку этого исследования и сотрудникам лаборатории — за помощь в сборе материала. Авторы глубоко признательны рецензентам за ценные замечания и рекомендации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Александров С. В., Жигалова Н. Н., Зезера А. С. Многолетняя динамика зоопланктона в юго-восточном районе Балтийского моря // *Биология моря*. 2009. Т. 35, № 4. С. 241–248. [Aleksandrov S. V., Zhigalova N. N., Zezera A. S. Long-term dynamics of zooplankton in the southeastern Baltic Sea. *Biologiya morya*, 2009, vol. 35, no. 4, pp. 241–248. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/owdxqjb>
2. Бродский К. А., Вышкварцева Н. В., Кос М. С., Мархасева Е. Л. *Веслоногие ракообразные (Copepoda: Calanoida) морей СССР и сопредельных вод*. Ленинград : Наука, 1983. 358 с. (Определители по фауне СССР, издаваемые ЗИН АН СССР ; № 135). [Brodsky K. A., Vyshkvaritseva N. V., Kos M. S., Markhaseva E. L. *Veslonogie rakoobraznye (Copepoda: Calanoida) morei SSSR i sopredel'nykh vod*. Leningrad : Nauka, 1983, 358 p. (Opredeliteli po faune SSSR, izdavaemye ZIN AN SSSR ; no. 135). (in Russ.)]
3. Виноградов М. Е., Шушкина Э. А. *Функционирование планктонных сообществ эпипелагиали океана*. Москва : Наука, 1987. 240 с. [Vinoogradov M. E., Shushkina E. A. *Funktsionirovanie planktonnykh soobshchestv epipelagiali okeana*. Moscow : Nauka, 1987, 240 p. (in Russ.)]
4. Дубравин В. Ф. *Эволюция термохалинной структуры вод Балтийского моря* / Институт океанологии им. П. П. Ширшова РАН. Москва : Перо, 2017. 438 с. [Dubravin V. F. *Evolution of the Thermohaline Structure of the Baltic Sea Waters* / P. P. Shirshov Institute of Oceanology RAS. Moscow : Pero, 2017, 438 p. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/yagxfr>
5. Ершова Е. А., Кособокова К. Н., Воробьева О. В. Изменение интенсивности размножения двух видов копепод рода *Pseudocalanus* в Белом море в зависимости от температуры // *Океанология*. 2016. Т. 56, № 4. С. 592–598. [Ershova E. A., Kosobokova K. N., Vorobieva O. V. Changes in the egg production rate of two copepod species of the genus *Pseudocalanus* in relation to temperature in the White Sea. *Okeanologiya*, 2016, vol. 56, no. 4, pp. 592–598. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.7868/S0030157416040031>
6. Лепская Е. В., Тепнин О. Б., Коломейцев В. В., Устименко Е. А., Сергеев Н. В., Виноградова Д. С., Свириденко В. Д., Походина М. А., Щеголькова В. А., Максименков В. В., Полякова А. А., Галямов Р. С., Горин С. Л., Коваль М. В. Исторический обзор исследований и основные результаты комплексного экологического мониторинга Авачинской губы в 2013 г. // *Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана*. 2014. № 34. С. 5–21. [Lepskaya E. V., Tepnin O. B., Kolomeitsev V. V., Ustimenko E. A., Sergeenko N. V., VINOgradova D. S., Sviridenko V. D., Pokhodina M. A., Schegolkova V. A., Maksimenkov V. V., Polyakova A. A., Galyamov R. S., Gorin S. L., Koval M. V. Historical review of studies of Avachinskaya Bay and principle results of complex ecological monitoring 2013. *Issledovaniya vodnykh biologicheskikh resursov Kamchatki i severo-zapadnoi chasti Tikhogo okeana*, 2014, no. 34, pp. 5–21. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/stahaf>
7. Максимова М. П., Чугайнова В. А. *Гидрохимический и гидрологический режим прибрежной зоны Белого моря. Марикультура*. Москва : ИИУ МГОУ, 2014. 200 с. [Maksimova M. P., Chugainova V. A. *Gidrokhimicheskii i gidrologicheskii rezhim pribrezhnoi zony Belogo morya. Marikul'tura*. Moscow : IPU MGOU, 2014, 200 p. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/naedvs>
8. *Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоёмах : зоопланктон и его продукция* / ред. Г. Г. Винберг, Г. М. Лаврентьева. Ленинград : Гос. НИИ озёрного и речного рыбного хозяйства, 1984. 33 с. [Metodicheskie rekomendatsii po sboru i obrabotke materialov pri gidrobiologicheskikh issledovaniyakh na presnovodnykh vodoemakh : zooplankton i ego produktsiya / G. G. Vinberg, G. M. Lavrent'eva (Eds). Leningrad : Gos. NII ozernogo i rechnogo rybnogo khoz-va, 1984, 33 p. (in Russ.)]
9. Полунина Ю. Ю., Кречик В. А., Пака В. Т. Пространственная изменчивость зоопланктона и гидрологических показателей вод в южной и центральной части Балтийского моря в позднелетний сезон 2016 г. // *Океанология*. 2021. Т. 61, № 6. С. 958–968. [Polunina J. J., Krechik V. A., Paka V. T. Spatial

- variability of zooplankton and hydrological indicators of the waters of the southern and central Baltic Sea in late summer of 2016. *Okeanologiya*, 2021, vol. 61, no. 6, pp. 958–968. (in Russ.)). <https://doi.org/10.31857/S0030157421060113>
10. Потапов В. В. Гидрологическая характеристика Авачинской губы // *Фундаментальные исследования*. 2014. № 9–10. С. 2227–2231. [Potapov V. V. Hydrological characteristics of Avachinskaya Bay. *Fundamental'nye issledovaniya*, 2014, no. 9–10, pp. 2227–2231. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/socjuv>
 11. Шука Т. А. Характеристика современного состояния зоопланктона Балтийского моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.16. Москва, 2002. 28 с. [Shchuka T. A. *Kharakteristika sovremennogo sostoyaniya zooplanktona Baltiiskogo morya* : avtoref. dis. ... kand. biol. nauk : 03.00.16. Moscow, 2002, 28 p. (in Russ.)]
 12. Bucklin A., Frost B., Bradford-Grieve J., Allen L., Copley N. Molecular systematic and phylogenetic assessment of 34 calanoid copepod species of the Calanidae and Clausocalanidae. *Marine Biology*, 2003, vol. 142, iss. 2, pp. 333–343. <https://doi.org/10.1007/s00227-002-0943-1>
 13. Corkett C. J., McLaren I. A. The biology of *Pseudocalanus*. *Advances in Marine Biology*, 1979, vol. 15, pp. 1–231. [https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(08\)60404-6](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(08)60404-6)
 14. Dzierzbicka-Glowacka L., Kalarus M., Janecki M., Musialik M., Mudrak S., Żmijewska M. I. Population dynamics of *Pseudocalanus minutus elongatus* in the Gulf of Gdansk (southern Baltic Sea) – experimental and numerical results. *Journal of Natural History*, 2013, vol. 47, iss. 5–12, pp. 715–738. <https://doi.org/10.1080/00222933.2012.722698>
 15. Ershova E. A., Questel J. M., Kosobokova K., Hopcroft R. R. Population structure and production of four sibling species of *Pseudocalanus* spp. in the Chukchi Sea. *Journal of Plankton Research*, 2017, vol. 39, iss. 1, pp. 48–64. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbw078>
 16. Flinkman J., Aro E., Vuorinen I., Viitasalo M. Changes in northern Baltic zooplankton and herring nutrition from 1980s to 1990s: Top-down and bottom-up processes at work. *Marine Ecology Progress Series*, 1998, vol. 165, pp. 127–136. <https://doi.org/10.3354/meps165127>
 17. Frost B. W. A taxonomy of the marine calanoid copepod genus *Pseudocalanus*. *Canadian Journal of Zoology*, 1989, vol. 67, no. 3, pp. 525–551. <https://doi.org/10.1139/z89-077>
 18. Grabbert S., Renz J., Hirche H.-J., Bucklin A. Species-specific PCR discrimination of species of the calanoid copepod *Pseudocalanus*, *P. acuspes* and *P. elongatus*, in the Baltic and North seas. *Hydrobiologia*, 2010, vol. 652, iss. 1, pp. 289–297. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0360-2>
 19. Holmborn T., Goetze E., Pöllupüü M., Põlumäe A. Genetic species identification and low genetic diversity in *Pseudocalanus acuspes* of the Baltic Sea. *Journal of Plankton Research*, 2011, vol. 33, iss. 3, pp. 507–515. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbq113>
 20. Huntley M. E., Lopez M. D. G. Temperature-dependent production of marine copepods: A global synthesis. *The American Naturalist*, 1992, vol. 140, no. 2, pp. 201–242. <https://doi.org/10.1086/285410>
 21. Markhaseva E. L., Abramova A. A., Mingazov N. D. *Pseudocalanus acuspes* (Crustacea: Copepoda) from the White Sea. *Proceedings of the Zoological Institute RAS*, 2012, vol. 316, no. 1, pp. 57–70. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2012.316.1.57>
 22. Matthäus W., Nehring D., Feistel R., Nausch G., Mohrholz U., Lass H. The inflow of highly saline water into the Baltic Sea. In: *State and Evolution of the Baltic Sea, 1952–2005: A Detailed 50-year Survey of Meteorology and Climate, Physics, Chemistry, Biology, and Marine Environment* / R. Feistel, G. Nausch, N. Wasmund (Eds). Hoboken, NJ : Wiley, 2006, pp. 265–309. <https://doi.org/10.1002/9780470283134.ch10>
 23. Möllmann C., Kornilovs G., Sidrevics L. Long-term dynamics of main mesozooplankton species in the central Baltic Sea. *Journal of Plankton Research*, 2000, vol. 22, iss. 11, pp. 2015–2038. <https://doi.org/10.1093/plankt/22.11.2015>
 24. Naumann M., Nausch G., Mohrholz V. A succession of four major Baltic inflows in the period 2014–2016 – an overview of propagation and environmental change. In: *Multiple Drivers for Earth System Changes in the Baltic Sea Region* : proceedings of the 1st Baltic Earth Conference, 2016, pp. 13–17. (International Baltic Earth Secretariat Publication ; no. 9).
 25. *Recommendations on Methods for Marine Biological Studies in the Baltic Sea. Mesozooplankton Biomass Assessment* / Working Group 14 ;

- L. Hernroth (Ed.). Uppsala : The Baltic Marine Biologists, 1985, 26 p. (The Baltic Marine Biologists Publ. ; no. 10).
26. Renz J. *Life Cycle and Population Dynamics of the Calanoid Copepod Pseudocalanus spp. in the Baltic Sea and North Sea* : PhD Thesis / Universität Bremen. Bremen, 2006, 134 p. <https://epic.awi.de/id/eprint/15646/>
 27. Renz J., Hirche H.-J. Life cycle of *Pseudocalanus acuspes* in the Baltic Sea. In: *2004 ICES Annual Science Conference, Vigo, Spain*. ICES CM, 2004, L:20, pp. 1–11. <https://doi.org/10.17895/ices.pub.25349554>
 28. Renz J., Mengedot D., Hirche H.-J. Reproduction, growth and secondary production of *Pseudocalanus elongatus* Boeck (Copepoda, Calanoida) in the southern North Sea. *Journal of Plankton Research*, 2008, vol. 30, iss. 5, pp. 511–528. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbn016>
 29. Renz J., Peters J., Hirche H.-J. Life cycle of *Pseudocalanus acuspes* Giesbrecht (Copepoda, Calanoida) in the Central Baltic Sea: II. Reproduction, growth and secondary production. *Marine Biology*, 2007, vol. 151, iss. 2, pp. 515–527. <https://doi.org/10.1007/s00227-006-0510-2>
 30. Samatov A. D. *Pseudocalanus* species (Copepoda: Calanoida) in Avachinskaya Bay, South-eastern Kamchatka. *Russian Journal of Marine Biology*, 2001, vol. 27, iss. 4, pp. 218–226. <https://doi.org/10.1023/A:1011911319002>

SOME FEATURES OF DISTRIBUTION AND POPULATION STRUCTURE OF *PSEUDOCALANUS ACUSPES* (GIESBRECHT, 1881) (COPEPODA, CRUSTACEA) IN THE SOUTHEASTERN BALTIC SEA

Ju. Polunina¹, D. Kazakova^{1,2}, and A. Kondrashov¹

¹Shirshov Institute of Oceanology of RAS, Moscow, Russian Federation

²Immanuel Kant Baltic Federal University, Kaliningrad, Russian Federation

E-mail: jul_polunina@mail.ru

Based on plankton samples collected in the southeastern Baltic Sea (SEB) during research cruises of the Shirshov Institute of Oceanology of RAS, the occurrence, spatial distribution, and size and age structure of the key copepod species, *Pseudocalanus acuspes*, were studied. The current state of the *P. acuspes* population in the SEB remains insufficiently described. Sampling was carried out with a WP2 plankton net ($\varnothing = 56$ cm, mesh size of 100 μ m) in different seasons by vertical stratified haul method. The size and age structure of the *P. acuspes* population was evaluated under microscopes, and specimens were measured from the anterior margin of the cephalothorax to the tip of the caudal rami. Quantitative indicators, especially abundance, were 10-fold higher in the early spring than in summer and autumn. There was a direct positive correlation between the species abundance and salinity of the bottom water layer in the SEB. On the slope of Gdansk Deep, the highest abundance and biomass of this crustacean were noted, while in the coastal zone (down to a depth of 30 m), the species was practically not found, with the exception of single nauplii. Features of the vertical distribution were revealed: in spring and autumn, abundance and biomass of *P. acuspes* were the highest in a water layer below the halocline upper boundary, whereas in summer, in a cold intermediate layer. In different years and seasons, its population was represented by all developmental stages: juveniles (nauplii and copepodites) and adult individuals, mainly females. The proportion of nauplii was the highest in early spring (70% on average). It indicates active reproduction during this season, at water temperature of +4...+7 °C preferred by this arctic species. The size of adult individuals ranged 1.03 to 1.63 mm, and *P. acuspes* were smaller than copepods of other reported populations inhabiting various areas of the World Ocean.

Keywords: *Pseudocalanus*, abundance, biomass, population structure, zooplankton, southeastern Baltic Sea