

УДК 551.465

СТРУКТУРА МЕЗОПЛАНКТОННОГО СООБЩЕСТВА В ОБЛАСТИ КОНТИНЕНТАЛЬНОГО СКЛОНА ЖЕЛОБА СВЯТОЙ АННЫ (КАРСКОЕ МОРЕ)

© 2015 г. М. В. Флинт, С. Г. Поярков, А. Г. Тимонин, К. А. Соловьев

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

e-mail: m_flint@orc.ru

Поступила в редакцию 14.06.2014 г.

Материалы по зоопланктону и сопутствующие данные по гидрофизике были получены на внешнем Карском шельфе, в области континентального склона и прилежащих глубоководных районах западного отрога желоба Св. Анны в последней декаде сентября 2007 и 2011 гг. Показано, что в наиболее теплое за последние 30 лет 2007 г. биомасса мезопланктона во всех обследованных районах была в 1.5–2 раза выше, чем в относительно холодном 2011 г. Установлено формирование в области континентального склона фронтальной зоны, хорошо выраженной в полях температуры, солености и флуоресценции хлорофилла в поверхностном слое моря. Градиенты температуры во фронтальной зоне достигали 0.25–0.67°C/км, солености – 1.6–4.7 psu/км. С областью склоновой фронтальной зоны было ассоциировано возрастание биомассы мезопланктона, особенно хорошо выраженное в верхних слоях водной толщи. В верхних 50 м биомасса во фронтальном максимуме составляла в среднем 1210 мг/м³ в 2007 г. и 972 мг/м³ в 2011 г., что на два порядка величин выше, чем на внешнем шельфе и глубоководных районах бассейна. Доминировала в склоновом максимуме птеропода *Limacina helicina*, формируя от 40 до 87% биомассы мезопланктона. Склоновая фронтальная зона также проявлялась как хорошо выраженная граница, разделяющая различные по составу и биомассе шельфовое мезопланктонное сообщество и сообщество глубоководной области.

DOI: 10.7868/S0030157415040061

Карское море относится к числу наиболее изученных морей Сибирской Арктики. Не составляет исключения и зоопланктон этого бассейна. Благодаря ранним работам Яшнова [29, 30], Хмызниковой [24–27], Бернштейн [2], Пономаревой [12] и более поздним исследованиям Фомина [21, 22, 23] Зубовой [9], Виноградова с соавторами [3], Хирше с соавторами [36], Нестеровой и Орловой [11] мы имеем данные о видовом составе мезопланктона в разных районах моря, его биомассе и пространственных изменениях количественных параметров сообществ. При всем сравнительно с другими сибирскими морями обилии данных мы до последнего времени не имели детальных представлений о структуре мезопланктонных сообществ в ряде ключевых районов Карского моря, прежде всего в эстуарных районах Оби и Енисея и в области континентального склона в районе желобов Св. Анны и Воронина на севере бассейна. Этим районам свойственна высокая пространственная гетерогенность пелагической среды, существенно влияющая на состав, а главное, количественные параметры, трофические характеристики и продуктивность планктонных сообществ [19, 20, 35, 43]. Перечисленные свойства чаще всего проявляются на пространственных масштабах 10–20 км и менее, но

при этом имеют огромное влияние на функционирование морских экосистем [18, 32, 35]. Выявление этих свойств требует не только существенно более детальных, чем стандартные планктонные съемки, исследований планктонных сообществ, но и параллельного анализа физических свойств среды, что позволяет установить связи среда–биота, определяющие уникальные локальные свойства пелагических сообществ. Работы с использованием такого подхода были выполнены в последние годы в эстуарных областях Оби и Енисея. Они позволили выявить скопления растительного мезопланктона с биомассой в 5–10 раз более высокой, чем в фоновых районах Карского шельфа, формирующие уникальные “биологические фильтры” на пути поступающего с речным стоком аллохтонного вещества, и определить устойчивую приуроченность скоплений к определенным областям эстуарных фронтальных зон [1, 6, 7, 19].

Планктонные сообщества в области континентального склона в желобе Св. Анны практически не исследованы. Отдельные станции, сделанные в этом районе Карского моря [2, 11, 21, 36], говорят лишь об изменении состава зоопланктона при переходе от шельфовых к глубоководным районам бассейна. Между тем, склоновые районы океана, как правило, характеризуются увели-

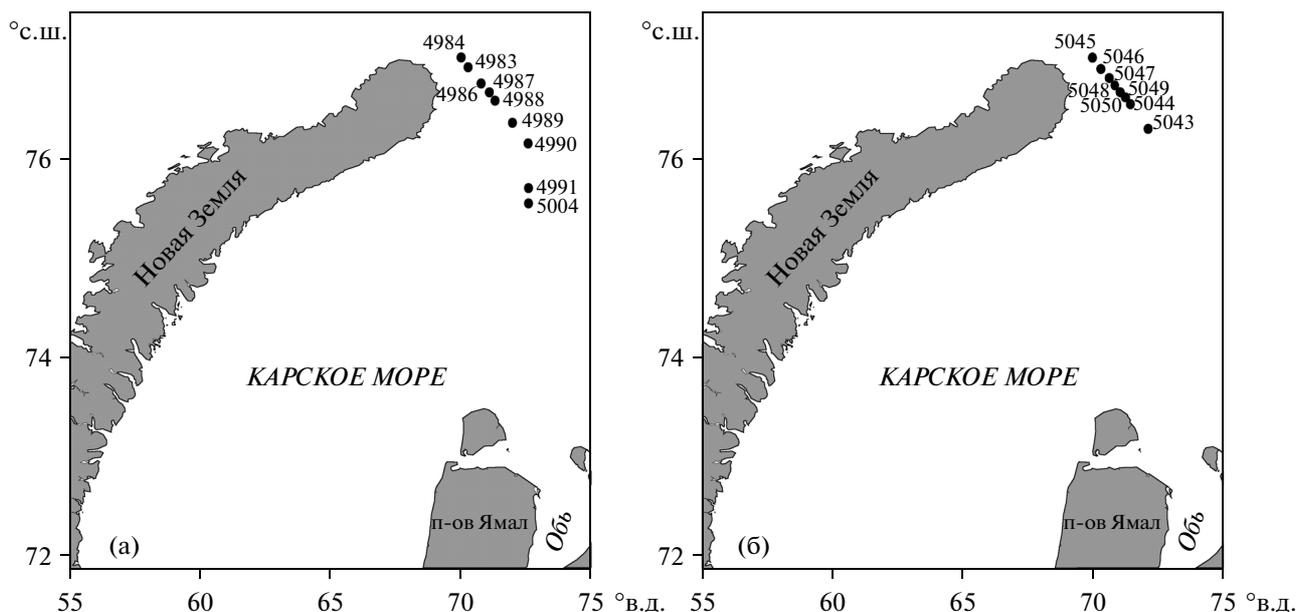


Рис. 1. Схема положения разрезов и станций в 2007 г. (а) и 2011 г. (б).

чением биомассы планктона и повышенной продуктивностью [15, 18, 31, 32, 35, 43], которые в Карском море до настоящего времени не выявлены. По имеющимся данным западный отрог желоба Св. Анны является областью интенсивного поступления в Карский бассейн с севера модифицированных атлантических вод [14, 42, 44]. Это находит подтверждение и в распределении зоопланктона [24]. При этом есть доказательства того, что в летнее течение в этом районе имеет обратное направление – с юго-запада на северо-восток, т.е. из Карского бассейна в Арктику [39, 40]. Какова роль склоновых гидрофизических процессов в желобе Св. Анны во взаимодействии экосистем арктического шельфа и глубокого бассейна, поступлении арктической и баренцево-морской планктонной фауны в Карское море, насколько резко выражена граница между мезопланктонными сообществами шельфа и глубоководных районов – эти вопросы до настоящего времени также не ясны. Нет сведений и о том, влияют ли процессы, ассоциированные с континентальным склоном, на биологическую продуктивность.

Задачей настоящей работы было исследовать структуру мезопланктонных сообществ, оценить ее связь со структурой гидрофизических полей и гидрофизическими процессами в области континентального склона западного отрога желоба Св. Анны.

РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЙ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследований включал в себя область континентального склона и прилегающие шельфовые и глубоководные области в западном отроге желоба Св. Анны на севере Карского моря (рис. 1). Материал был собран 23–30 сентября 2007 г. и 28–29 сентября 2011 г. Глубины в районе работ варьировали от 120–140 м на внешнем шельфе до 510–545 м в глубоководной части желоба. Планктонные пробы в 2007 г. получены сетью Джели (площадь входного отверстия 0.1 м², ячейя фильтрующего конуса 180 мкм), в 2011 г. – многосетевым планктонным пробоотборником MULTI-NET (площадь входного отверстия – 0.125 м², 5 сетей с размером ячейя фильтрующего конуса 180 мкм). Объем профильтрованной сетями воды определялся в первом случае по пробегу сети, во втором – по показаниям счетчика профильтрованной воды. Облавливался весь столб воды от поверхности до дна по слоям 0–50, 50–100, 100–200, 200–300, 300–400, 400–500 м (дно). Пробы фиксировались 4% раствором формальдегида и обрабатывались стандартным способом под биноклем в камере Богорова [37] с определением животных до вида или рода и измерением длины их тела. Индивидуальный сырой вес животных для последующих расчетов популяционной биомассы и общей сырой биомассы сообщества определяли с использованием соотношений между длиной и весом тела для разных видов и групп [5] и номограммам Численко [28].

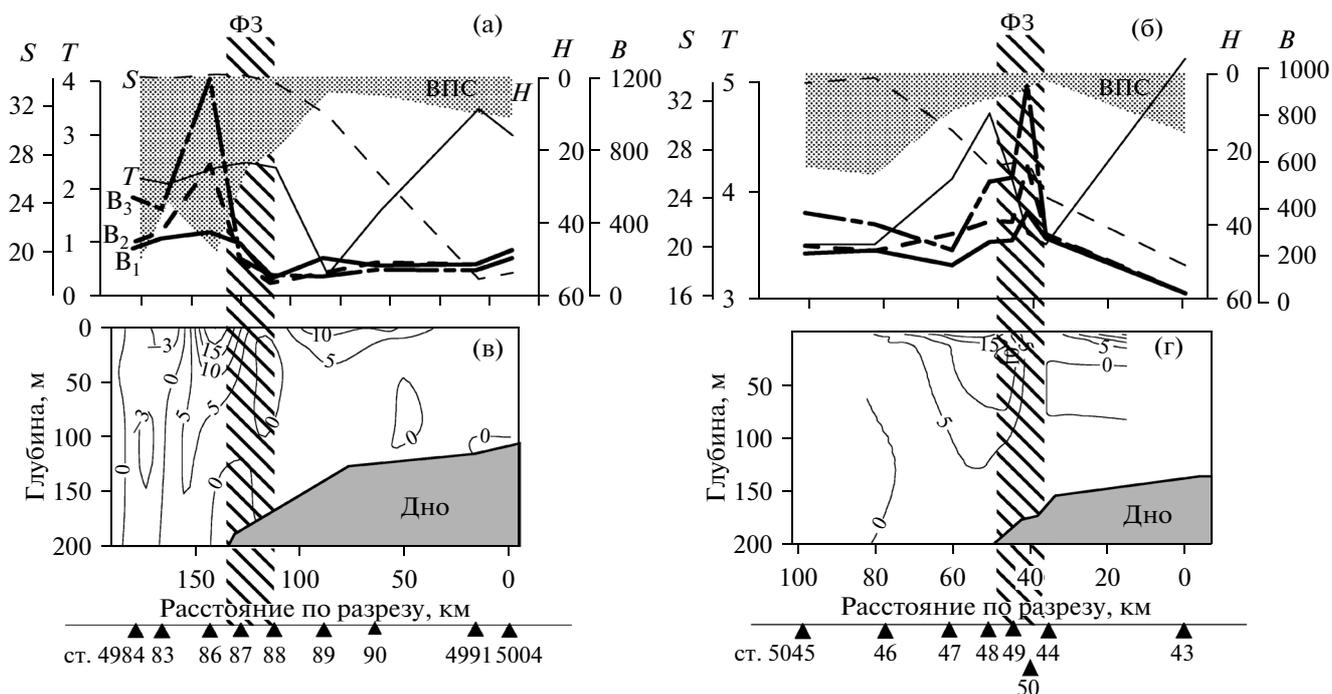


Рис. 2. Распределение средней биомассы мезопланктона (B , $\text{мг}/\text{м}^3$) в слоях 0 м–дно (B_1), 0–100 м (B_2), 0–50 м (B_3), поверхностной температуры (T , $^{\circ}\text{C}$), поверхностной солёности (S , psu), изменение глубины верхнего перемешанного слоя (H , впс) на разрезах 2007 г. (а) и 2011 г. (б); направление и скорости течений в период отбора мезопланктона в 2007 г. (в) и 2011 г. (г). ФЗ – положение фронтальной зоны.

Сопутствующие данные по распределению температуры и солёности в толще воды были получены при вертикальном STD-зондировании (зонд SBE 911) на станциях [8]. Скорости течения рассчитывали геострофическим методом. Данные о температуре, солёности и флуоресценции хлорофилла в поверхностном слое моря были получены при непрерывных измерениях с использованием STD комплекса SeaBird SBE911 и проточного флуориметра.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Океанографические условия. Следующие особенности гидрофизической структуры и динамики представляются нам важными для объяснения особенностей состава и количественного распределения мезопланктона в исследованной области. Над верхней частью континентального склона желоба наблюдалось существенное локальное снижение температуры верхнего перемешанного слоя моря (ВПС). В 2007 г. температура ВПС над внешней областью шельфа составляла $3.0\text{--}3.5^{\circ}\text{C}$, снижалась над склоном до 0.4°C и вновь возрастала в глубоководной части желоба до $2.1\text{--}2.7^{\circ}\text{C}$ (рис. 2а). В 2011 г. наблюдалась похожая картина. Соответствующие цифры были несколько выше, несмотря на то, что по климатическим и ледовым условиям 2011 г. был в целом более холодным, чем

2007 г. [41]. Температура поверхности моря в 2011 г. на шельфе достигала 5.6°C . Над склоном наблюдались резкие изменения температуры – сначала снижение до 3.1°C , затем в 4 км севернее резкое возрастание до $4.5\text{--}4.7^{\circ}\text{C}$ (рис. 2а). В глубоководной части желоба поверхностная температура составляла $3.5\text{--}3.6^{\circ}\text{C}$. Широтная протяженность области с минимальной температурой ВПС была небольшой. В 2007 г. ее можно примерно оценить в 20–30 км, в 2011 г. непрерывная запись параметров поверхностного слоя позволила определить ее более точно в 10–15 км. В оба года над склоном глубина верхнего перемешанного слоя значительно уменьшалась по сравнению с прилегающими районами (рис. 2а, 2б). В 2007 г. она составляла 4 м, а в 2011 г. – 2–4 м. При этом южнее на внешнем шельфе глубина ВПС была 12–16 м, а в глубоководных районах севернее склона она возрастала до 25–50 м. Солёность в верхнем перемешанном слое над бровкой шельфа и над склоном в оба исследованных года плавно возрастала от характерных для северной области шельфа $17.0\text{--}18.0$ psu до $33.5\text{--}34.3$ psu в прилегающих глубоководных районах.

Картина геострофических течений в 2007 и 2011 гг. была сходной (рис. 2в, 2г). В поверхностном слое 0–50 м наблюдалась консолидированная струя северо-восточного переноса вдоль изобат 200–300 м со скоростью в ядре более 20 см/с.

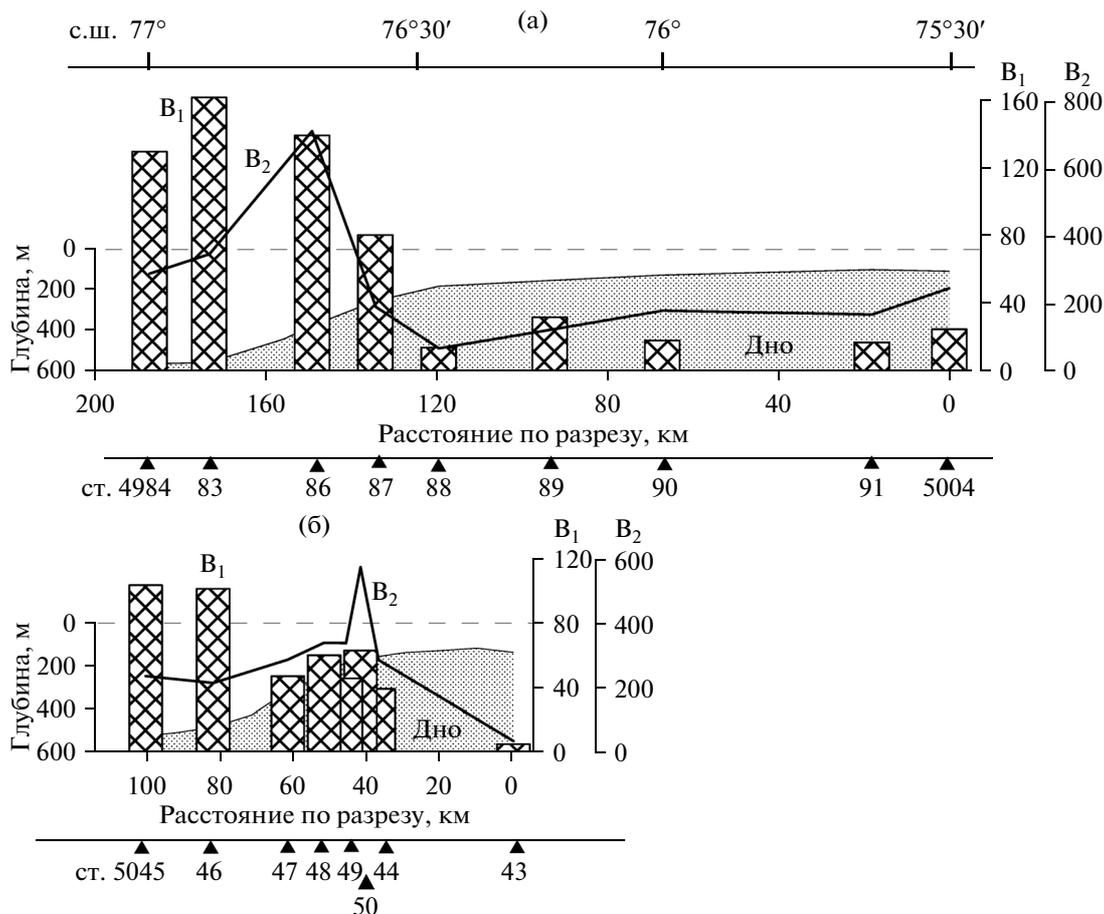


Рис. 3. Распределение суммарной биомассы в столбе воды (B_1 , $г/м^2$) и средней биомассы мезопланктона в слое 0–100 м (B_2 , $мг/м^3$) в области внешнего шельфа, континентального склона и прилежащих глубоководных районах западного отрога желоба Св. Анны в 2007 г. (а) и 2011 г. (б).

Над шельфом над глубинами 120–150 м поток в верхнем 25–50 м слое также был направлен на северо-восток с несколько меньшей скоростью — 10–15 см/с. Потоки разделала узкая область шириной примерно 10–20 км с противотечением юго-западного направления, более выраженным в 2011 г. [8].

Распределение суммарной биомассы мезопланктона. Распределение суммарной биомассы мезопланктона в столбе воды демонстрирует хорошо выраженную тенденцию увеличения с глубиной моря. В 2007 г. в области внешнего шельфа сырая биомасса варьировала в пределах 14.0–18.5 $г/м^2$, над континентальным склоном она увеличивалась до 80.5–139 $г/м^2$ и в прилежащей к склону глубоководной области составляла 129.6–161.5 $г/м^2$ (рис. 3а). Соответствующие цифры для 2011 г. были несколько меньше. Единственное наблюдение на внешнем шельфе дало цифру 5.3 $г/м^2$ (рис. 3б). При детальном обследовании области континентального склона минимальные и максимальные величины биомассы составляли 39.5 и 60.5 $г/м^2$.

В глубоководной части желоба биомасса возрастала до 102–104 $мг/м^2$.

Совершенно иной характер имело распределение биомассы мезопланктона в верхнем 100-метровом слое. В оба года в широтном распределении биомассы наблюдался хорошо выраженный максимум в верхней части склона. В 2007 г. он достигал 720 $мг/м^3$ при биомассе на внешнем шельфе 71–250 $мг/м^3$ и в глубоководной области — 293–351 $мг/м^3$. В 2011 г. биомасса в склоновом максимуме, также как и суммарная биомасса в столбе воды, были ниже, чем в 2007 г. Соответствующие величины составляли: максимум в области склона — 580 $мг/м^3$, внешний шельф — 40 $мг/м^3$, глубоководные районы желоба — 219–240 $мг/м^3$.

Вертикальное распределение биомассы мезопланктона также демонстрировало специфические черты в области континентального склона. В 2007 г. над склоном (ст. 4986, рис. 4) в верхнем 50-метровом слое биомасса мезопланктона достигала максимальных для разреза величин —

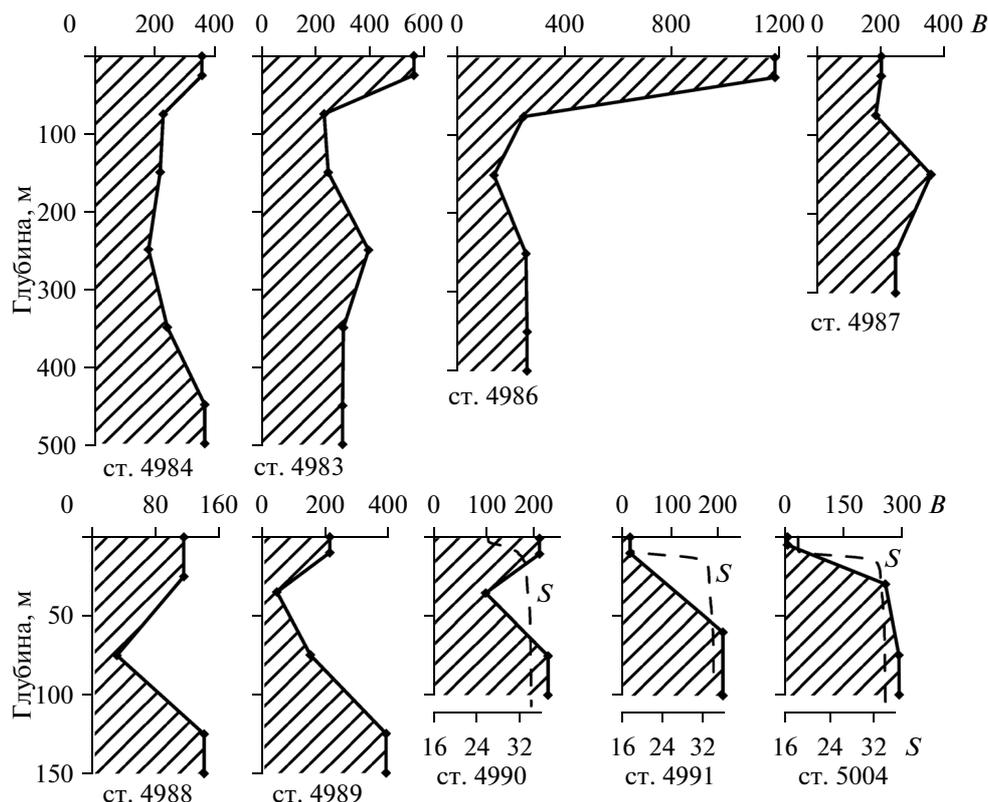


Рис. 4. Вертикальное распределение солености (S , psu) и суммарной биомассы мезопланктона (B , $\text{мг}/\text{м}^3$) в столбе воды на станциях разреза в 2007 г.

1190 $\text{мг}/\text{м}^3$. В глубинных слоях она не превышала 250 $\text{мг}/\text{м}^3$. В области внешнего шельфа и в глубоководных районах наблюдалась типичная для ранней осени картина вертикального распределения мезопланктона — биомасса в поверхностных и глубинных слоях водной толщи была близкой или практически одинаковой. Лишь в южной части внешнего шельфа (станции 4991 и 5004, рис. 4) верхние слои над пикноклином были крайне бедными — менее 15 $\text{мг}/\text{м}^3$, а максимальная биомасса — 200–220 $\text{мг}/\text{м}^3$ наблюдалась ниже пикноклина. В 2011 г. на всех станциях в области склона верхний 50-метровый слой был существенно обогащен мезопланктоном по сравнению с глубинными слоями воды (станции 5044 и 5048–5050, рис. 5). Здесь наблюдались максимальные для разреза величины и биомасса варьировала от 800 до 1260 $\text{мг}/\text{м}^3$ при том, что в глубинных слоях она в основном составляла от 60 до 120 $\text{мг}/\text{м}^3$. Такой характер распределения мезопланктона кроме области склона наблюдался лишь на одной самой глубоководной ст. 5045 (рис. 5). На шельфе (ст. 5043) вертикальное распределение мезопланктона было ровным и биомасса во всех слоях воды практически одинаковой.

Распределение массовых видов мезопланктона. Основу биомассы мезопланктона (>80%) в исследу-

ванной области Карского моря составляли копеподы *Calanus glacialis*, *C. finmarchicus*, *C. hyperboreus*, *Pseudocalanus* sp., *Metridia longa*, хетогнаты *Eukrohnia hamata* и *Parasagitta elegans*, аппендикулярия *Oikopleura vanhoeffeni* и крылоногий моллюск *Limacina helicina*. В разные годы эти виды вносили различный вклад в общую биомассу, но их распределение имело ряд общих черт.

Calanus glacialis. В 2007 г. в глубоководных районах желоба Св. Анны и над склоном этот вид абсолютно доминировал по биомассе в мезопланктонном сообществе (рис. 6а). Севернее бровки шельфа его общая биомасса в столбе воды составляла от 25 до 60 $\text{г}/\text{м}^2$ и резко снижалась до 1.5–4.5 $\text{г}/\text{м}^2$ на внешнем шельфе. В 2011 г. биомасса *C. glacialis* была ниже, чем в 2007 г., и повсеместно близка к биомассе двух других массовых видов интерзональных копепод: *C. finmarchicus*, *C. hyperboreus*. В глубоководной области желоба она характеризовалась величинами 21–23 $\text{г}/\text{м}^2$ в столбе воды и, так же как в 2007 г., резко снижалась над склоном и на шельфе до уровня 1.5–2.5 $\text{г}/\text{м}^2$ (рис. 6б). На фоне этого снижения следует специально отметить небольшой (11.5 $\text{г}/\text{м}^2$) максимум над верхней частью склона, который, как мы увидим ниже, был в большей или меньшей степени характерен

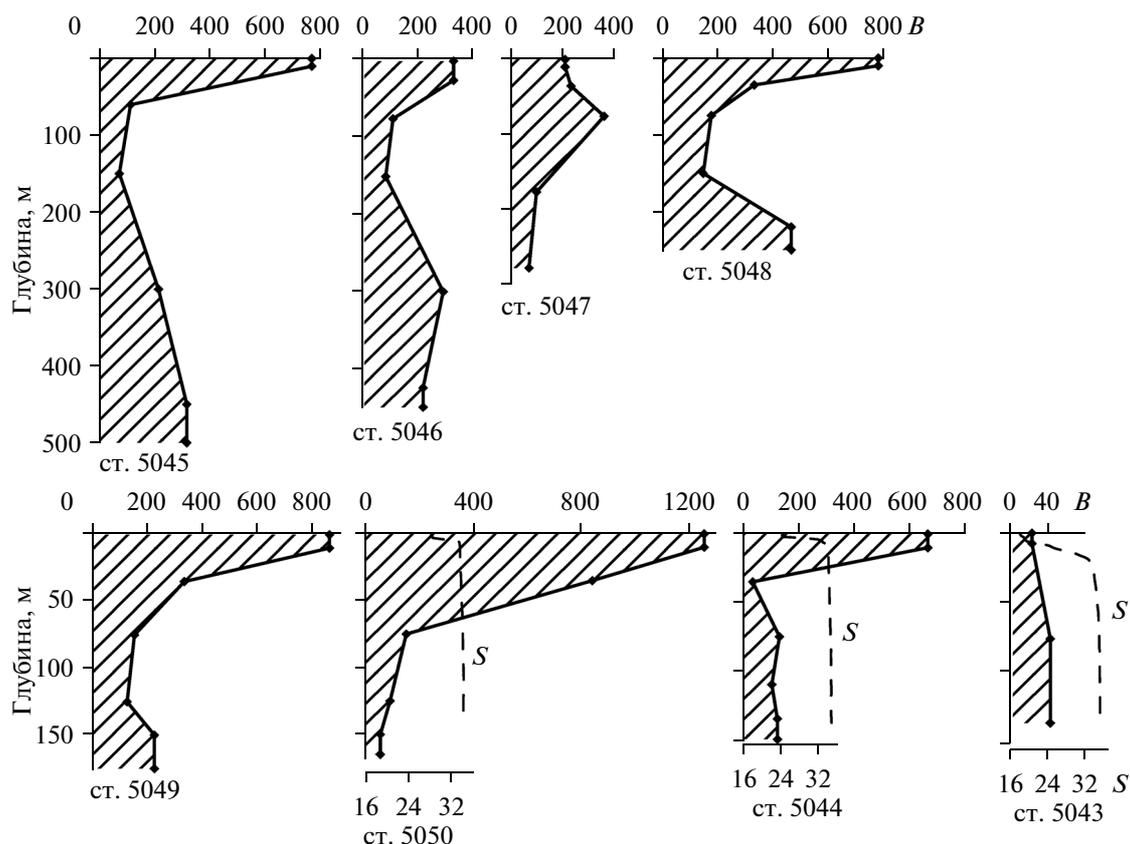


Рис. 5. Вертикальное распределение солености (S , psu) и суммарной биомассы мезопланктона (B , $\text{мг}/\text{м}^3$) в столбе воды на станциях разреза в 2011 г.

и для распределения других массовых видов мезопланктона в 2011 г.

Calanus finmarchicus. В 2007 г. в глубоководном районе и над нижней частью склона биомасса вида составляла $14\text{--}23 \text{ г}/\text{м}^2$ и южнее снижалась до $0.5\text{--}1.0 \text{ г}/\text{м}^2$ (рис. 6а). В 2011 г. *Calanus finmarchicus* имел такой же характер распределения при близком уровне биомассы. Биомасса популяции в глубоководных районах была $12\text{--}20 \text{ г}/\text{м}^2$, над склоном снижалась до $5.0\text{--}6.0 \text{ г}/\text{м}^2$, а на шельфе — до $0.5 \text{ г}/\text{м}^2$ (рис. 6б).

Calanus hyperboreus. В 2007 г. был распределен так же как *C. finmarchicus*. Величины биомассы вида для глубоководной области и нижней части склона составили $9\text{--}14 \text{ г}/\text{м}^2$ в столбе воды, южнее — $0.5\text{--}4.0 \text{ г}/\text{м}^2$ (рис. 6а). В 2011 г. биомасса в глубоководной области варьировала от 5.0 до $16.0 \text{ г}/\text{м}^2$, на шельфе — от 0.5 до $1.5 \text{ г}/\text{м}^2$ (рис. 6б). На фоне четкой тенденции снижения биомассы от глубоководных районов к шельфовым над верхней частью континентального склона вид, так же как *Calanus glacialis*, формировал максимум с биомассой $7.2 \text{ г}/\text{м}^2$.

Pseudocalanus sp. Эта группа включала в себя несколько видов (*P. minutus*, *P. acuspes*, *P. major*),

которые на IV и более молодых возрастных стадиях трудно различались, и в связи с этим при рассмотрении массового материала были объединены. В 2007 г. в распределении этой группы видов прослеживался четкий пик с биомассой $13.5 \text{ г}/\text{м}^2$ над нижней частью континентального склона, при этом биомасса резко снижалась над верхней частью склона и бровкой шельфа до $0.5\text{--}1.0 \text{ г}/\text{м}^2$ (рис. 6в). В глубоководных районах желоба она составляла $6.5\text{--}7.5 \text{ г}/\text{м}^2$, над внешним шельфом — $3.5\text{--}7.0 \text{ г}/\text{м}^2$. В 2011 г. биомасса *Pseudocalanus* sp. в глубоководной области составляла $8.0\text{--}9.5 \text{ г}/\text{м}^2$, на внешнем шельфе снижалась до $<2.5 \text{ г}/\text{м}^2$ (рис. 6е). Так же как и многие другие виды, *Pseudocalanus* sp. формировал небольшой ($8 \text{ г}/\text{м}^2$), но отчетливо видимый в распределении его биомассы максимум в области верхней части континентального склона. Вероятно, мы не наблюдали увеличения биомассы *Pseudocalanus* sp. на внешнем шельфе в 2011 г. из-за недостаточной протяженности разреза на юг. Шельфовая станция была сделана менее, чем в 40 км от бровки шельфа в той области, на которую в 2007 г. приходился отчетливый минимум биомассы группы. Наши наблюдения 2007 г., охватившие южную часть внеш-

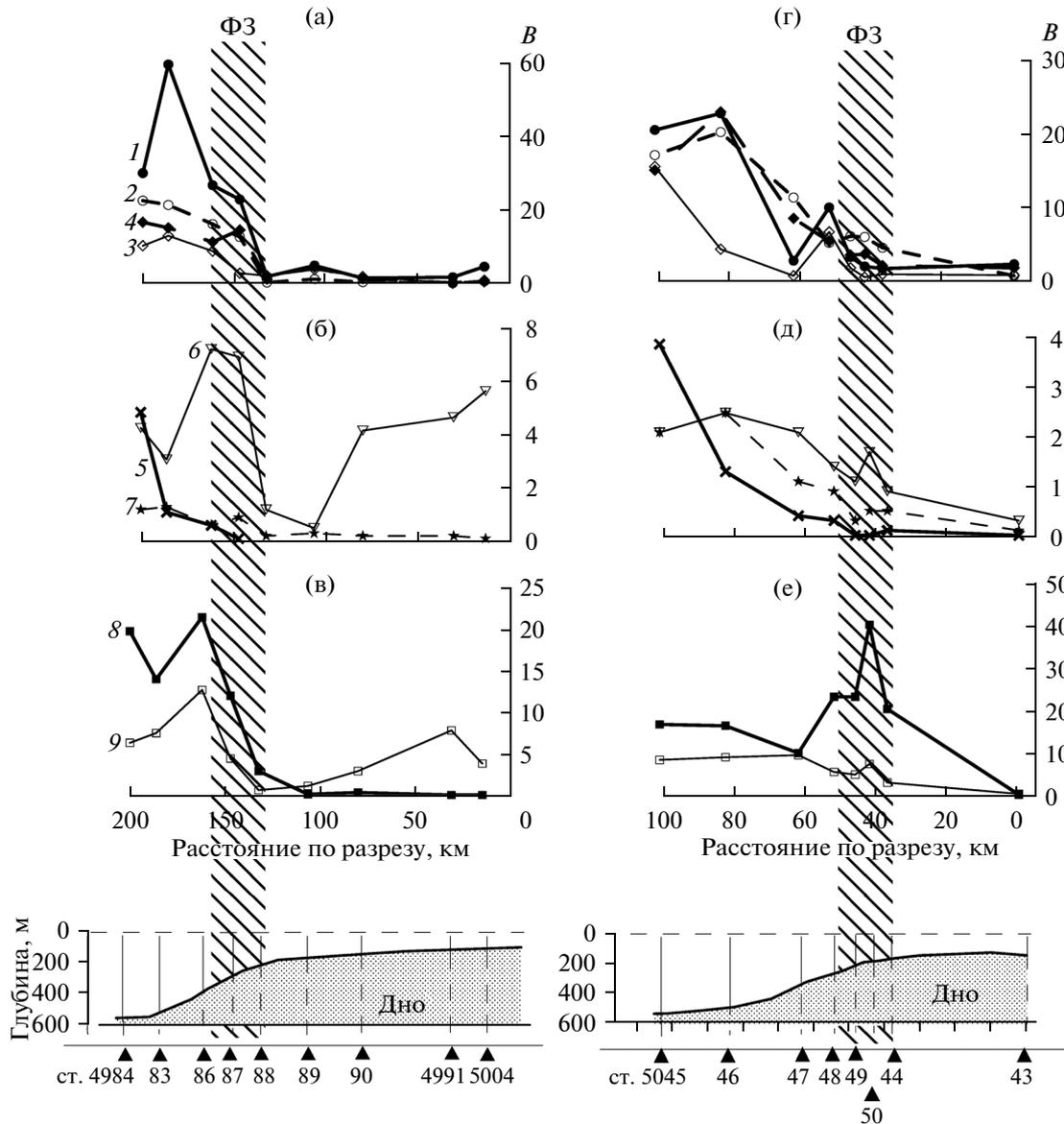


Рис. 6. Распределение биомассы массовых видов мезопланктона в столбе воды (B , $\text{г}/\text{м}^2$) в области внешнего шельфа, склона и прилежащих глубоководных районах западного отрога желоба Св. Анны в 2007 г. (а, б, в) и 2011 г. (г, д, е). 1 – *Calanus glacialis*, 2 – *C. finmarchicus*, 3 – *C. hyperboreus*, 4 – *Metridia longa*, 5 – *Eukrohnia hamata*, 6 – *Parasagitta elegans*, 7 – *Oikopleura vanhoeffeni*, 8 – *Limacina helicina*, 9 – *Pseudocalanus* sp. ФЗ – положение фронтальной зоны.

него шельфа и внутренний шельф, показали, что *Pseudocalanus* sp. давал существенный вклад в биомассу мезопланктона в этих районах [19].

Metridia longa. Вид, совершавший суточные миграции в период исследований и проникавший на шельф в очень незначительном количестве. В 2007 г. его биомасса в глубоководной области желоба и над континентальным склоном составила 12.0–17.0 $\text{г}/\text{м}^2$, над шельфом резко снижалась до 0.1–2.0 $\text{г}/\text{м}^2$ (рис. 6а). В 2011 г. биомасса *M. longa* севернее склона характеризовалась величинами 15.5–23.0 $\text{г}/\text{м}^2$, над склоном – 4.0–9.5 $\text{г}/\text{м}^2$, над внешнем шельфом – 1.5–2.0 $\text{г}/\text{м}^2$ (рис. 6г).

Eukrohnia hamata. В 2007 и 2011 гг. в исследованном районе вид имел одинаковое распределение (рис. 6б, 6д). Его биомасса была максимальной в глубоководной части желоба (4.0–5.0 $\text{г}/\text{м}^2$), снижалась в области склона и достигала минимальных величин (<0.2 $\text{г}/\text{м}^2$) у внешней границы шельфа. Южнее вид исчезал из планктона.

Parasagitta elegans имела принципиально отличный от *Eukrohnia hamata* характер распределения. В 2007 г. максимальная биомасса вида была отмечена над нижней частью континентального склона – 7.0–8.0 $\text{г}/\text{м}^2$, в глубоководных районах она снижалась до 3.0–4.0 $\text{г}/\text{м}^2$ (рис. 6б). Южнее

склонового максимума над самой верхней частью склона и бровкой шельфа биомасса *P. elegans* резко снижалась до минимальных для исследованного района величин — 0.4–1.0 г/м² и южнее над внешнем шельфом возрастала до 4.0–5.5 г/м². В 2011 г. биомасса вида была 2.0–2.5 г/м² и постепенно снижалась в южном направлении до величин 0.8–0.3 г/м² на внешнем шельфе (рис. 6д). На этом фоне над верхней частью склона наблюдался хорошо выраженный локальный максимум биомассы со значениями 1.9 г/м². Очень низкая биомасса *P. elegans* на шельфе в наблюдениях 2011 г. имеет то же объяснение, что дано выше для *Pseudocalanus* sp.

Oikopleura vanhoeffeni была распределена сходно в оба исследованных года. В глубоководных районах желоба биомасса вида составляла 1.5–2.5 г/м² и постепенно снижалась в южном направлении до величин 0.1–0.4 г/м² на внешнем шельфе (рис. 6б, 6д).

Limacina helicina — вид, который давал самый значительный вклад в суммарную биомассу мезопланктона в глубоководной области желоба и над континентальным склоном (20–70%), уступая лишь *Calanus glacialis* в 2007 г. В оба года для распределения вида было характерно наличие хорошо выраженного максимума в области континентального склона (рис. 6в, 6е). В 2007 г. биомасса в склоновом максимуме достигала 23 г/м². В южном направлении от максимума она резко снижалась до уровня 0.1–0.3 г/м² на внешнем шельфе. В глубоководных районах желоба биомасса *L. helicina* составляла 12–14 г/м². В 2011 г. склоновый максимум в распределении *L. helicina* был выражен еще более резко. Биомасса в нем достигала 43 г/м², а в сопредельных склоновых районах составляла 22–24 г/м². В глубоководной области желоба биомасса популяции варьировала от 10.0 до 15.0 г/м², а над внешним шельфом снижалась до минимальных для наших наблюдений величин — 0.1 г/м².

ОБСУЖДЕНИЕ

Рассмотренные материалы по зоопланктону были получены в одном и том же районе Карского моря в годы с различными климатическими и ледовыми условиями [41]. Это дает уникальную для бассейна возможность оценить межгодовую изменчивость биомассы и структуры мезопланктонных сообществ в контексте климатических изменений в регионе. Долговременные наблюдения [41] показали, что 2007 г. был одним из самых теплых за последнюю декаду (уступая лишь 2012 г.) и характеризовался ранним отступлением ледовой кромки весной и существенным сдвигом ее летней границы к северу по сравнению со средне-многолетним положением. Климатические усло-

вия 2011 г. можно характеризовать как средние для последнего десятилетия.

Суммарная биомасса мезопланктона в столбе воды во всех трех обследованных биотопах — на внешнем шельфе, в области склона и прилежащих глубоководных районах западного отрога желоба Св. Анны в 2007 г. была в целом выше, чем в 2011 г. Средние значения биомассы для этих биотопов в 2007 г. составляли соответственно 21.3, 110.1 и 145.7 г/м², в 2011 г. — 5.3, 51.7 и 103.2 г/м². Аналогичные межгодовые различия в биомассе мезопланктона наблюдались и в верхнем 100-метровом слое. Так, 2007 г. на внешнем шельфе — 160 мг/м³, над склоном — 457 мг/м³, в глубоководной части желоба — 324 мг/м³. Соответствующие величины для 2011 г. составляли 39, 373 и 227 мг/м³. Характерной чертой для обоих лет была приуроченность максимальных величин биомассы к области склона (рис. 3, 7а).

Состав мезопланктона в целом, а также группы видов и форм, дающих в исследованном районе Карского моря основной вклад в биомассу в годы с различающимися климатическими условиями, практически не различались. Следует отметить отсутствие ярко выраженного доминирования в группе лидирующих по биомассе видов. Наиболее высокий вклад в общую биомассу мезопланктона в столбе воды в относительно теплом 2007 г. давал *Calanus glacialis*. Популяционная биомасса вида в области склонового максимума достигала 66 г/м², при доле в общей биомассе 12% (рис. 6а). Следующим по вкладу видом была птеропода *Limacina helicina*. Ее биомасса составляла 14.5–20.2 г/м², при 8–16% от суммарной биомассы мезопланктона (рис. 6в). При средних климатических условиях в 2011 г. максимальный вклад в общую биомассу сообщества принадлежал *L. helicina*. Биомасса вида, в зоне склонового максимума, достигала 24.2–41.5 г/м², что составляло 51–65% от суммарной биомассы мезопланктона (рис. 6е). Биомасса птеропод, которая над склоном составляла 47.5–52.0 г/м², была близка к суммарной биомассе трех видов крупных интерзональных копепод в глубоководной области желоба (рис. 6г). В верхнем 50-метровом слое моря *L. helicina* доминировала в биомассе повсеместно, за исключением области внешнего шельфа. Это определялось не только высокой биомассой вида, но и сезонным опусканием массовых интерзональных копепод в более глубокие слои. Доля *L. helicina* в общей биомассе мезопланктона в слое 0–50 м в глубоководной области желоба и над склоном достигала 40–82% в 2007 г. (рис. 8в) и 55–87% в 2011 г. (рис. 8г). В наблюдениях 2007 г. над внешним шельфом доминирующей группой были *Pseudocalanus* sp., их вклад в биомассу достигал 18–51% (рис. 8в).

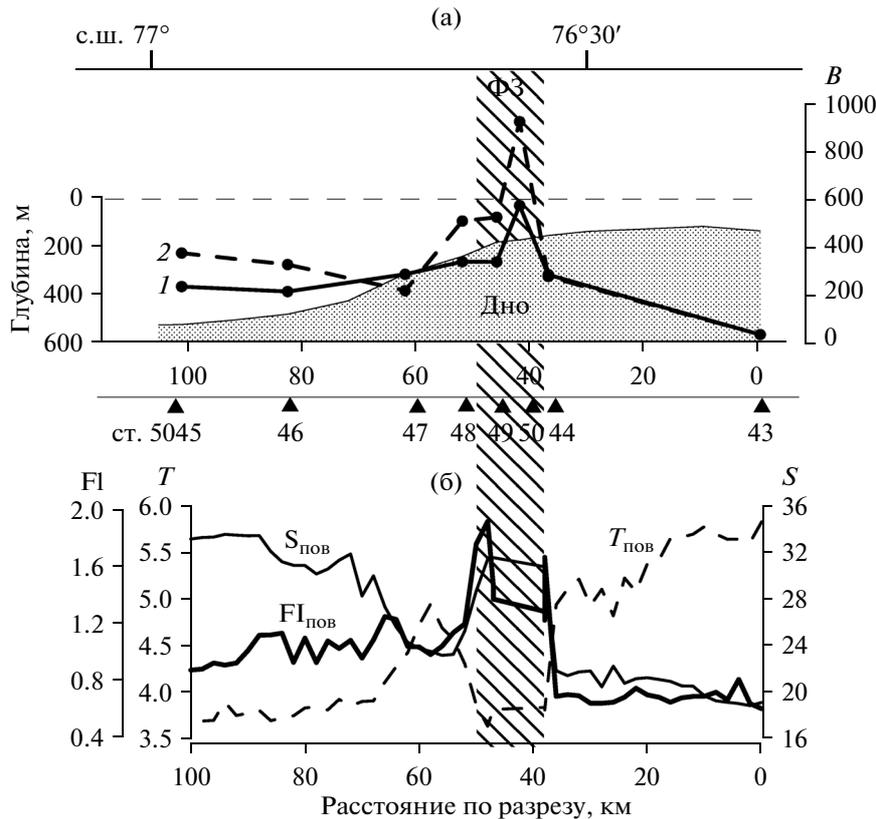


Рис. 7. Распределение средней биомассы мезопланктона ($\text{мг}/\text{м}^3$) в слое 0–100 м (1) и 0–50 м (2) в области внешнего шельфа, склона и прилежащих глубоководных районах западного отрога желоба Св. Анны в 2011 г. — (а); распределение температуры (T° , С), солёности (S , psu) и флуоресценции хлорофилла (FI, усл. ед.) в поверхностном слое во время отбора мезопланктона — (б). ФЗ — положение фронтальной зоны.

Распределение температуры и солёности в районе склона желоба Св. Анны говорит о существовании здесь хорошо выраженной фронтальной зоны. Основой этой фронтальной зоны служит контурное склоновое течение, ядро которого в 2007 и в 2011 гг. наблюдалось в слое 0–100 м (рис. 2), при этом само течение охватывала всю толщу вод до дна [8]. Это склоновое течение является характерной особенностью циркуляции в желобе [39]. Дискретные наблюдения на станциях дают величины горизонтальных градиентов поверхностной температуры и солёности в области склона в 2007 г. $0.1^\circ\text{C}/\text{км}$ и $0.37 \text{ psu}/\text{км}$, в 2011 г. соответственно $0.1^\circ\text{C}/\text{км}$ и $0.61 \text{ psu}/\text{км}$. Очевидно, что эти величины сильно сглажены. Непрерывная регистрация поверхностной температуры и солёности в 2011 г. показала, что во фронтальной зоне над склоном градиенты параметров были существенно выше. Они достигали для температуры $0.25\text{--}0.67^\circ\text{C}/\text{км}$ и для солёности — $1.6\text{--}4.7 \text{ psu}/\text{км}$, что говорит о наличии жестких фронтальных границ в области склона желоба Св. Анны (рис. 7б). В оба года на южной (шельфовой) периферии склонового течения наблюдалось резкое уменьшение глубины верхнего перемешанного слоя до

2–6 м, что, вероятнее всего, указывает на восходящие движения воды в этом районе. Это явление характерно для контурных склоновых течений, так же как и сопутствующее ему опускание вод на северной периферии фронтальной зоны [13, 16, 34, 35, 43]. Подтверждением существования восходящего потока в области склона желоба Св. Анны служит локальное возрастание солёности (рис. 7б), концентрации кремния, а также увеличение численности диатомовых водорослей в верхнем перемешанном слое [10, 17]. Здесь же отмечено увеличение первичной продукции в эвфотическом слое до величин $9 \text{ мг С}/\text{м}^3$ при фоновых значениях в $2\text{--}4 \text{ мг С}/\text{м}^3$ (А.Б. Демидов, личное сообщение). Непрерывные измерения на ходу судна флуоресценции хлорофилла в поверхностном слое также выявили максимум концентрации пигментов, четко совпадающий с минимумом температуры и максимумом солёности в поверхностном слое моря над верхней частью континентального склона (рис. 7б).

Ширину склоновой фронтальной зоны на основании дискретных наблюдений на станциях можно определить лишь приблизительно. По результатам непрерывной записи поверхностной

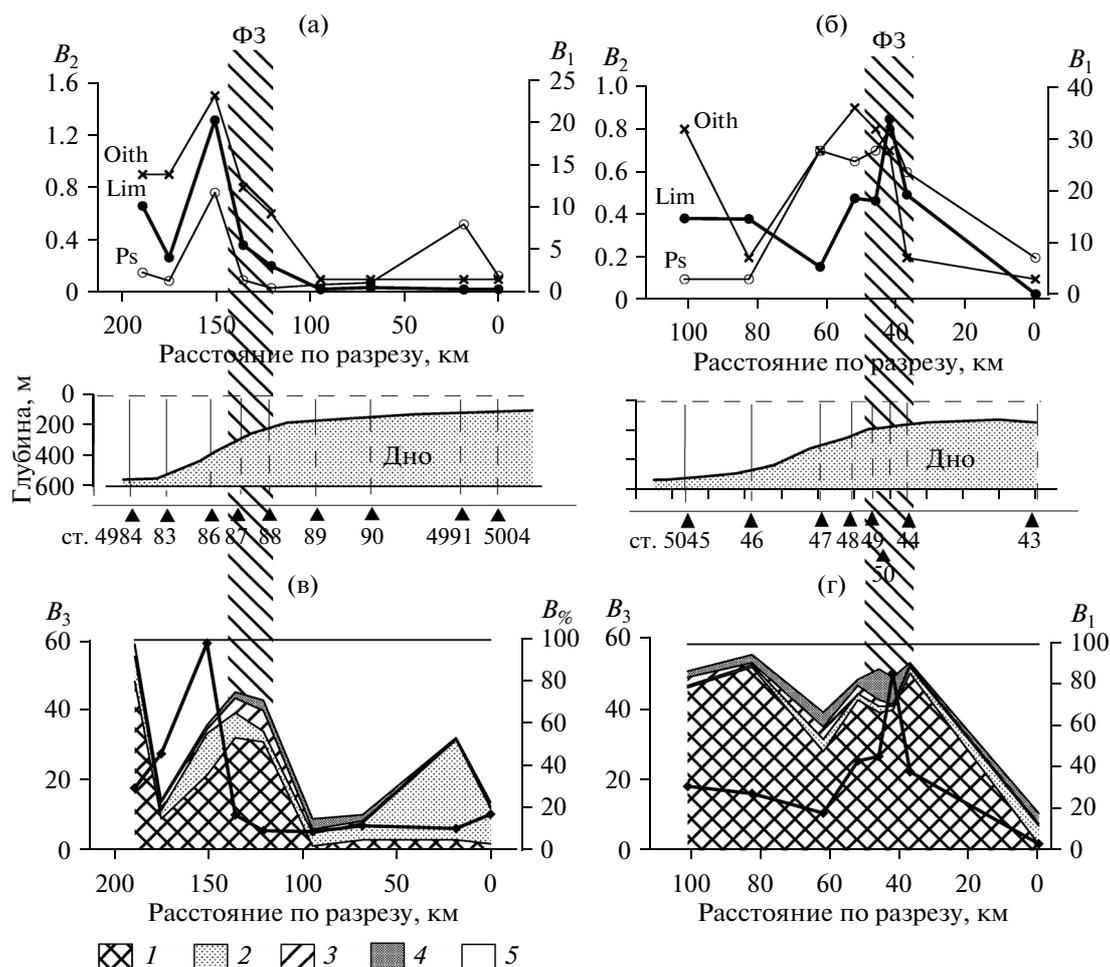


Рис. 8. Распределение биомассы массовых видов ($\text{г}/\text{м}^2$) (а, б), суммарной биомассы мезопланктона ($\text{г}/\text{м}^2$) и относительного вклада в нее массовых видов (%) слое 0–50 м (в, г). Ps – *Pseudocalanus* sp., Oith – *Oithona* sp., Lim – *Limacina helicina*.

(а) – 2007 г., *Pseudocalanus* sp. и *L. helicina* – B_1 , *Oithona* sp. – B_2 ; (б) – 2011 г., *L. helicina* – B_1 , *Pseudocalanus* sp. и *Oithona* sp. – B_2 ; (в) – 2007 г., B_3 – суммарная биомасса мезопланктона; (г) – 2011 г., B_3 – то же, что на (в). 1 – *L. helicina*, 2 – *Pseudocalanus* sp., 3 – *Oithona* sp., 4 – *Calanus* sp. sp. juv., 5 – Rest. ФЗ – положение фронтальной зоны.

температуры, солёности и флуоресценции хлорофилла (рис. 7б), которые были сделаны параллельно с исследованиями мезопланктона в 2011 г., ширина склоновой фронтальной зоны составляла 10–15 км, и она была локализована над верхней частью склона.

По данным, полученным в оба исследованных года, очевидно, что склоновая фронтальная зона существенно влияет на структуру сообществ мезозoopланктона. Это влияние проявляется в двух аспектах: 1) в области фронтальной зоны наблюдается повышенная биомасса мезопланктона; 2) фронтальная зона является границей, препятствующей проникновению многих видов мезопланктона из глубоководной области бассейна на шельф и, как следствие, границей между сообществами разного состава. Такой характер влияния на планктонные сообщества характерен и для других типов фронтальных зон [18, 20, 32, 33, 35, 38].

Увеличение биомассы мезопланктона было связано с самой областью фронтальной зоны над верхней частью склона желоба Св. Анны (2011 г.), либо с районом над внешней частью склона, непосредственно прилежащим к фронтальной зоне с северной стороны (2007 г.) (рис. 2). Возрастание биомассы над склоном особенно резко выражено в слоях 0–50 и 0–100 м (рис. 2а, 2б, 3 и 7а). Это, очевидно, связано с тем, что именно к верхним слоям приурочен стрежень контурного течения и здесь выражены ассоциированные с этим течением фронтальные процессы (рис. 2). Данные 2011 г. демонстрируют четкое совпадение максимумов биомассы мезопланктона в слоях 0–100 и 0–50 м с областью склоновой фронтальной зоны, которая проявляется в распределении температуры, солёности и флуоресценции хлорофилла в поверхностном слое моря (рис. 7а, 7б).

Биомасса мезопланктона в верхних 50 метрах водной толщи в области фронтального максимума достигала рекордных для Карского моря величин — в среднем 1210 мг/м^3 в 2007 г. и 972 мг/м^3 в 2011 г. (рис. 2а, 7а). Эти величины на порядок и более превосходили оценки, известные для шельфа и глубоководных районов [21, 19, 36], и были близки к уровню биомассы мезопланктона в самом богатом районе бассейна — области эстуарной фронтальной зоны Оби, где она достигала 3100 мг/м^3 [19]. При этом следует подчеркнуть, что наблюдения в оба года были проведены в осеннее время, когда популяции массовых интерзональных видов, населяющих глубоководные районы моря и область склона, переходят в покоящуюся стадию сезонного цикла и в основном покидают поверхностные слои. Об этом говорит и характер вертикального распределения биомассы мезопланктона (рис. 4, 5). Обогащение мезопланктоном области фронтальной зоны прослеживалось, хотя и в существенно меньшей степени, в распределении суммарной биомассы в столбе воды (рис. 2б).

Наиболее выраженное увеличение биомассы над склоном в оба исследованных года было характерно для популяций видов, активно функционирующих в верхних слоях моря. Наиболее яркий пример — самый массовый в этих слоях вид *Limacina helicina* (рис. 8). Этот вид абсолютно лидировал по биомассе в мезопланктонном сообществе слоя 0–50 м и над склоном, и в непосредственно прилегающих к склону глубоководных районах желоба, с вкладом до 50–80% в 2007 г. и до 70–90% в 2011 г. Его биомасса в склоновом максимуме достигала 22 г/м^2 (440 мг/м^3) в 2007 г., а в 2011 г. — 37 г/м^2 (40 мг/м^3). Эти величины более чем на порядок превосходят средние значения суммарной биомассы мезопланктона в столбе воды, приводимые для исследованного района Карского моря в [36]. Хорошо выраженные максимумы биомассы в верхнем 50-м слое, ассоциированные со склоновой фронтальной зоной, характерны и для других массовых групп мезопланктона *Pseudocalanus* sp. и *Oithona* sp. (рис. 8а, 8б). Биомасса *Pseudocalanus* sp. в максимуме над склоном в 2007 и 2011 гг. была выше, чем в сопредельных районах, на порядок. Для *Oithona* sp. эти различия в 2007 г. составили 2–10 раз, в 2011 г. — 4–5 раз.

Высокая биомасса *Limacina helicina*, *Pseudocalanus* sp. и *Oithona* sp. в области склоновой фронтальной зоны определяла самый высокий для всего исследованного района уровень потребления биомассы и продукции фитопланктона. Согласно [6] он достигал 8 и 230% соответственно. При этом и на внешнем шельфе, и в глубоководной области средние величины, характеризующие трофическую активность доминирующей группы растительного мезопланктона, были суще-

ственно ниже. Выедание наличной биомассы фитопланктона на внешнем шельфе составляло 0.1%, первичной продукции — 2%, в глубоководных районах — 2.5 и 20% соответственно.

Полученный материал позволил показать, что фронтальная зона, формирующаяся над континентальным склоном западного отрога желоба Св. Анны, является хорошо выраженной границей между шельфовым и глубоководным пелагическими биотопами, существенно различающимися по свойствам, а также границей между населяющими эти биотопы мезопланктонными сообществами, кардинально отличающимися по составу и биомассе. Это позволяет утверждать, что район западного отрога желоба Св. Анны, по крайней мере в исследованный период, не является областью интенсивного проникновения вод и планктонной фауны из глубоководной Арктики на шельф Карского моря, как это утверждалось ранее [24, 42]. Такое заключение подтверждается детальными исследованиями структуры донных сообществ в регионе, выполненными период наших исследований [4]. Все это позволяет считать склоновую фронтальную зону западного отрога желоба Св. Анны экосистемной границей. Вероятно, проникновение вод и фауны с севера на Карский шельф в этом районе может происходить в периоды изменения циркуляции, когда склоновая фронтальная зона слабо выражена.

Очевидно, что склоновая фронтальная зона в западном отроге желоба Св. Анны является областью повышенной продуктивности, концентрации мезопланктона и интенсивных трофических взаимодействий на базовых трофических уровнях пелагической экосистемы. Превышение этих характеристик над фоновыми во фронтальной зоне существенно и может достигать порядка величин. Богатство фронтальной зоны проявляется даже в осенний сезон, когда первичная продукция и биомасса фитопланктона снижаются, а популяции массовых интерзональных копепоид — основных потребителей первичной продукции и вторичных продуцентов, в значительной своей части переходят в покоящуюся фазу и опускаются на глубины более 200 м. Вероятно, в весенне-летний сезон роль склоновой фронтальной зоны в функционировании пелагической экосистемы Карского моря существенно выше и может быть сравнима с ролью эстуарной фронтальной зоны Оби [1, 19]. Безусловно, склоновая фронтальная зона в западном отроге желоба Св. Анны является “горячей точкой” экосистемы и полная оценка ее значения станет ясна с получением данных по наиболее биологически активному в этих широтах весенне-летнему сезону.

Работа выполнена при финансовой поддержке проектов Российского научного фонда № 14-50-00095 (обработка гидрофизических данных и об-

шая трактовка материалов) и № 14-17-00681 (обработка планктонных проб).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Арашкевич Е.Г., Флинт М.В., Никишина А.Б. и др.* Роль зоопланктона в трансформации органического вещества в Обском эстуарии, шельфовых и глубоководных районах Карского моря // *Океанология*. 2010. Т. 50. № 5. С. 823–836.
2. *Бернштейн Т.П.* Зоопланктон Карского моря по материалам экспедиций Арктического института на “Седове” 1930 г. и “Ломоносове” 1931 г. // *Тр. Арктич. ин-та*. 1934. Т. 9. С. 3–58.
3. *Виноградов М.Е., Виноградов Г.М., Николаева Г.Г. и др.* Мезопланктон западной части Карского моря и Байдарацкой губы // *Океанология*. 1994. Т. 34. № 5. С. 709–715.
4. *Галкин С.В., Веденин А.А., Минин К.В. и др.* Макробентос южной части желоба Святой Анны и прилегающих районов Карского моря // *Океанология*. 2015. Т. 55. № 4. С. 677–686.
5. *Грузов Л.Н., Алексеева Л.П.* О соотношении веса и длины тела у основных групп зоопланктона экваториальной части Атлантического океана // *Тр. АтлантНИРО*. 1971. Т. 37. С. 378–400.
6. *Дриц А.В., Арашкевич Е.Г., Никишина А.Б. и др.* Роль массовых видов мезопланктона в выедании фитопланктона в северных районах Карского моря в осенний сезон // *Океанология*. 2015. Т. 55. № 4. С. 656–667.
7. *Дриц А.В., Арашкевич Е.Г., Никишина А.Б. и др.* Питание массовых видов мезопланктона и их роль в выедании фитопланктона в Енисейском эстуарии в осенний сезон // *Океанология*. 2015. Т. 55. № 4. С. 632–642.
8. *Зацепин А.Г., Поярков С.Г., Кременецкий В.В. и др.* Гидрофизические характеристики глубоководных желобов западной части Карского моря // *Океанология*. 2015. Т. 55. № 4. С.
9. *Зубова Е.Ю.* Состав и распределение доминирующих видов зоопланктона в Карском море. Структурная и функциональная организация экосистемы Карского моря. Кольский научн. центр АН СССР. Апатиты: Кольский научн. Центр, 1990. С. 103–120.
10. *Маккавеев П.Н., Мельникова З.Г., Полухин А.А. и др.* Гидрохимическая характеристика вод западной части Карского моря // *Океанология*. 2015. Т. 55. № 4. С. 540–551.
11. *Нестерова В.Н., Орлова Э.Л.* Зоопланктон. Экосистема Карского моря. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2008. С. 106–123.
12. *Пономарева Л.А.* Зоопланктон западной части Карского моря и Байдарацкой губы // *Тр. Ин-та океанол. АН СССР*. 1957. Т. 20. С. 228–245.
13. *Поярков С.Г.* Гидрофизические условия в районе северного Перу // *Фронтальные зоны юго-восточной части Тихого океана* / Ред. Виноградов М.Е. и Федоров К.Н. М.: Наука, 1984. С. 35–51.
14. *Сентябов Е.В.* Физико-географическая характеристика и гидрометеорологические условия Карского моря. Экосистема Карского моря. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2008. С. 21–42.
15. *Сергеева В.М.* Пространственно-временная изменчивость фитопланктона в морях западной Арктики. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. к.б.н. М.: ИО РАН. 2013. 28 с.
16. *Федоров К.Н.* Физическая природа и структура океанических фронтов. Л.: Гидрометиздат, 1983. 296 с.
17. *Суханова И.Н., Флинт М.В., Дружкова Е.И. и др.* Фитопланктон северо-западной части Карского моря // *Океанология*. 2015. Т. 55. № 4. С. 605–619.
18. *Флинт М.В.* Роль шельфовых фронтов в формировании биологической продуктивности. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. д.б.н. М.: ИО РАН, 2005. 55 с.
19. *Флинт М.В., Семенова Т.Н., Арашкевич Е.Г. и др.* Структура зоопланктонных сообществ в области эстуарной фронтальной зоны реки Обь // *Океанология*. 2010. Т. 50. № 5. С. 809–822.
20. *Флинт М.В., Суханова И.Н.* Влияние прибрежных фронтов на структуру и продуктивность сообществ фитопланктона // *Физические, геологические и биологические исследования океанов и морей*. М.: Научный мир, 2010. С. 446–465.
21. *Фомин О.К.* Некоторые структурные характеристики зоопланктона. Экология и биоресурсы Карского моря. Апатиты: Кольский научн. центр АН СССР, 1989. С. 65–85.
22. *Фомин О.К., Петров В.С.* Роль природных факторов в распределении биомассы планктона в Карском море. Природа и хозяйство Севера. Мурманск: Мурманское кн. изд-во, 1985. Вып. 13. С. 34–45.
23. *Фомин О.К., Савинов В.М., Бобров Ю.А.* Пространственное распределение биомассы планктона в Карском море // *Научн. доклады высшей школы. Биол. науки*. 1984. Вып. 2. С. 54–59.
24. *Хмызникова В.Л.* Некоторые данные о зоопланктоне восточных проливов и северной части Карского моря // *Тр. Таймырской гидрограф. эксп.* 1935. Ч. 2. С. 175–190.
25. *Хмызникова В.Л.* Зоопланктон Карского моря как биологический показатель течений // *Северный морской путь. Сб. статей по гидрографии и мореплаванию*. Л.: Изд-во Главсевморпуть, 1936. С. 68–75.
26. *Хмызникова В.Л.* Зоопланктон южной и юго-восточной части Карского моря // *Исслед. морей СССР*. 1936. Вып. 24. С. 232–259.
27. *Хмызникова В.Л., Забелина М.М.* Планктон юго-западной части Карского моря // *Тр. Арктического научн.-исслед. инст.* 1946. С. 3–44.
28. *Численко Л.Л.* Номограммы для определения веса водных организмов по размерам и форме тела. Л.: Наука, 1968. 106 с.
29. *Яшнов В.А.* Зоопланктон Карского моря // *Тр. Пловуч. морск. научн. Инст.* 1927. Т.2. Вып. 2. С. 3–59.
30. *Яшнов В.А.* Планктиническая продуктивность северных морей СССР М.: Изд-во МОИП, 1940. 85 с.
31. *Flint, M.V., Drits, A.V., Emelianov, M.V. et al.* Significance of oceanographic and biological processes in the outer and middle shelf domains, at the shelf break and middle fronts for biological productivity of the Pribilof Ecosystem, the eastern Bering Sea. *Oceanographic conditions and plankton communities in the coastal*

- zones and coastal fronts of the St. Paul and St. George Islands // Investigations of the Pribilof marine ecosystem. City of St. Paul, Alaska – Shirshov Inst. Oceanol, RAS, Moscow, 1996. 407 p.
32. *Flint M.V., Golovkin A.N.* How do planktivorous Least Auklets (*Aethia pusilla*) use foraging habitats around breeding colonies? Adaptation to mesoscale distribution of zooplankton // *Oceanology*. 2002. V. 42. Suppl. Issue. 1. P. 114–121.
 33. *Flint M.V., Sukhanova I.N.* The influence of the coastal fronts around the Pribilof Islands (Bering Sea) on the distribution and dynamics of phytoplankton // *Oceanology*. 2003. V. 42. Suppl. Issue 1. P. S63–S78.
 34. *Flint M.V., Sukhanova I.N., Arashkevich E.G. et al.* Plankton communities in the Eastern Mediterranean coastal waters // The Eastern Mediterranean as a Laboratory Basin for the Assessment of Contrasting Ecosystems. Series 2: Environmental Security / Eds. Malanotte-Rizzoli P. et al. Dordrecht/Boston/London: Kluwer Academic Publishers, 1998. V. 51. P. 141–159.
 35. *Flint M.V., Sukhanova I.A., Kopylov A.I. et al.* Plankton distribution associated with frontal zones in the vicinity of the Pribilof Islands // *Deep-Sea Res. II*. 2002. V. 49. № 26. P. 6069–6093.
 36. *Hirche H.J., Kosobokova K.N., Gaye-Haake B. et al.* Structure and function of contemporary food webs on Arctic shelves: A panarctic comparison. The pelagic system of the Kara Sea – Communities and components of carbon flow // *Progress in Oceanogr.* 2006. V. 71. P. 288–313.
 37. *ICES Zooplankton Methodology Manual* / Eds. Harris R. et al. London: Academic Press, 2000. 684 p.
 38. *Le Fevre J.* Aspects of the biology of frontal systems // *Advances in Marine Biology*. 1986. V. 23. P. 163–299.
 39. *Karcher M.J., Kulakov M., Pivovarov S. et al.* Arctic water flow to the Kara Sea: Comparing model results with observations. Siberian river run-off in the Kara Sea / Eds. Stain R. et al. Amsterdam: Elsevier Science B.V., 2003. P. 47–72.
 40. *McClimans T.F., Johnson D.R., Krosshavn M. et al.* Transport in the Kara Sea // *J. Geoph. Res.* 2000. V. 105. № C6. P. 14.121–14.139.
 41. NSIDC. National Snow and Ice Data Center. <http://nsidc.org>
 42. *Pavlov V.K., Pfirman S.L.* Hydrographic structure and variability of the Kara Sea: Implications for pollutant distribution // *Deep-Sea Res.* 1995. Part II. V. 49. № 6. P. 1369–1390.
 43. *Springer A.M., McRoy C.P., Flint M.V.* The Bering Sea Green Belt: shelf edge processes and ecosystem production // *Fisheries Oceanography*. 1996. V. 5. № 3/4. P. 205–223.
 44. *Volkov V.A., Johannessen O.M., Borodachev V.E. et al.* Polar seas oceanography: An integrated study of the Kara Sea. Berlin: Springer, 2002. 450 p.

Structure of Mesoplankton Community in the Area of Saint Anna trough Continental Slope (Kara Sea)

M. V. Flint, S. G. Pojarkov, A. G. Timonin, K. A. Soloviev

Zooplankton materials and concomitant hydrophysical data were obtained at the outer Kara Sea shelf, over continental slope and in adjacent deep-water region of the western offset of the St. Anna trough in the last decade of September 2007 and 2011. In the warmest for the past 30 years 2007 zooplankton biomass in all investigated regions was 1.5–2 times higher than in relatively cold 2011. The frontal zone well pronounced in temperature, salinity and chlorophyll fluorescence distributions in the surface sea layer was indicated over the continental slope. The temperature gradients in the frontal zone reached 0.25–0.67°C/km, salinity gradients – 1.6–4.7 psu/km. Elevation of mesoplankton biomass especially well pronounced in the upper layer of the water column was associated with the frontal zone. In the upper 50 m biomass in the frontal maximum made up 1210 mg/m³ in 2007 and 972 mg/m³ in 2011 which are two orders of magnitude higher than the values characteristic for the outer shelf and for the deep-water domain of the basin. Pteropod *Limacina helicina* dominated in the frontal maximum forming 40 to 87% of mesoplankton biomass. The slope frontal zone as well manifested itself as a border separating shelf mesoplankton community and such of the deep-water area which were dramatically different in composition and biomass.