

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/299848782>

Зоопланктон Белого моря: структура, динамика и экология сообществ.

Chapter · January 2012

CITATIONS

0

READS

1,701

2 authors, including:



[Ksenia N. Kosobokova](#)

P.P. Shirshov Institute of Oceanology

130 PUBLICATIONS 3,983 CITATIONS

SEE PROFILE

7.2. Зоопланктон Белого моря: структура, динамика и экология сообществ

К.Н. Кособокова, Н.М. Перцова

Введение

Изучение зоопланктона Белого моря имеет более чем вековую историю. За это время разными авторами проводились многочисленные работы по исследованию его фаунистического состава, пространственного распределения, экологии, жизненных циклов массовых видов (см. обзоры [Перцова, Прыгункова, 1995; Pertsova, Kosobokova, 2000, 2003; Berger et al., 2001] и ссылки в них). Однако, несмотря на обилие опубликованных работ, степень изученности зоопланктона разных районов Белого моря далеко не одинакова. В течение длительного времени разноплановые наблюдения проводились лишь в Кандалакшском заливе, где его многолетний мониторинг был организован уже с начала 1960-х годов сотрудниками Беломорской биостанции МГУ им. Н.А. Перцова и ББС ЗИН РАН [Прыгункова, 1970; Перцова, 1984; Перцова, Прыгункова, 1995; Pertsova, Kosobokova, 2000; Berger et al., 2001, Перцова, Кособокова, 2010]. За полувековой период коллективами этих двух биостанций был накоплен исключительный по своему объему и ценности научный материал, характеризующий планктонные сообщества прибрежных [Berger et al., 2001; Pertsova, Kosobokova, 2003] и открытых вод Кандалакшского залива [Перцова, Кособокова, 2002а, 2010].

Работы в остальных районах моря велись эпизодически, часто с использованием орудий лова и методов, не позволяющих сравнивать результаты разных экспедиций [Трошков, 1991; Бондаренко, 1994]. Более систематическое изучение планктонных сообществ за пределами Кандалакшского залива началось лишь с конца 1990-х годов в рамках российских и международных комплексных океанографических проектов [Rachor, 2000; Лукашин и др. 2003; Кособокова и др. 2004], включая проект Института Океанологии РАН «Система Белого моря» [Лисицын и др., 2010]. Сборы зоопланктона были проведены в глубоководной Кандалакшской впадине, Бассейне, Онежском и Двинском заливах, а также в районе Горла Белого моря. Повторные наблюдения в одних и тех же районах в разные сезоны позволили получить информацию о ходе сезонных процессов и особенностях количественного распределения зоопланктона по акватории всего моря [Pertsova, Kosobokova, 2003]. На новом уровне были проанализированы взаимодействия планктонных сообществ глубоководных и прибрежных районов, исследованы биологические процессы в зонах влияния крупных и малых рек [Перцова, Кособокова, 2002б; Лукашин и др. 2003], на границе Бассейна и Горла Белого моря [Kosobokova, 2002; Кособокова и др. 2004; Кособокова, Перцова, 2005] и изучена

связь планктонных популяций Белого и Баренцева морей [Перцова, Пантюлин, 2005; Перцова, Кособокова, 2010].

Опираясь на новые данные, полученные в этот период, а также основные результаты более ранних работ, в данной главе мы обобщаем современные представления о структуре, сезонной и межгодовой динамике и продуктивности планктонных сообществ Белого моря. С учетом современной таксономии и синонимии (World Register of Marine Species, <http://www.marinespecies.org>, WoRMS) приводятся данные о видовом составе зоопланктона разных районов моря, анализируется зоогеографическая структура фауны и ее сезонные изменения, роль отдельных видов и групп животных в суммарной численности и биомассе зоопланктона. В главе описываются факторы, определяющие течение жизненных циклов массовых видов, сезонные изменения количественного распределения (биомассы) зоопланктона, устанавливаются закономерности его горизонтального распределения в акватории моря и анализируются многолетние колебания обилия. Приводимые данные служат основой для оценки возможного вклада зоопланктона в процессы осадконакопления.

Материал и методы

В работе использованы материалы, собранные в Кандалакшском, Онежском и Двинском заливах, в Бассейне и в Горле Белого моря с 1998 по 2007 гг., а также данные, полученные авторами в ходе многолетних наблюдений на постоянных станциях и разрезах в Кандалакшском заливе с 1960 по 1997 гг. и в экспедициях ББС МГУ в Бассейн и Двинский залив в 1972–73 гг.

Материалы 1998–2007 гг. получены в комплексных экспедициях в рамках международных программ INTAS 96-1359, INTAS 97-1881, INCO-Copernicus ICA2-CT-2000–10053 и в 49-м рейсе нис «Проф. Штокман» ИОРАН (табл. 7.2.1, рис. 7.2.1). Более ранние материалы собраны в рамках многолетнего мониторинга зоопланктона с судов Беломорской биостанции МГУ им. Н.А. Перцова.

В 1960–61 гг. такие сборы проводились круглогодично с интервалом в 7–10 дней в проливе Великая Салма (Кандалакшский залив) на постоянной станции с глубиной 20 м вблизи Беломорской биостанции МГУ, а также ежемесячно с марта по ноябрь на постоянной станции с глубиной 100 м на границе Кандалакшского залива и пролива Великая Салма (см. рис. 7.2.1). В 1972, 1983–1987, 1990–92 гг. мониторинг зоопланктона проводился на поперечном разрезе через глубоководную часть Кандалакшского залива, где пробы отбирали ежегодно в одни и те же календарные сроки в летний период (конец июня – начало июля) [Перцова, Кособокова, 2002а].

Все перечисленные сборы зоопланктона получены с помощью замыкающих сетей Джели с диаметром входного отверстия 37 см и сетяным конусом из ячеи 180 мкм по стандартным горизонтам 0–10, 10–25, 25–50, 50–100, 100–150,

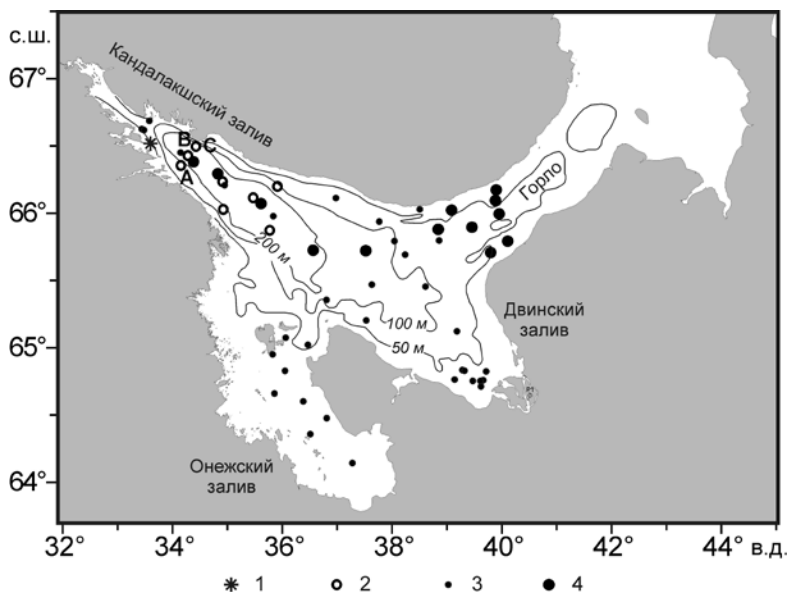


Рис. 7.2.1. Белое море. Карта основных использованных планктонных станций

1 – постоянная станция в Кандалакшском заливе (глубина 100 м, сборы 1960–2007 гг.); 2 – сезонные сборы 1998–2001 гг. по программам INTAS и INCO-Corernicus; 3 – сборы в 49-й экспедиции «Профессор Штокман» (август 2001 г.); 4 – сборы зимней экспедиции ГС «Сергей Кравков» (апрель 2003 г.)

Таблица 7.2.1

Основные планктонные материалы, использованные в работе

Сроки исследований	Научная программа	Район сборов зоопланктона	Экспедиционное судно	Количество станций
Июль 1972 г.	ББС МГУ	Кандалакшский, Двинский, Онежский заливы, Бассейн	СЧС-2032	40
Июнь, июль, октябрь 1998 г.	INTAS 96-1359	Кандалакшский залив, Бассейн	«Картеш»	10
Июнь, август, ноябрь 1999 г.	INTAS 96-1359	Кандалакшский залив	«Проф. Кузнецов»	7
Июнь 2000 г.	INTAS 97-1881	Кандалакшский залив, Бассейн, Горло	«Картеш»	21
Май–июнь 2001 г.	INCO-Corernicus ICA2-CT-2000–10053	Кандалакшский залив, Бассейн	«Проф. Кузнецов»	16
Август 2001 г.	Программа «Белое море», ИОРАН	Кандалакшский, Двинский, Онежский заливы, Бассейн, Горло	«Проф. Штокман»	29
Апрель 2003 г.	INCO-Corernicus ICA2-CT-2000–10053	Кандалакшский, Двинский заливы, Бассейн, Горло	«Сергей Кравков»	13

150–200 (100–200), 200 м – дно. Пробы фиксировали 4-процентным формалином и обрабатывали по стандартной методике [Инструкция..., 1971]. Все стадии крупных копепод, особей гидро- и сцифомедуз, гребневиков, крылоногих, щетинко-челюстных, яйца и личинки эвфаузиид, а также все другие организмы крупнее 1,5 мм определяли и просчитывали в пробах тотально. Младшие стадии мелких копепод (<1,5 мм), представителей меропланктона и кладоцер просчитывали в 1/20 пробы, отобранной с помощью штемпель-пипетки.

Расчет биомассы проводили в единицах сырого веса с применением таблиц стандартных весов планктонных животных Белого и Баренцева моря [Богоров, 1957; Перцова, 1967].

Условия существования планктонных сообществ Белого моря

Облик планктонных сообществ Белого моря определяется физико-географическими и климатическими особенностями этого водоема, его геологической историей и его связью с соседними морскими акваториями. Непосредственно граничащее с арктической областью, находящееся в субарктике и лишь частично за Полярным Кругом (часть Кандалакшского залива, Мезенский залив и Воронка), Белое море по условиям обитания и характеру флоры и фауны является настоящим холодным арктическим морем, даже более арктическим, чем прилегающая к нему южная часть Баренцева моря [Дерюгин, 1928; Гурьянова, 1948; Бергер и др., 1995; Федоров и др., 1995].

Внутриконтинентальное положение моря определяет его климат. Ежегодно в течение 6–7 месяцев Белое море покрыто льдом. Холодная и продолжительная зима сменяется коротким, но теплым летом, и благодаря летнему прогреву поверхностных вод годовая амплитуда температуры воды в них оказывается почти на 10°C больше, чем в Баренцевом море, что очень значительно для морских водоемов [Гурьянова, 1948]. Вместе с тем, хотя поверхностные слои прогреваются летом до 12–15°C, а местами и сильнее, глубже 50–75 м температура воды остается отрицательной круглый год (рис. 7.2.2).

Для обитателей пелагиали существенно, что море имеет большой диапазон глубин и ковшеобразную форму, представляя собой как бы огромный фьорд с максимальными глубинами 340 м, отделенный длинным (>150 км), узким и относительно мелководным проливом – Горлом – от соседствующего с ним Баренцева моря. Центральная часть моря – Бассейн и внешняя часть Кандалакшского залива, являются его наиболее глубокими районами (глубины 100–340 м), остальная же часть моря мелководна. Целиком мелководны два залива – Онежский и Мезенский. В первом преобладающие глубины составляют 10–40 м, во втором они редко превышают 20 м. В Двинском, также относительно неглубоком, заливе

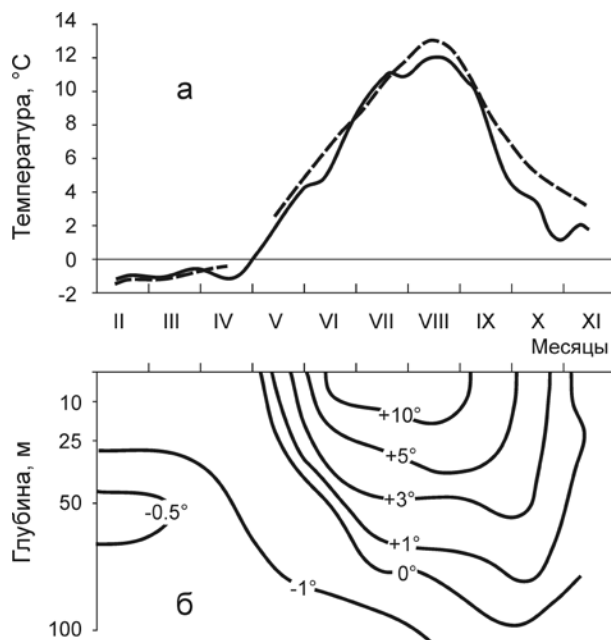


Рис. 7.2.2. Сезонные изменения температуры (а) в поверхностном слое 0–10 м в Кандалакшском заливе Белого моря: сплошная линия – 1961 г., прерывистая – 1976 г.; и сезонный ход изотерм (б) в толще вод на постоянной станции в Кандалакшском заливе (глубина 100 м) с февраля по ноябрь

глубины постепенно возрастают от его кутовой части к внешней, граничащей с Бассейном, с 10–20 до 100 м. Кутовая часть Кандалакшского залива также мелководна.

В наиболее мелководных районах (Онежский залив) водный столб обычно хорошо перемешан, и вертикальное распределение температуры, солености и других гидрофизических показателей по вертикали однородно [Тимонов, 1950]. Для районов за пределами мелководий характерен так называемый «бассейновый» тип вод с выраженной стратификацией водного столба по температуре и солености, возникающий благодаря летнему опреснению и поверхностному прогреву.

Соленостный режим Белого моря разительно отличает его от моря Баренцева. Соленость существенно понижена за счет речного стока. Зимой в поверхностных водах она составляет 28, а с глубиной повышается до 29,5–30 psu. С началом таяния снега и льда у поверхности она опускается до 23–24 psu. Особенно сильное распреснение характерно летом для заливов и губ, являющихся местами впадения малых и крупных рек. Даже в эстуариях малых рек (р. Ковда, Умба, Княжая) соленость поверхностных 3 м воды на протяжении десятков километров от их устьев обычно не превышает 2–6 psu [Перцова, Кособокова, 2002б].

Важную роль в жизни планктонных организмов играет и световой режим, определяющий возможность первичного продуцирования и регулирующий верти-

кальные перемещения зоопланктона. На широте Белого моря солнце не всходит в течение непродолжительного периода, с конца декабря до начала января. В этот период темные ночи сменяются дневными околополуденными сумерками. С начала января до середины июня и с начала июля до конца декабря солнце всходит и заходит. С начала января до начала мая и с начала августа до конца декабря день сменяется темной ночью, а с начала мая до середины июня и с начала июля до начала августа – сумеречной белой ночью. С середины июня начинается настоящий полярный день, продолжающийся до начала июля.

Видовой состав зоопланктона

Общий список видов метазойного (многоклеточного) зоопланктона Белого моря насчитывает 81 вид, среди которых 44 вида ракообразных (Crustacea), 21 вид стрекающих (Cnidaria), 6 гребневиков (Ctenophora), 4 коловраток (Rotifera), 2 крылоногих моллюсков (Pteropoda), 1 вид щетинкочелюстных (Chaetognatha) и 3 вида аппендикулярий (Larvacea) (табл. 7.2.2). Среди ракообразных, как и в других морях высоких широт, подавляющая часть видов (25) – это веслоногие рачки копеподы (Copepoda). Среди них преобладают Calanoida (14), а Cyclopoida, Harpacticoida и Monstrilloida представлены 6, 3 и 2 видами, соответственно. В пелагиали изредка встречаются также виды Harpacticoida, попадающие туда в результате вымывания из обычных для них донных мест обитания. Они не являются планктонными видами, и потому в приводимый список не включены.

Планктонная фауна Белого моря значительно беднее баренцевоморской по числу видов в каждом из обычных таксонов [Виркетис, 1926, 1929; Дерюгин, 1928; Перцова, Прыгункова, 1995; Pertzova, Kosobokova, 2000, 2003]. Кроме того, целый ряд таксономических групп – планктонные остракоды, фораминиферы, радиолярии и сифонофоры, в ней полностью отсутствует. Отсутствие радиолярий в Белом море объясняется невозможностью их существования в этом водоеме из-за низкой солености. Отсутствие же многих других форм, обычных в Баренцевом море, объяснить сложнее. Кроме пониженной солености, факторами, ответственными за обеднение фауны, скорее всего, являются существенные различия в температурных условиях между Белым и Баренцевым морями и гидрологический режим Горла.

Воронка, Мезенский залив и Горло Белого моря, где смешиваются воды Белого и Баренцева морей, представляют собой обширную буферную зону между двумя морями, выполняющую соединительную и изолирующую функцию между ними. С одной стороны, через Воронку и Мезенский залив осуществляется медленный двусторонний транзит воды, скорость которого не превышает 10–20 см·с⁻¹. С другой, в этой зоне возникают соленостный и термический барьеры между двумя морями. Так, характерный соленостный спектр Баренцева моря 33–35, а Белого 25–30 psu. Температурный спектр юго-западной части Баренцева моря

Таблица 7.2.2

Видовой состав зоопланктона в разных районах Белого моря

Таксон	Воронка	Мезенский залив	Горло	Двинский залив	Онежский залив	Кандалакшский залив	Бассейн	Эстуарии Кандалакшского залива
1	2	3	4	5	6	7	8	9
COPEPODA								
CALANOIDA								
<i>Acartia bifilosa</i> Giesbrecht	+	+	+	+	+	+		+
<i>A. longiremis</i> (Lilljeborg, 1853)	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Calanus finmarchicus</i> (Gunnerus, 1765)	+		+			+	+	
<i>C. glacialis</i> Jaschnov, 1955	+		+	+	+	+	+	+
<i>Centropages hamatus</i> (Lilljeborg, 1853)	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Eurytemora affinis</i> (Poppe, 1880)					+	+		+
<i>E. hirundoides</i> (Nordquist, 1888)		+			+	+		+
<i>Jaschnovia tolli</i> (Linko, 1913)			+	+	+	+	+	+
<i>Limnocalanus macrurus</i> Sars G.O., 1863						+		+
<i>Metridia longa</i> (Lubbock, 1854)	+		+	+	+	+	+	+
<i>Microcalanus pigmaeus</i> (G.O.Sars, 1900)	+		+			+	+	
<i>Neoscolecithrix farrani</i> Smirnov, 1935				+		+	+	+
<i>Pseudocalanus minutus</i> (Kröyer, 1848)		+	+	+	+	+	+	+
<i>Temora longicornis</i> (Müller O.F., 1785)	+	+	+	+	+	+	+	+
CYCLOPOIDA								
<i>Diaptomus</i> sp.								+
<i>Cyclopina</i> sp.						+		+
<i>Dermatomyson nigripes</i> (Brady & Robertson, 1875)			+					
<i>Eurite longicauda</i> Philippi, 1843						+		
<i>Oithona similis</i> Claus, 1866	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Triconia (Oncaea) borealis</i> (G.O.Sars, 1918)	+	+	+	+	+	+	+	+

1	2	3	4	5	6	7	8	9
HARPACTICOIDA								
<i>Microsetella norvegica</i> (Boeck, 1864)	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Tisbe furcata</i> (Baird, 1850)		+	+		+	+	+	+
<i>Parathalestris croni</i> (Kroyer, 1842)						+	+	
MONSTRILLOIDA								
<i>Mostrillopsis ferrarii</i> Suares-Morales & Ivanenko						+		
<i>Monstrilla</i> sp.						+		
CLADOCERA								
<i>Bosmina</i> (=Eubosmina) <i>coregoni</i> Baird, 1857								+
<i>Bosmina</i> (=Bosmina) <i>longirostris</i> (O. F. Müller, 1785)								+
<i>Daphnia</i> sp.								+
<i>Evadne nordmanni</i> Lovén, 1836		+	+	+	+	+	+	+
<i>Podon leuckartii</i> (G.O. Sars, 1862)		+	+	+	+	+	+	+
<i>Pleopsis polyphaemoides</i> (Leuckart, 1859)			+	+	+			+
<i>Sida crystallina</i> (O.F. Müller, 1776)								+
MYSIDACEA								
<i>Erythrops erythrophthalma</i> (Goes, 1864)	+		+	+		+	+	
<i>Mysis oculata</i> (Fabricius, 1780)				+		+		
<i>M. mixta</i> Lilljeborg, 1852					+	+		
<i>M. litoralis</i> (Banner, 1948)	+		+	+		+		
<i>Pseudomma truncatum</i> S.I. Smith, 1879				+		+		
HYPERIIDA								
<i>Hyperia galba</i> (Montagu, 1815)					+	+		+
<i>H. medusarum</i> (Muller, 1776)						+		
<i>Hyperoche medusarum</i> (Kroyer, 1838)						+		
<i>Themisto libellula</i> Lichtenstein, 1822			+	+	+	+	+	
<i>T. abyssorum</i> Boeck, 1870			+		+	+	+	+
EUPHAUSIACEA								
<i>Thysanoessa inermis</i> (Kröyer, 1846)			+			+		
<i>T. raschii</i> (M. Sars, 1864)			+	+	+	+		+
HYDROMEDUSAE								
<i>Aglantha digitale</i> (O.F. Muller, 1776)			+	+	+	+	+	+
<i>Aeginopsis laurentii</i> Brandt, 1838			+	+	+	+	+	+

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Bougainvillia superciliaris</i> (L. Agassiz, 1849)	+	+	+		+	+	+	+
<i>Catablema vesicarium</i> (A. Agassiz, 1862)					+	+		
<i>Clytia hemisphaerica</i> (Linnaeus, 1767)						+		
<i>Euphysa aurata</i> Forbes, 1848						+		
<i>E. flammea</i> (Linko, 1905)						+		
<i>E. tentaculata</i> Linko, 1905						+		
<i>Halitholus yoldiaarcticae</i> (Birula, 1897)					+	+		+
<i>Hybocodon prolifer</i> Agassiz, 1860	+	+	+				+	
<i>Obelia geniculata</i> (Linnaeus, 1758)					+	+		
<i>O. longissima</i> (Pallas, 1766)	+		+		+	+	+	+
<i>Plotonide borealis</i> Wagner, 1885			+	+	+	+	+	+
<i>Rathkea octopunctata</i> (M. Sars, 1835)	+		+		+	+		
<i>Sarsia princeps</i> (Haeckel, 1879)						+		
<i>S. tubulosa</i> (M. Sars, 1835)			+		+	+		+
<i>Stauridiosarsia</i> (=Coryne) <i>producta</i> (Wright, 1858)						+		+
<i>Staurophora mertensii</i> Brandt, 1838					+	+		
<i>Tiaropsis multicirrata</i> (Sars, 1835)			+			+		
SCYPHOMEDUSAE								
<i>Aurelia aurita</i> (Linnaeus, 1758)				+	+	+	+	
<i>Cyanea capillata</i> (Linnaeus, 1758)				+	+	+	+	
CTENOPHORA								
<i>Beroe abyssicola</i> Mortensen, 1927						+		
<i>Beroe cucumis</i> Fabricius, 1780	+		+	+	+	+	+	+
<i>Bolinopsis infundibulum</i> (Müller, 1776)			+	+	+	+	+	
<i>Dryodora glandiformis</i> (Mertens, 1833)						+	+	
<i>Mertensia ovum</i> (Fabricius, 1780)			+		+	+	+	
<i>Pleurobrachia pileus</i> (Müller, 1776)			+		+	+	+	
ROTIFERA								
<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse, 1850						+		+
<i>Keratella cruciformis</i> (Thompson, 1892)						+		
<i>Synchaeta tamara</i> Smirnov, 1932						+		
<i>Trichocerca marina</i> (Daday, 1890)						+		

1	2	3	4	5	6	7	8	9
PTEROPODA								
<i>Clione limacina</i> (Phipps, 1774)			+	+	+	+	+	+
<i>Limacina helicina</i> (Phipps, 1774)			+	+	+	+	+	+
CHAETOGNATHA								
<i>Parasagitta elegans</i> (Verill, 1873)	+		+	+	+	+	+	+
APPENDICULARIA								
<i>Fritillaria borealis</i> Lohmann, 1896			+	+	+	+	+	+
<i>Oikopleura</i> (= <i>Vexillaria</i>) <i>vanhöffeni</i> Lohmann 1896			+	+	+	+	+	+
<i>O.</i> (= <i>Vexillaria</i>) <i>labradoriensis</i>	+							

4–8°C, в то время как Белого от -1,5 до +12–15°C. Другая часть буферной зоны – область Горла – характеризуется исключительно сильными приливными течениями с высокими скоростями 100–250 см·с⁻¹ и очень высокой турбулентностью. Эти два фактора, наряду со сложностью и нестационарностью движения вод в Горле, увеличивают время пассивного транзита взвешенных частиц через этот протяженный пролив до 30 суток [Pantiulin, 2003]. Последнее создает серьезные препятствия для выживания пелагических форм и обмена ими между двумя водоемами из-за высокой вероятности их механического повреждения [Дерюгин, 1928; Перцова, Пантюлин, 2005]. Многие планктонные организмы, попавшие в зону Горла как из Белого, так и из Баренцева моря, судя по всему, попросту не выдерживают длительного нахождения в условиях высокой турбулентности и погибают.

Среди прочих причин обеднения фауны обычно рассматриваются геологическая история водоема и его суровый климат – низкая температура вод и длительный ледовый покров [Дерюгин, 1928; Зенкевич, 1963; Яшнов, 1966 и др.]. Необходимо подчеркнуть, однако, что изоляция фауны Белого моря все же не абсолютна. Проникновение в него ряда баренцевоморских, не свойственных для его фауны видов, например бореальной копеподы *Calanus finmarchicus* и арктической *Microcalanus pygmaeus*, отмечалось неоднократно [Эпштейн, 1964; Перцова, 1970; Перцова, Прыгункова, 1995] и продолжает отмечаться по сей день [Трошков, 1998; Кособокова и др., 2004; Перцова, Пантюлин, 2005; Кособокова, Перцова, 2005]. Находки «нетипичных» видов нерегулярны и единичны, что говорит о невозможности колонизации ими Белого моря из-за неприемлемости местных условий и исключительной разреженности их особей в этой акватории.

Зоогеографический состав зоопланктона и сезонная динамика зоогеографических групп в численности и биомассе

Зоогеографический состав планктонной фауны Белого моря имеет смешанный характер [Виркетис 1926, 1929; Дерюгин, 1928; Гурьянова, 1948; Pertsova,

Kosobokova, 2000]. Среди многоклеточных планктонных животных по числу видов преобладают арктические и аркто-бореальные виды – 63%, а бореальные составляют 17% [Перцова, Прыгункова, 1995; Pertsova, Kosobokova, 2000]. Остальная часть фауны представлена широко распространенными видами.

Соотношение представителей разных зоогеографических групп в мелководных и глубоководных районах различно как по числу видов, так и по их вкладу в численность и биомассу. На мелководьях эти соотношения в течение года очень резко меняются. Причиной изменений, как мы увидим ниже, является гетеротопность многих форм (см. ниже) и выпадение большинства гидромедуз из состава фауны на зимний период. В более глубоких районах, например, на постоянной станции с глубиной 100 м на границе между мелководными и глубоководными районами Кандалакшского залива (рис. 7.2.1), в начале лета более 70% численности составляют аркто-бореальные виды, арктические дают около 3%, а бореальные не более 0,1% (рис. 7.2.3). Соотношение этих групп по биомассе иное. Биомасса аркто-бореальных видов составляет лишь 28%, арктических 69%, бореальных не превышает 0,01%. Таким образом, в начале лета арктические виды при относительно невысокой численности дают наибольший вклад в биомассу из-за своих крупных размеров. В середине лета, в августе, картина меняется. Половину численности зоопланктона составляют виды бореальные, они же дают около четверти всей биомассы (см. рис. 7.2.3). Зимой, в феврале, бореальные виды полно-

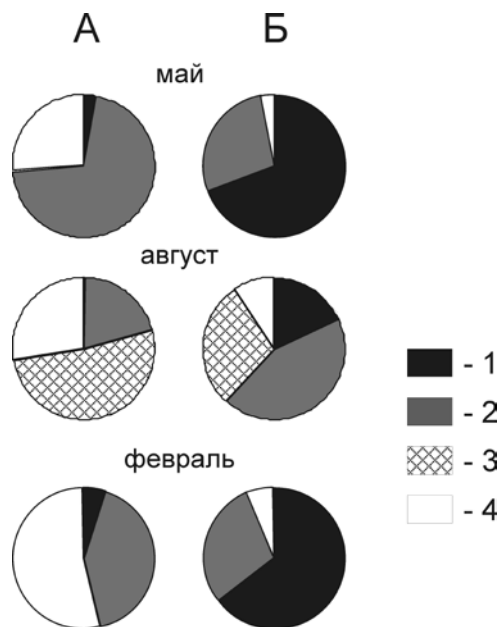


Рис. 7.2.3. Вклад различных зоогеографических групп зоопланктона в численность (А) и биомассу (Б) в разные сезоны в районе постоянной станции с глубиной 100 м, Кандалакшский залив

1 – арктические виды; 2 – аркто-бореальные виды; 3 – бореальные виды; 4 – широко распространенные виды

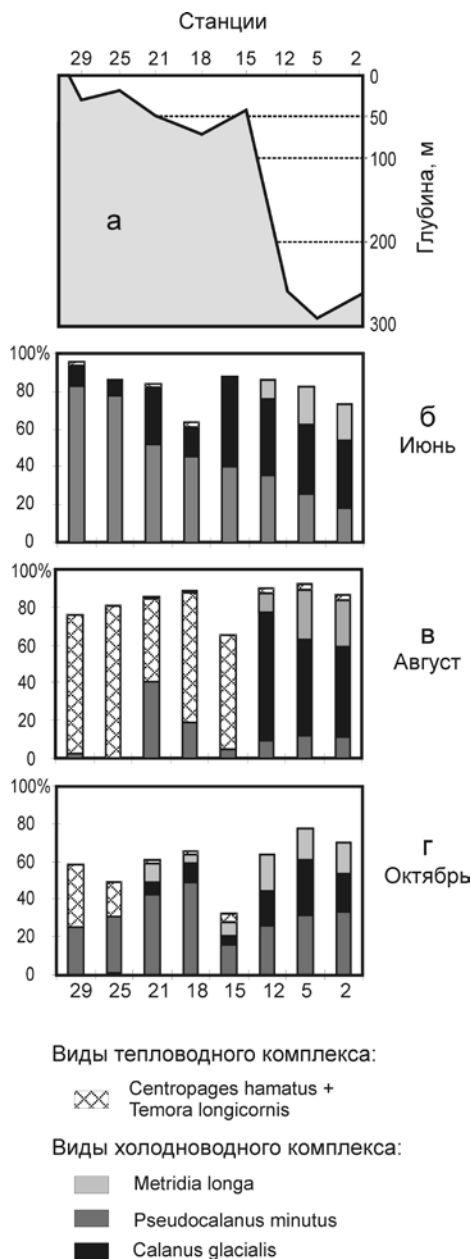


Рис. 7.2.4. Сезонные изменения вклада (%) видов тепловодного и холодноводного комплексов в биомассу зоопланктона на станциях осевого разреза через Кандалакшский залив

а – положение станций и профиль дна;
б – весна; в – лето; г – осень

стью исчезают, по численности доминируют бореальные и широко распространенные, а по биомассе – арктические и аркто-бореальные (см. рис. 7.2.3).

В еще более глубоких районах (>150 м) зоогеографический состав зоопланктона в течение года меняется меньше (рис. 7.2.4). В них всегда преобладают виды арктические и аркто-бореальные, хотя их вклад в численность и биомассу в разные сезоны также различен (см. рис. 7.2.4).

Экологические комплексы и жизненные циклы массовых видов

Планктонные животные разного зоогеографического происхождения формируют в Белом море два основных экологических комплекса видов – тепловодный и холодноводный. Принадлежащие к ним виды различаются адаптациями к циклически изменяющимся условиям среды, продолжительностью жизненных циклов и местообитанием [Перцова, 1980а, 1984].

Тепловодный комплекс состоит из бореальных неритических видов, широко распространенных в европейских морях умеренных широт (Балтийском, Северном и др.). В Белом море они населяют преимущественно мелководья и являются временным компонентом планктона, присутствующим в столбе воды только в теплый летний период (см. рис. 7.2.4в; рис. 7.2.5а). В центральных глубоководных районах они встречаются единично, попадая туда из прибрежья за счет выноса поверхностными приливно-отливными течениями.

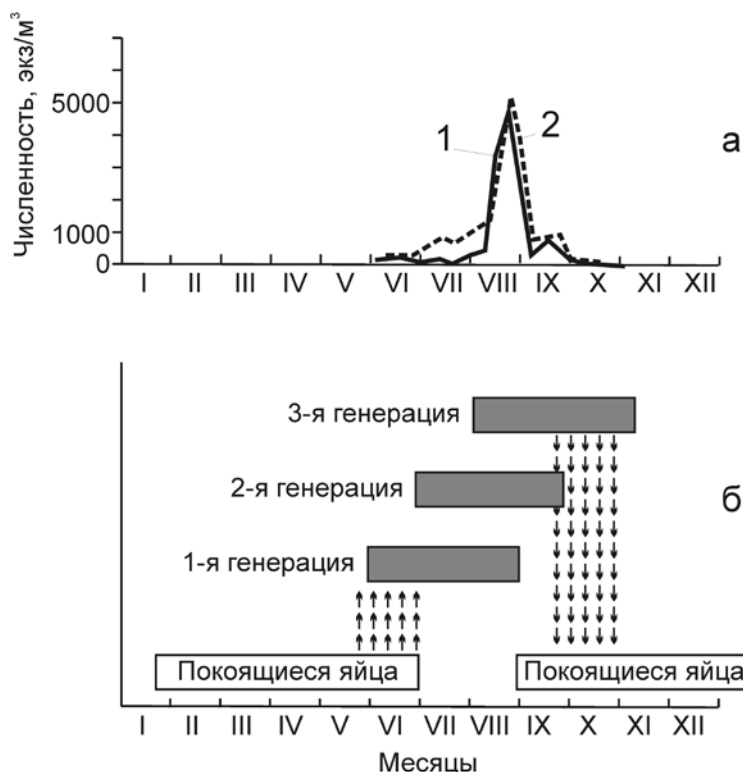


Рис. 7.2.5. Сезонные изменения численности видов тепловодного комплекса *Centropages hamatus* и *Temora longicornis* (а) и схема жизненного цикла *C. hamatus* (б)

1 – *C. hamatus*; 2 – *T. longicornis*

Холодноводный комплекс видов состоит из арктических и аркто-бореальных форм, предпочитающих низкие температуры. В глубоководных районах, где за пределами поверхностного слоя температура воды в течение всего года остается отрицательной, они встречаются в течение всего года (см. рис. 7.2.4б–г). В прибрежье они появляются лишь в те сезоны, когда температура воды там опускается ниже 5–10°C (см. рис. 7.2.4б, г).

Жизненные циклы массовых видов тепловодного и холодноводного комплексов изучены в Белом море детально [Прыгункова, 1968, 1974; Перцова, 1974а, б, 1980а, 1981, 1984; Кособокова, Перцова, 1990; Перцова, Кособокова, 1996; Кособокова, 1998; Перцова и др., 2006; Kosobokova, 1999]. Основной их чертой у массовых представителей тепловодного комплекса (бореальные копеподы *Centropages hamatus*, *Temora longicornis*, *Acartia biflosa*) является гетеротопность: часть года (лето) они проводят в толще вод, а другую его часть – на дне водоема, пережидая неблагоприятные условия в стадии покоящихся яиц (рис. 7.2.5б). В конце весны с прогревом мелководий их молодь появляется в пелагиали. Ее развитие

протекает относительно быстро, и за лето у этих видов может пройти 2–3 генерации, длящихся по 1,5–2 месяца [Перцова, 1974а, 1980а]. Осенью самки вновь продуцируют покоящиеся яйца, опускающиеся на дно водоема и не развивающиеся до начала следующего лета (см. рис. 7.2.5б). Благодаря такому характеру сезонного развития, численность гетеротопных видов резко возрастает в период летнего прогрева, а затем быстро падает (см. рис. 7.2.5а). В течение зимы она практически равна нулю (см. рис. 7.2.5а).

Арктические и аркто-бореальные виды холодноводного комплекса, в отличие от видов тепловодных, постоянно присутствуют в пелагиали и имеют более продолжительные жизненные циклы. У *Metridia longa*, *Pseudocalanus minutus* и *Parasagitta elegans* продолжительность цикла составляет около года [Перцова, 1974б, 1981; Перцова, Кособокова, в печ.], у *Calanus glacialis* (рис. 7.2.6) – два года [Прыгункова, 1968; Кособокова, Перцова, 1990; Кособокова, 1998; Кособокова, 1999; Перцова, Кособокова, 2010]. Преимущественно растительноядные копеподы-фильтраторы *C. glacialis* и *P. minutus* активны в вегетационный период, а зиму проводят в состоянии диапаузы [Арашкевич, Кособокова, 1988; Кособокова, Перцова, 1990, 2010]. Всеядная копепода *M. longa* и хищники щетинкочелюстные *P. elegans* остаются активными в течение всего года [Перцова, 1974а, б; Перцова, Кособокова, в печ.].

Для представителей и тепловодного, и холодноводного комплексов характерны существенные сезонные колебания численности, возрастного и размерного состава, биомассы и вертикального распределения, являющиеся ответом на циклические изменения абиотических и биотических условий. Сезонные изменения в их популяциях отражаются в колебаниях суммарной биомассы зоопланктона и изменениях его вертикального распределения, которые описываются в следу-

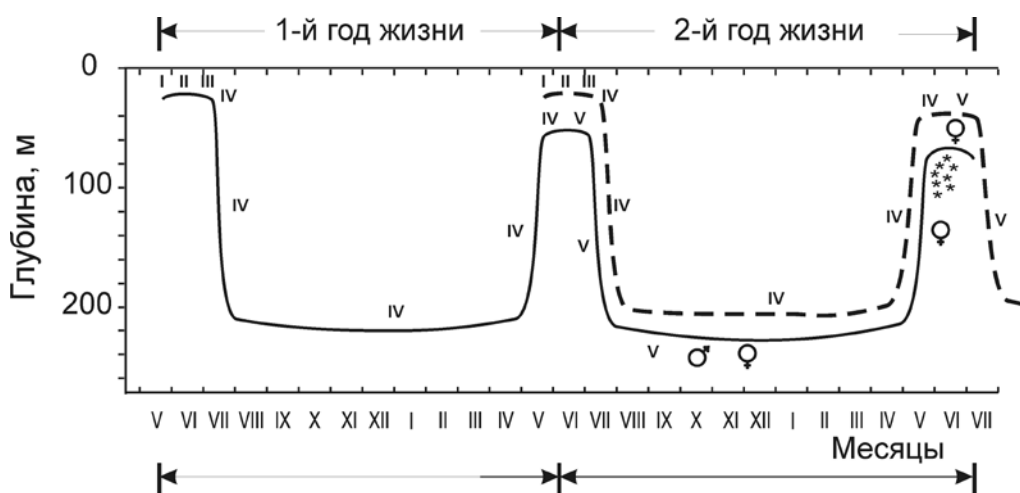


Рис. 7.2.6. Схема двухлетнего жизненного цикла *Calanus glacialis* в Белом море
I–V – копеподитные стадии. Звездочками показано время нереста

ющих разделах отдельно для мелководных и глубоководных районов моря, поскольку их динамика в этих районах различна.

Фенология зоопланктона и сезонная динамика его биомассы в прибрежных районах

Сезонные изменения в составе зоопланктона мелководий Белого моря, фенология и сезонная динамика биомассы лучше всего изучены в прибрежье Кандалакшского залива, в губе Чупа и проливе Великая Салма по наблюдениям на постоянных станциях с глубинами 20, 60 и 100 м [Иванова, 1963а; Перцова, 1962, 1970, Перцова, Сахарова, 1967; Перуева, 1976; Прыгункова, 1970, 1974, 1987].

Минимальное число видов, минимальная численность и биомасса зоопланктона в прибрежных районах отмечается зимой. Особенно бедны в это время мелководные участки заливов. По наблюдениям в Великой Салме (Кандалакшский залив) на постоянной станции с глубиной 20 м, биомасса зоопланктона с декабря по март колеблется от 10 до 50 $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$ (сырой вес) и редко достигает 100 $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$ (рис. 7.2.7а). Такой же разброс величин биомассы отмечали зимой в губе Чупа [Прыгункова, 1970, 1974; Кособокова и др., 2003] и Онежском заливе [Иванова, 1963а; Эпштейн, 1957].

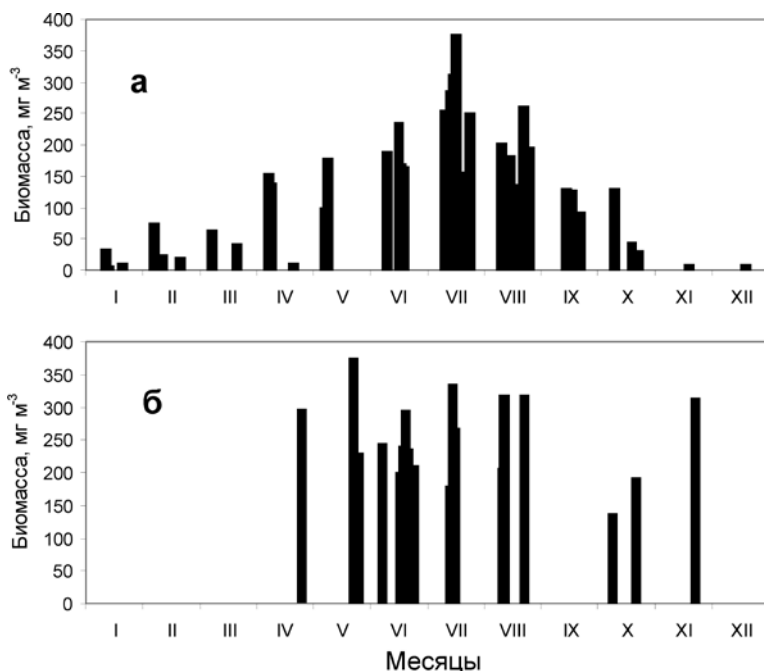


Рис. 7.2.7. Сезонные изменения суммарной биомассы зоопланктона ($\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$, сырая масса) в прибрежных (а) и глубоководных (б) районах Белого моря

В марте–апреле, при наибольшем охлаждении водной толщи (конец гидрологической зимы, см. рис. 7.2.2), зоопланктон мелководий представлен холодолюбивыми арктическими, арктическо-бореальными видами и их личинками. Из арктических копепоид в незначительном количестве встречается и размножается *Metridia longa*, присутствуют самки *Calanus glacialis* с прикрепленными сперматофорами. Размножаются холодноводные аркто-бореальные копепоиды *Pseudocalanus minutus* и *Oncaea borealis*, гидроидные медузы *Aeginopsis laurentii*, гребневики *Beroe cucumis*, *Bolinopsis infundibulum*, присутствуют личинки крылоногих моллюсков *Clione limacina*.

В апреле количество видов возрастает в основном за счет появления немногочисленных личинок донных животных (Cirripedia, Polychaeta, Decapoda, Bivalvia). Начинается размножение массового эвритермного вида копепоид *Oithona similis*.

В мае, первом месяце гидрологической весны, видовое разнообразие зоопланктона существенно увеличивается за счет появления гидромедуз, эфирсцифомедуз, кладоцер (Cladocera), личинок разнообразных донных животных. После выхода льда в мае во время вспышки фитопланктона резко увеличивается численность личинок баянусов (Cirripedia). Среднемесячная биомасса зоопланктона в этот период достигает $100 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ и более (см. рис. 7.2.7а).

К июню, с началом интенсивного прогрева поверхностных вод (см. рис. 7.2.2), видовое разнообразие зоопланктона возрастает резко. В Великой Салме в этом месяце отмечается максимальное для этого района число видов. Особенно велико число видов гидромедуз. Появляются личинки эвфаузиид, молодь копепоид, которые проводили зиму на дне водоема (*Centropages hamatus*, *Temora longicornis*) в стадии покоящихся яиц, увеличивается разнообразие личинок донных животных Polychaeta, Bivalvia, Gastropoda, Decapoda, Ophiuroidea. Постепенно увеличивается численность неритических теплолюбивых видов Copepoda и Cladocera. Старшие стадии развития холодноводных арктических и аркто-бореальных копепоид *Calanus glacialis*, *Pseudocalanus minutus*, представленные здесь зимой, в июне с мелководий исчезают, замещаясь их младшими стадиями. Биомасса в июне возрастает на мелководьях почти вдвое.

В июле видовой состав зоопланктона в прибрежных районах еще очень разнообразен, но уже наблюдается выпадение целого ряда видов гидромедуз, исчезают все стадии развития арктических копепоид калянуса и метридии, у аркто-бореального псевдокалянуса присутствуют только младшие стадии развития. Исчезает из планктона ряд личинок донных животных в связи с их оседанием на дно, но меропланктон пополняется личинками Asteroidea. При увеличивающемся прогреве мелководий массового развития достигают виды тепловодного комплекса – копепоиды *Temora longicornis*, *Centropages hamatus*, а также *Acartia longiremis*. Биомасса достигает $200\text{--}350 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ и более (см. рис. 7.2.7а). В августе при максимальном прогреве вод в прибрежных районах биомасса начинает снижаться, хотя иногда отмечается ее второй максимум [Перцова, 1970; Прыгункова 1970, 1987].

В сентябре температура воды быстро падает (см. рис. 7.2.2). Число видов в пелагиали уменьшается за счет выпадения ряда видов гидромедуз, сцифомедуз. Резко уменьшается численность и к концу месяца полностью исчезают из планктона виды *Cladocera*. С понижением температуры воды начинается период массового размножения арктической копеподы *Metridia longa*. В планктоне во множестве появляются новые представители личиночного планктона – яйца и личинки *Ascidia*. Биомасса зоопланктона продолжает снижаться.

В октябре температура воды падает резко, и состав зоопланктона напоминает таковой в марте: снова начинает размножаться арктическая гидромедуза *Aeginopsis laurentii*, резко снижается численность видов тепловодного комплекса. В ноябре начинается ледостав. Полностью исчезают тепловодные гетеротопные виды копепод, численность других резко сокращается. Зимой число видов сокращается до 30–40% от общего числа видов, найденных в Белом море [Камшилов, 1952; Перцова, 1970].

Таким образом, в мелководных районах колебания численности и биомассы в течение года происходят почти исключительно за счет изменения обилия гетеротопных видов копепод, гидромедуз, кладоцер, а также личинок донных животных, появляющихся в толще воды только в теплый период года [Перцова, 1974а, б, 1980а; Ошурков и др., 1982; Шилин, Ошурков, 1985, Шилин, 1989]. Ежегодное исчезновение из планктона этих животных к концу осени приводит к резкому снижению общей численности и биомассы зоопланктона. Благодаря этому, размах колебаний биомассы на мелководьях от зимы к лету оказывается десяти- и даже двадцатикратным (см. рис. 7.2.7а).

Сезонная динамика качественного состава, вертикального распределения и обилия зоопланктона в глубоководных районах моря

Хотя в глубоководных районах моря можно встретить большинство видов, обитающих на мелководьях, и динамика их появления в планктоне аналогична той, что наблюдается на мелководьях, роль видов тепловодного комплекса там мала. С ранней весны до поздней осени по численности и биомассе там отчетливо преобладают четыре вида холодноводного комплекса: копеподы *Calanus glacialis*, *Metridia longa*, *Pseudocalanus minutus* и щетинкочелюстные *Parasagitta elegans* (табл. 7.2.3). В сезонных изменениях структуры сообществ и биомассы глубоководных районов сезонная динамика популяций этих четырех видов играет важнейшую роль. Она хорошо известна по ряду опубликованных работ и выражается в циклических изменениях их численности, возрастного и размерного состава и биомассы [Прыгункова, 1968, 1974; Перцова, 1974а, б, 1980а; Кособокова, Перцова, 1990, 2005; Кособокова, 1998; Kosobokova, 1999; Перцова и др., 2006]. Помимо обилия и структуры популяций в течение года существенно

Таблица 7.2.3

Доля основных компонентов зоопланктона (%) в его суммарной биомассе в глубоководной части Кандалакшского залива, Белое море, в разные сезоны 1998 и 1999 г. и в конце зимы 2003 г.

Вид, группа	Весна (май)	Лето (июнь)	Лето (июль)	Лето (август)	Осень (октябрь)	Конец осени (ноябрь)	Конец зимы (апрель)
<i>Calanus glacialis</i>	39,5	30,6	20,0	54,7	17,1	34,3	54,7
<i>Metridia longa</i>	25,0	40,8	21,6	20,0	19,9	24,2	20,0
<i>Pseudocalanus minutus</i>	6,3	11,6	14,8	9,3	29,2	19,7	9,3
Прочие Copepoda	2,7	2,3	0,8	2,0	2,9	2,5	2,0
<i>Parasagitta elegans</i>	16,7	8,4	7,7	3,1	9,3	6,3	3,1
Cnidaria	1,9	0,2	8,6	3,0	10,1	6,1	3,0
Mysidacea	2,6	1,1	0,1	0,6	0,1	0,6	0,6
Euphausiacea	0,4	0,4	0	0,3	1,5	0,1	0,3
Larvacea	0,2	2,5	8,2	0,03	3,4	0,5	0,03
Amphipoda	1,9	0,9	1,3	1,6	1,8	3,9	1,6
Прочие	2,8	1,1	17,5	6,0	4,7	1,8	6,0

меняется и вертикальное распределение каждого из этих видов [Перцова, 1974б; Перцова, Кособокова, 2002а; Кособокова, Перцова, 1990, 2005; Pertsova, Kosobokova, 2003].

Популяции холодноводных фитофагов-фильтраторов *C. glacialis* и *P. minutus* зимуют в состоянии диапаузы на глубинах, и ранней весной поднимаются в поверхностные слои для откорма, нереста и роста. Там они концентрируются до конца июня – начала июля – периода, когда температура у поверхности начинает быстро повышаться. С этого времени начинается их опускание из прогретого слоя, и с августа более 80% особей обоих видов сосредотачивается на глубинах свыше 100 м. С августа по ноябрь такой характер распределения *C. glacialis* и *P. minutus* нарушается в темное время суток, когда особи старших стадий обоих видов совершают суточные миграции, поднимаясь в поверхностные слои (рис. 7.2.8). Считается, что зиму основная масса *C. glacialis* и *P. minutus* проводит на глубинах более 100 м. Интересно, однако, что и в зимние месяцы небольшое количество особей этих видов время от времени обнаруживается вблизи поверхности [Камшилов, 1952; Перцова, 1962; Прыгункова, 1974; Арашкевич, Кособокова, 1988; Кособокова, Перцова, 1990]. Причины их подъема не совсем ясны. В его основе может лежать как турбулентность воды, так и нарушение миграций на глубины осенью или даже активный подъем зимой особей, по каким-то причинам вышедших из диапаузы.

Всеядная копепода *M. longa* имеет иной характер сезонных вертикальных миграций. Весной и летом ее популяция обитает в среднем глубже, чем осенью и зимой. Как и два предыдущих вида, в период смены дня и ночи *M. longa* совершает суточные вертикальные миграции, интенсивность которых в августе–октябре

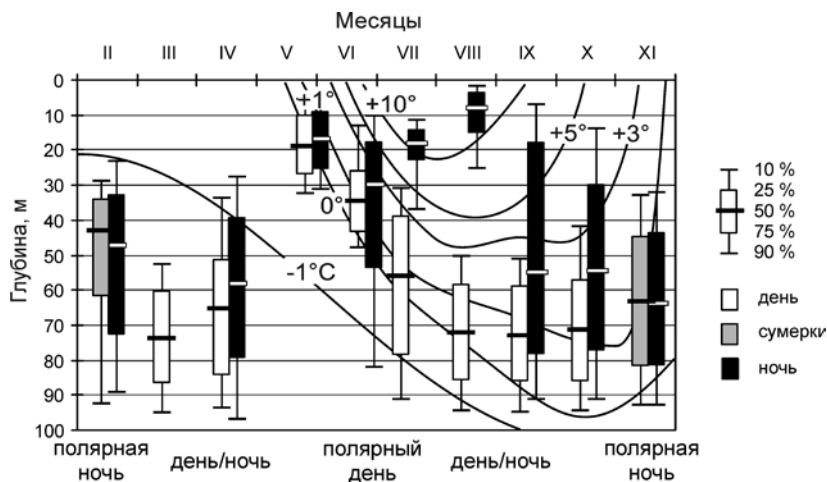


Рис. 7.2.8. Дневное и ночное распределение популяции *Calanus glacialis* в Кандалакшском заливе Белого моря в разные месяцы года на станции с глубиной 100 м

Линиями показан годовой ход изотерм -1 , 0 , $+1$, 3 , 5 и 10°C . Верхняя, средняя и нижняя горизонтальные линии показывают положение 10-, 50- и 90-процентного уровней численности популяции соответственно, верхняя и нижняя границы прямоугольника – положение 25- и 75-процентного уровней численности

доходит до 24–58%. Сезонные изменения вертикального распределения популяции щетинкочелюстных *P. elegans* во многом напоминают миграции копепода *C. glacialis* и *P. minutus* [Перцова, Кособокова, в печ.].

Сезонные миграции зоопланктона

В результате «сложения» сезонных вертикальных перемещений отдельных видов формируются закономерные, повторяющиеся из года в год сезонные вертикальные миграции общей массы зоопланктона, лучше всего прослеживающиеся в глубоководных районах моря. По своему характеру они не отличаются от сезонных вертикальных миграций зоопланктона в других умеренных и высокоширотных районах [Виноградов, 1968; Кособокова, 1981, 2010; Conover, 1988; Ashijan et al., 2003] и характеризуются подъемом общей массы планктона в поверхностные слои в начале вегетационного периода и опусканием на глубины на осенне-зимний период. Для Белого моря сезонные миграции зоопланктона описаны нами по данным, собранным в разные сезоны с 1998 по 2003 гг. в Кандалакшской впадине (район максимальных глубин Белого моря) на разрезе из 3 станций А, В и С [Pertsova, Kosobokova, 2003] (рис. 7.2.9).

Биологической весной, в конце мая – начале июня, распределение суммарной биомассы зоопланктона в столбе воды характеризуется выраженным максиму-

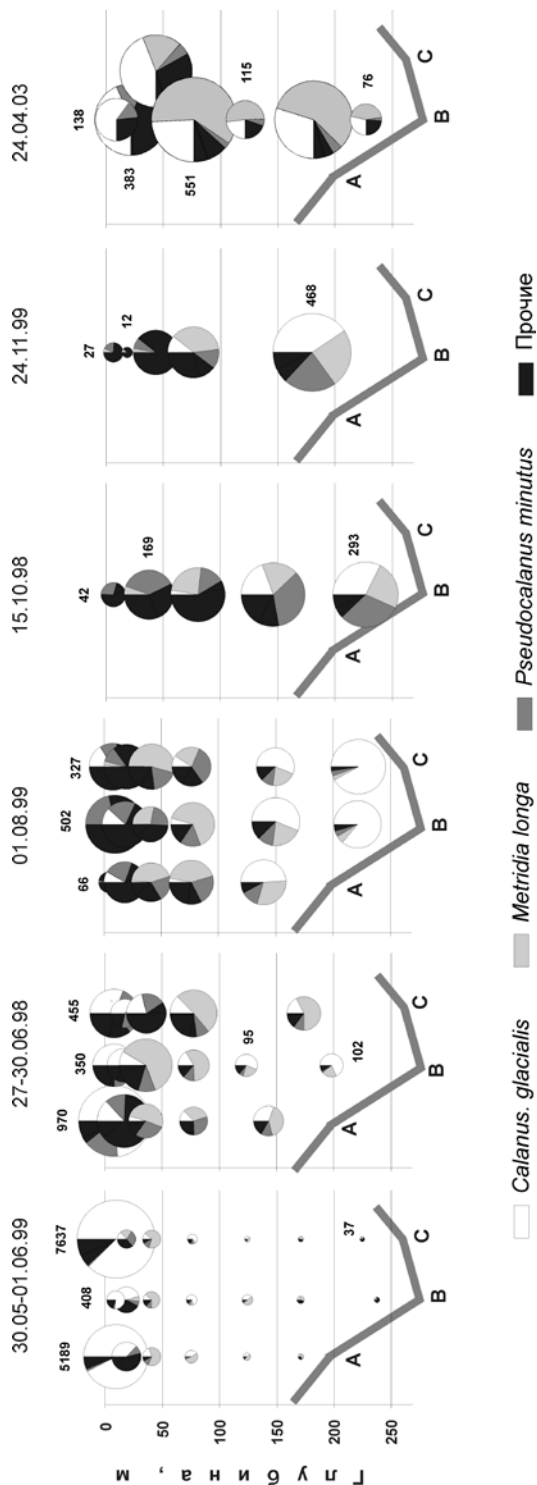


Рис. 7.2.9. Сезонные изменения вертикального распределения биомассы зоопланктона на станциях разреза А-В-С через район максимальных глубин Кандалакшского залива в 1998–99 и 2003 гг.
Цифрами обозначена величина биомассы в отдельных слоях, $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$, сырая масса. Ломаной линией показан профиль дна. Положение станций А-В-С см. на рис. 7.2.1 Масштаб различен для разных дат

мом у поверхности. В этот период до 90% биомассы концентрируется в слое 0–10 м, с глубиной же ее величина существенно снижается (см. рис. 7.2.9). По данным за начало июня 1999 г., средняя по трем станциям биомасса зоопланктона в слое 0–10 м составила $4408 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$, а на одной из них достигла $7637 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ – самой высокой величины за всю историю изучения Белого моря. В этом слое абсолютно доминировал фитофаг-фильтратор *C. glacialis* (77–92%, см. рис. 7.2.9). Во всем столбе воды три вида копепод – *C. glacialis*, *M. longa* и *P. minutus* – составляли от 71 до 84%, а хищники-щетинкочелюстные *S. elegans* – от 5 до 17%. Менее заметную роль играли Hyperiididae, Mysidacea, Euphausiidae, Appendicularia, Hydromedusae – *Aglantha digitale* и *Aeginopsis laurentii*. В незначительном количестве присутствовали личинки донных животных.

В первые недели биологического лета (июнь) максимум биомассы отмечается также в пределах поверхностного слоя (см. рис. 7.2.9), однако абсолютная его величина уже намного меньше, чем в конце мая – начале июня ($350\text{--}970 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$, среднее $592 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$). Резко доминируют, как и весной, три вида копепод – *C. glacialis*, *M. longa* и *P. minutus*, и щетинкочелюстные, однако среди копепод лидирующая роль переходит к *M. longa* (24–43%).

В конце биологического лета, в августе, распределение биомассы по вертикали оказывается почти равномерным (см. рис. 7.2.9). В поверхностном слое 0–10 м она по сравнению с маем–июнем более чем в 10 раз уменьшается, а на глубинах свыше 100 м также более чем в 10 раз увеличивается. Копепода *C. glacialis* в верхнем 10-метровом слое летом вообще отсутствует, и лишь незначительное количество ее особей встречается на глубинах 10–25 м. Основная масса калянуса к этому времени опускается на глубины свыше 100 м (см. рис. 7.2.9). *P. minutus* летом все еще многочислен до глубины 100 м, а *M. longa* встречается только глубже 25 м. В поверхностном 50-метровом слое существенную роль играют представители меропланктона и молодь гидромедузы *A. digitale*.

Осенью, в октябре и ноябре, биомасса в поверхностном слое снижается еще существеннее – до $12\text{--}42 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ (см. рис. 7.2.9). Ее наиболее высокие величины ($468 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$) были отмечены глубже 100–200 м, где по сравнению с весной (июнь) она возросла в 13 раз. До 97% биомассы *C. glacialis* концентрируется в эти сезоны на глубинах более 100 м, в верхнем 50-метровом слое он вообще не встречается.

Данные о количестве и распределении зоопланктона в глубоководных районах моря в следующие 6 месяцев – с ноября по апрель – отсутствуют. На основании сопоставления результатов наблюдений поздней осенью и ранней весной, а также сведений о зимней биологии массовых видов, полученных в прибрежных районах [Прыгункова, 1974; Кособокова и др., 2003; Pertsova, Kosobokova, 2003], традиционно считается, что в этот период зоопланктон концентрируется на глубинах. Каковы эти глубины и что на них в действительности происходит – остается неизвестным.

По данным за апрель 2003 г. – единственным данным, полученным в Белом море в зимних гидрологических условиях до полного схода ледового покрова (см.

табл. 7.2.1) [Кособокова и др., 2004], в этом месяце уже происходит подъем зоопланктона с глубин. Распределение суммарной биомассы по вертикали в конце апреля имеет двувёршинный характер, объясняющийся тем, что разные стадии развития массовых видов начинают (и завершают) подъем к поверхности не одновременно (см. ниже). В поверхностном слое 0–10 м биомасса оказывается уже намного выше (около $140 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$), чем поздней осенью, хотя и все еще существенно ниже, чем ранней весной (см. рис. 7.2.9). На глубинах 10–100 м она составляет $400\text{--}550 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$, глубже следует промежуточный минимум величин порядка $115 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$, и под ним – второй пик биомассы на глубинах 150–200 м, достигающий величин порядка $500 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$.

Если сравнивать величину биомассы только в районе с глубинами более 200 м, оказывается, что размах ее сезонных колебаний с весны до поздней осени по сравнению с мелководными районами невелик (см. рис. 7.2.7). И в 1998, и в 1999 гг. наблюдалось незначительное – в 1,6 и 1,3 раза, снижение средней для столба воды величины от весны к лету, а затем также незначительное – в 1,6 и 1,1 раза, соответственно, повышение от лета к осени [Pertsova, Kosobokova, 2003]. При этом в 1998 г. биомасса осенью оказалась такой же, как и весной этого года, а в 1999 г. к осени она даже снизилась в 1,2 раза. Наряду с этим, колебания биомассы в отдельных слоях, особенно в узком прогреваемом поверхностном слое, могут достигать десятков раз.

Насколько биомасса зоопланктона снижается в течение зимнего периода, и снижается ли она, сказать трудно, однако сравнение обилия и возрастного состава *C. glacialis* на станции В в Кандалакшском заливе осенью 1998 и весной 1999 гг. дало интересные результаты (табл. 7.2.4). Средняя численность калянуса в столбе воды в самую позднюю дату сбора проб в 1998 г. (15 октября) составляла $25 \text{ экз} \cdot \text{м}^{-3}$. В самую раннюю дату весной 1999 г. (30 мая), она практически не изменилась, составив $27 \text{ экз} \cdot \text{м}^{-3}$. Доли самок и самцов за зиму также практически не изменились, а вот доля V стадии весной (62,3%) достигла почти той же величины, что доля IV стадии (68,7%) осенью предыдущего года (см. табл. 7.2.4). В таком изменении состава популяции нет ничего удивительного, так как переход с IV

Таблица 7.2.4

Численность ($\text{экз} \cdot \text{м}^{-3}$), биомасса ($\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$) и возрастной состав (%) *Calanus glacialis* осенью 1998 и весной 1999 гг. на станции В в районе максимальных глубин Кандалакшского залива.

Дата	15 октября 1998	30 мая 1999
Численность, $\text{экз} \cdot \text{м}^{-3}$	25	27
Биомасса, $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$	41	74
Возрастной состав, %		
CIV	68,5	25,0
CV	17,0	62,3
CVI, самки	11,1	12,3
CVI, самцы	3,3	0,4

стадии на V происходит обычно именно в мае. Вероятно, к концу мая 1999 г. этот переход уже завершился, что хорошо согласуется с представлениями о ходе жизненного цикла этого вида [Кособокова, Перцова, 1990; Kosobokova, 1999]. При этом он сопровождался закономерным увеличением биомассы (см. табл. 7.2.4), поскольку размер и вес V-й стадии заметно выше, чем IV [Перцова, 1967]. Приведенный пример показывает, что, возможно, убыли в популяции этого арктического вида в зимний период в глубоководном районе почти не происходит. Одной из причин тому может быть отсутствие планктоядных рыб в глубинных слоях, где температура постоянно отрицательна и для них неблагоприятна. Судя по приведенному результату, пресс прочих планктонных хищников на этих глубинах, вероятно, также не является критическим для популяции калынуса. Исходя из этих данных можно предположить, что глубинные воды глубоководных районов Белого моря с их низкой температурой являются естественным резервуаром для сохранения основы популяции этого арктического вида в зимний период.

Планктонные сообщества в зимний период

Зимний период в жизни зоопланктона Белого моря и других арктических морей представляет особый интерес. Для большинства морей о зимнем периоде известно мало, поскольку проведение зимних исследований сопряжено с большими техническими трудностями и существенными затратами [Hirche, Kosobokova, 2011]. Зоопланктон Белого моря в этом отношении можно считать изученным лучше, чем в других морях, поскольку зимние исследования проводились здесь неоднократно [Перцова, 1962, 1984; Прыгункова, 1974, Арашкевич, Кособокова, 1988; Кособокова и др., 2003]. Большинство работ, однако, было ограничено мелководным проливом Великая Салма и губой Чупа, где на постоянных станциях изучали годовую динамику состава, численности и биомассы зоопланктона [Перцова, 1962, 1984, Прыгункова, 1974], а также особенности экологии массовых видов [Арашкевич, Кособокова, 1988; Кособокова и др., 2003; Ратькова и др., 2004; Сажин и др. 2004]. Проводились зимние исследования и в Кандалакшском заливе на постоянной станции с глубиной 100 м (см. рис. 7.2.1), где изучали состав зоопланктона и суточные миграции массовых видов [Перцова, 1974а, 1981, 1984]. В более глубоководных районах зимние наблюдения за историю изучения Белого моря были проведены лишь дважды: в 1951 г. [Камшилов, 1952] и в 2003 г. [Кособокова, Перцова, 2005].

Обобщая опубликованные результаты зимних исследований, можно заключить, что главной особенностью планктонных сообществ Белого моря в зимний период является общее обеднение их видового состава и снижение численности зоопланктона как на мелководьях, так и в глубоководной части моря [Перцова, 1962; Прыгункова, 1974; Кособокова и др., 2003; Кособокова, Перцова, 2005]. В то время как динамика видового состава, численности и биомассы на мелководьях

в зимний период довольно хорошо описана [Перцова, 1962; Прыгункова, 1974], о процессах, происходящих в глубоководных районах в течение почти 6-месячного периода с декабря по март, неизвестно почти ничего. Важное значение для их изучения имела комплексная экспедиция ГС «Сергей Кравков» в Бассейн Белого моря, проведенная Институтом океанологии РАН в апреле 2003 г., когда удалось пронаблюдать за биологическими процессами в водной толще в конце зимы, до начала существенного прогрева водной толщи. Проведению этих исследований стало возможным лишь благодаря аномально легкой для этого года ледовой обстановке [Кособокова и др., 2004; Кособокова, Перцова, 2005].

Видовой состав зоопланктона в апреле 2003 г. на всей изученной акватории, как и предполагалось, оказался существенно беднее, чем летом. Основной чертой возрастного состава популяций присутствовавших арктических и аркто-бореальных видов было преобладание старших стадий развития, обычных в зимний период, что также подтверждало результаты более ранних исследований [Камшилов, 1952; Перцова, 1974б, 1981; Кособокова, Перцова, 1990]. Возрастной же состав и распределение популяций каждого массового вида имели свои особенности, связанные с особенностями их жизненных стратегий.

Распределение преимущественного фитофага-фильтратора *C. glacialis* свидетельствовало о начале подъема его зимующего фонда с глубин зимовки [Кособокова, Перцова, 2005]. Хотя ранее уже неоднократно было показано, что к осени *C. glacialis* опускается в Белом море за пределы 100-метровых глубин, а весной концентрируется у поверхности [Прыгункова, 1974; Кособокова, Перцова, 1990], не было известно, когда начинается весенний подъем. Распределение популяции в апреле 2003 г. свидетельствовало о переходном состоянии между «зимой» и «весной»: на самых больших глубинах калянус уже практически отсутствовал, а у поверхности еще не сконцентрировался (рис. 7.2.10а). Для распределения биомассы были характерны высокие величины в области с глубинами, превышающими 200 м [Кособокова, Перцова, 2005]. По-видимому, именно эти районы – Бассейн и Кандалакшская впадина образуют зону, где в результате осеннего опускания основная часть популяции калянуса скапливается в зимний период под действием течений. Отчетливое доминирование IV копеподитной стадии по всей акватории (рис. 7.2.10б) подтверждало, что эта стадия является основой его зимующего фонда. Низкая доля V стадии (12–13%) (см. рис. 7.2.10б) также свидетельствовала о том, что наиболее типичной для *C. glacialis* в Белом море является зимовка на IV, а не на V стадии. Интересно, что доля взрослых самок *C. glacialis* в апреле 2003 г. не превысила 19% (см. рис. 7.2.10б), и к поверхности поднялись в среднем лишь 20% из них. При этом около половины поднявшихся самок уже приступили к размножению, хотя интенсивность нереста была еще очень низка (табл. 7.2.5). Примечательно, что нерест 20–23 апреля 2003 г. – это самые ранние сроки нереста *C. glacialis*, отмеченные для открытых вод моря.

Распределение другого беломорского фильтратора, *P. minutus*, в апреле 2003 г. отличалось бóльшим однообразием как по горизонтали, так и по вертикали. Хотя

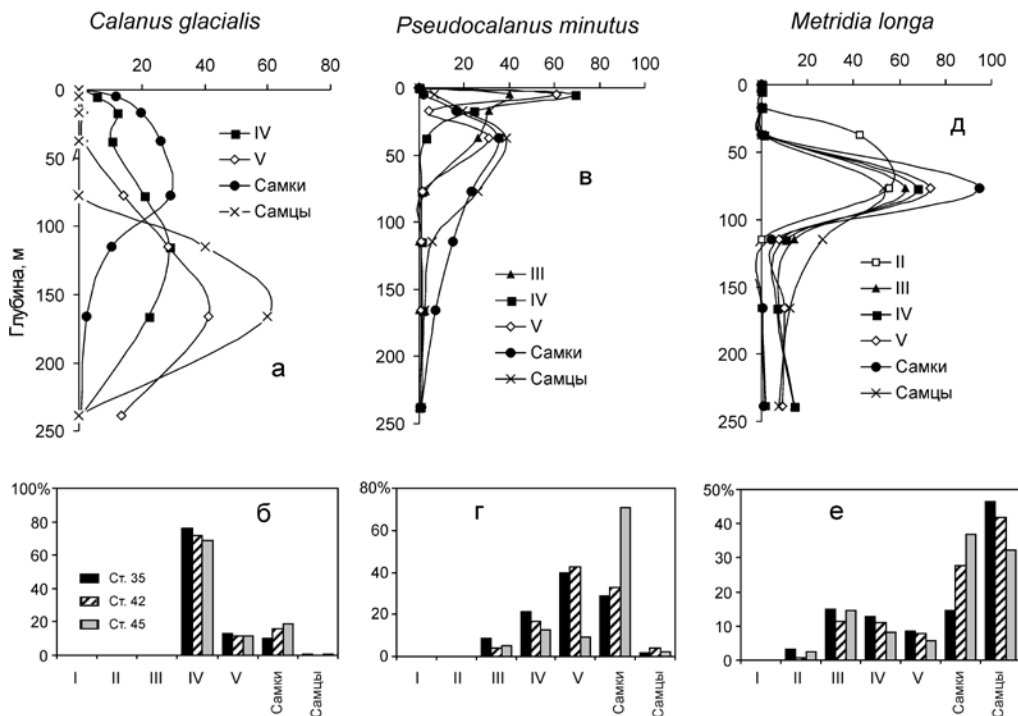


Рис. 7.2.10. Вертикальное распределение и возрастной состав популяций трех массовых видов зоопланктона в конце зимы (апрель) 2003 г.

а, б – *Calanus glacialis*; в, г – *Pseudocalanus minutus*; д, е – *Metridia longa*. I–V –копеподитные стадии

Таблица 7.2.5

Размер кладок и плодовитость *Calanus glacialis* в Белом море в апреле 2003 г. по материалам экспедиции ГС «Сергей Кравков».

Дата	Кол-во самок в эксперименте	Кол-во самок, отложивших кладки	Диапазон размеров разовых кладок, яиц на самку	Средний размер разовой кладки, яиц на самку	Средне-суточная плодовитость, яиц на самку в сутки
20.04.03	13	6 (46%)	16–102	50.0±32.2	19,38
21.04.03	18	7 (39%)	32–56	46.8±9.3	13,11
23.04.03	36	2 (6%)	19	19	1,06

для этого вида характерен тот же тип сезонных миграций, что и у калянуса, сроки подъема и опускания этих видов различаются. Так, подавляющая часть популяции *P. minutus* в апреле 2003 г. уже была сконцентрирована в пределах поверхностного слоя, тогда как калянус был еще только на пути к нему (рис. 7.2.10в).

Полученные результаты подтвердили ранее полученную информацию о сроках подъема и концентрации псевдокалянуса вблизи поверхности (март), а присутствие единичных самок с яйцевыми мешками – тот факт, что начало размножения вида приходится на период, когда море еще покрыто льдом [Перцова, 1981; Кособокова и др., 2003].

Вертикальное распределение всеядной копеподы *M. longa* в апреле 2003 г. (рис. 7.2.10д) мало отличалось от того, которое наблюдается в начале ледостава в конце ноября, когда в дневные часы популяция концентрируется глубже 50 м, образуя максимум биомассы в слое от 50 до 100 м [Перцова, 1974б; Pertsova, Kosobokova, 2003]. Возрастной же состав метридии, в том числе присутствие II копеподитной стадии (рис. 7.2.10е), подтвердил ранее полученные данные о том, что вид может размножаться осенью и в начале зимы [Перцова, 1974б].

В целом, вертикальное распределение всех массовых холодноводных копепод в конце зимнего сезона 2003 г. свидетельствовало о начале их весеннего подъема из глубинных слоев в поверхностные. При этом отмечалась приуроченность максимумов их биомассы к меньшим глубинам на мелководных станциях, показывая, что в глубоководных районах подъем зоопланктона запаздывает по сравнению с более мелководными. По-видимому, основным сигналом к подъему является свет, который достигает глубин, где держатся зимующие популяции, тем позже, чем глубже район зимовки.

Начало весенних процессов в апреле 2003 г. проявлялось не только в изменении вертикального распределения зоопланктона. Заметное по сравнению с зимой увеличение длины светового дня и интенсивности проникновения света под лед и воду, а также высокие концентрации биогенов во льду стимулировали развитие ледовых водорослей [Кособокова и др., 2004]. Кроме них в районах с плавучим льдом и на свободных ото льда акваториях начали развиваться крупные планктонные диатомовые [Кособокова и др., 2004]. Эти ледовые и планктонные водоросли оказались доступными для копепод-фильтраторов *C. glacialis* и *P. minutus*, уже частично достигших поверхности. В кишечниках особей в поверхностных слоях присутствовал зеленый пигмент, и потребленная растительная пища уже могла использоваться ими для поддержки раннего нереста. Перечисленные процессы указывали на постепенное приближение весеннего биологического сезона в пелагиали, несмотря на отсутствие существенного поверхностного прогрева и выраженной плотностной стратификации. Наблюдаемые явления еще раз подтвердили, что биологическая весна в планктонных сообществах арктических морей опережает весну гидрологическую [Кособокова, Перцова, 2005; Hirche, Kosobokova, 2011].

Распределение зоопланктона по акватории моря

Резкие сезонные изменения структуры планктонных сообществ и связанные с ними сезонные колебания суммарной биомассы зоопланктона являются факторами, которые необходимо учитывать при проведении любых сравнений отдельных

районов в пределах Белого моря по их богатству и продуктивности. Проводить такие сравнения, несомненно, имеет смысл только по данным, собранным в один и тот же биологический сезон. К сожалению, многие данные последних лет использовать для сравнения невозможно [Бондаренко, 1994; Трошков, 1991, 1998; Трошков, Слонова, 2000; Трошков, Фролов, 2005], так как в них не указаны точные сроки сбора материала или они получены нестандартными методами сбора и обработки планктона (например, путем прямой волюметрии, существенно завышающей величины биомассы).

Для сравнения разных районов моря нами были выбраны два сезона: весна (май–июнь) и лето (середина июля – конец августа), когда было осуществлено более всего исследований. Так, в Кандалакшском заливе проведено 10 съемок весной и 14 летом. Для остальных районов данные пока ограничиваются 1–2 съемками (табл. 7.2.6). В качестве величины для сравнения была использована средняя биомасса для всего столба воды ($\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$, сырой вес). Наши собственные данные и данные других авторов показывают, что весной и летом биомасса зоопланктона выше в районах с «бассейновым» типом вод, где она составляет весной в среднем $134\text{--}264 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$, а летом $152\text{--}265 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$. К числу таких районов относятся широко сообщающиеся между собой Бассейн, Кандалакшский и Двинский заливы. В районах с гомогенным типом структуры вод – мелководном Онежском заливе, Горле Белого моря и Мезенском заливе биомасса зоопланктона значительно ниже (см. табл. 7.2.6). Обращает на себя внимание также высокая биомасса в эстуарной зоне.

Важно иметь в виду, что в пределах каждого из перечисленных районов распределение биомассы зоопланктона также неравномерно. В Бассейне минимальные величины отмечаются в его центральной части [Pertsova, Kosobokova, 2003]. Биомасса возрастает на границе Бассейна с Онежским заливом и с Горлом, в районах сезонных термических фронтов [Перцова, 1980б]. Ее увеличение наблюдается и в восточной части Бассейна, граничащей с Двинским заливом. Близ Терского, Кандалакшского и Летнего берегов и по мере приближения к мелководьям Кандалакшского залива биомасса также возрастает [Перцова, 1980б].

При сравнении биомассы зоопланктона Белого моря с величинами, известными для других арктических морей, необходимо учитывать описанный существенный разброс величин в разных районах моря. Данные для других морей (табл. 7.2.7) показывают, что разброс величин в каждом из них также довольно велик, что определяется, как и в Белом море, структурой сообществ, населяющих районы с различающимися условиями. Детальное сравнение показывает, что в Белом, Карском море и море Лаптевых величины биомассы для районов со сходными глубинами и гидрофизическими условиями укладываются в близкие рамки (см. табл. 7.2.7). Так, сходный диапазон величин характеризует их глубоководные районы, населенные сходными сообществами. Кроме того, во всех трех морях богатыми по биомассе оказываются зоны эстуариев, где она достигает нескольких граммов в кубическом метре. Последнее показывает, что зоны маргинально-

Таблица 7.2.6
Биомасса зоопланктона ($\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$, сырой вес) для разных районов Белого моря по данным планктонных съёмок 1998–2001 гг. и литературным данным

Район	Весна		К-во съёмок	Лето		К-во съёмок	Автор
	Средняя биомасса	Диапазон		Средняя биомасса	Диапазон		
Кандалакшский залив	264	151–577	12	186	57–290	16	съёмки 1998–2001 гг. и [Яшнов, 1940; Эпштейн, 1957; Камшилов, 1957; Перцова, 1971, 1980б; Прыгункова, 1987; Pertsova, Kosobokova, 2003]
Бассейн	248	151–335	2	265	179–351	2	съёмки 1998–2001 гг. и [Эпштейн, 1957; Перцова, 1980б]
Двинской залив	134	118–151	2	152	107–196	3	съёмки 1998–2001 гг. и [Эпштейн, 1963; Перцова, 1980б; Перцова, Прыгункова, 1995]
Онежский залив	7	–	1	133	102–157	3	съёмки 1998–2001 гг. и [Яшнов, 1940; Эпштейн, 1957, 1963; Перцова, Прыгункова, 1995]
Эстуарии малых рек (р. Княжая, Нива, Колвица)		200–1430	2				[Перцова, Кособокова, 2002б]
Горло	77	–	2	39	–	1	съёмка 2000 г. и [Эпштейн, 1957; Перцова, 1983]
Мезенский залив	24	–	1	25	11–40	2	[Камшилов, 1957; Перцова, 1983; Перцова, Прыгункова, 1995]
Воронка	–	–	–	109	16–249	3	[Эпштейн, 1957, 1963]

Таблица 7.2.7

**Величины биомассы зоопланктона (сырая масса, мг·м⁻³) в Белом, Карском море и море Лаптевых
в летний период (июль–август–сентябрь)**

Район	Глубина, м	Биомасса, мг м ⁻³	Размер ячеек сетей, мкм	Источник
Белое море				
Кандалакшский залив, мелководная зона	40–50	150–375	168	[Перцова, 1970]
Онежский залив	30–40	75–113	168	[Перцова, Прыгункова, 1995]
Кандалакшский залив и Бассейн, глубоководная зона	250–300	150–580	168–180	[Перцова, Прыгункова, 1995; Перцова, Кособокова, 2002а]
эстуарии малых рек	7–25	200–1400	180	[Перцова, Кособокова, 2002б]
Карское море				
Енисейский залив	25–50	18–135	200	[Виноградов и др., 1994]
эстуарии р. Обь, Енисей	10–25	675–700	155–180	[Hirche et al., 2006]
эстуарий р. Обь	20–25	230–3067	180	[Флинт и др., 2010]
центральная часть моря	50–100	100–510	155–180	[Hirche et al., 2006]
- “ -	60–80	74–236	180	[Флинт и др., 2010]
западная часть моря	50–100	125–360	155–180	[Hirche et al., 2006]
Море Лаптевых				
восточная часть моря (мелко-водья вокруг Новосибирских островов)	5–16	125–1225	180	[Павштик, 1980]
- “ -	- “ -	100–440	335	[Lischka et al., 2001]
Дельта р. Анабар, Лена, Яна	- “ -	900–1700	- “ -	- “ -
центральная часть моря	20–30	56–150	168	[Яшнов, 1940]
- “ -	- “ -	110–225	150	[Kosobokova et al., 1998]
- “ -	- “ -	140–740	335	[Lischka et al., 2001]
западная часть моря	50	145	150	[Kosobokova et al., 1998]

го фильтра и фронтальные зоны в эстуариях являются областями аккумуляции планктона (см. табл. 7.2.7), что, однако, не обязательно говорит о его повышенной продуктивности этих районов.

В целом, сравнение с другими морями показывает, что при определении продукционного потенциала зоопланктона в каждом из них необходимо учитывать все разнообразие структурных особенностей планктонных сообществ, обуславливающее разный уровень биомассы и интенсивности вторичного продуцирования. Осреднение величин для всего моря лишено смысла, поскольку не отражает особенностей продуцирования в сообществах разных районов и приводит к недостаточно подтвержденным выводам о суммарной продуктивности Белого моря [Бергер, 2007].

Межгодовые колебания обилия зоопланктона и продуктивность Белого моря

В последние годы при изучении многолетних колебаний в морских сообществах особенно актуально звучит вопрос о влиянии климатических изменений на структуру и продуктивность зоопланктона. Считается, что с 80-х годов прошлого столетия на северо-западе России в весенний период наблюдался рост среднемесячной температуры приземного воздуха и отмечалась тенденция ко все более раннему переходу температуры через 0°C в сторону положительной [Кобак и др., 1999]. Весенняя температура также имела положительный тренд, составивший до +3,5° за 100 лет [Кобак и др., 1999]. Наблюдения за температурой поверхностного слоя воды в губе Чупа в 1961–99 гг. (материалы ЗИН РАН) выявили положительный тренд и возрастание средней температуры в весенний период с 4,7 до 7,7°C [Назарова и др., 2001]. В этих условиях стали высказываться мнения об уже наблюдающемся увеличении продуктивности зоопланктона Белого моря [Трошков, 1991] и тенденции к увеличению его биомассы [Бондаренко, 1994].

Для исследования влияния изменений температурного режима на динамику и биомассу зоопланктона нами были проанализированы данные пятидесятилетних наблюдений (с 1960 по 2007 г.) за колебаниями суммарной биомассы зоопланктона в мелководных и глубоководных районах, а также за структурой и динамикой популяции одного из самых массовых планктонных видов Белого моря – копеподы *C. glacialis* [Перцова, Кособокова, 2010]. При анализе данных было проведено разграничение между внутри- и межгодовыми колебаниями биомассы.

Как уже говорилось выше, в мелководных районах внутригодовые изменения биомассы зоопланктона имеют 10- и даже 20-кратную амплитуду и происходят почти исключительно за счет изменения обилия временных представителей зоопланктона. Сравнение полувекового ряда данных для мелководий Кандалакшского залива (пролив Великая Салма) показало, что в безледный период минималь-

ная биомасса там отличалась от максимальной в одни и те же месяцы разных лет не более чем в 4,3, а в зимний период – в 7 раз [Pertsova, Kosobokova, 2003], что значительно меньше размаха ее внутригодовых колебаний. Для глубоководных районов в безледный период межгодовые различия оказались еще менее выраженными, и не превысили 2 раз. При таком размахе межгодовых колебаний вряд ли можно говорить о каких-либо выраженных многолетних трендах, и тем более об уже наблюдающемся увеличении биомассы зоопланктона в Белом море.

Анализ 50-летних рядов наблюдений за структурой популяции, численностью и биомассой *C. glacialis* также не выявил какого-либо тренда в изменении обилия вида или нарушения общих, ежегодно наблюдающихся закономерностей развития его популяции [Перцова, Кособокова, 2010]. Наблюдавшиеся в отдельные годы изменения были обусловлены отклонениями температурного режима от «среднего» и носили колебательный характер. Например, существенные отклонения отмечались в аномально холодные годы, когда в условиях предшествовавшей очень холодной зимы, необычного ледового режима, долгого стояния и таяния льдов [Перцова, Сахарова, 1967, 1970; Русанова, Хлебович, 1967] наблюдалась гибель рачков из-за резкого опреснения верхних слоев (1966 г.) или значительная задержка в развитии молодой генерации (1971 г.) [Перцова, Кособокова, 2010]. В аномально теплые годы (1961, 1980, 2004–06 гг.) развитие *C. glacialis* до зимующих стадий завершалось в более короткие сроки, в ряде случаев даже на целый месяц быстрее, чем в обычные и холодные годы. В последующие годы с обычными температурными условиями это, однако, не приводило к каким-либо однонаправленным сдвигам типичной годовой динамики популяции.

Обилие *C. glacialis* в Белом море показывает, что этот холодолюбивый арктический вид хорошо приспособлен к переживанию обычного для этого моря сезонного подъема поверхностной температуры и, судя по нашим данным, может оказаться более устойчивым к прогнозируемому потеплению, чем обычно полагают [Hirche, Kosobokova, 2007]. Размножение *C. glacialis* начинается еще при отрицательной температуре воды [Прыгункова, 1968; Кособокова и др., 2004; Кособокова, Перцова, 2005] и в годы с ранним весенним прогревом заканчивается раньше, чем в годы холодные, когда прогрев сдвигается на поздние сроки. Насколько быстро особи новой генерации, появившиеся в апреле–мае, достигнут IV стадии, зависит от температурного режима весной. На этой стадии популяция уходит на зимовку, поэтому от температурного режима весной зависит, насколько долго молодая генерация будет находиться в верхних слоях, где силен пресс хищников. Стенотермные старшие стадии калянуса (V, VI), предпочитают близкие к 0°C и отрицательные температуры и держатся у поверхности только в течение того периода, когда температура соответствует их предпочтениям, а именно ранней весной. Как только прогрев начинает выходить за пределы комфортного для них диапазона температур, рачки опускаются в более холодные слои. Младшие же стадии новой генерации, устойчивые к ее более широкому диапазону, успешно развиваются у поверхности и после перехода температуры на положительную.

Таким образом, *C. glacialis* показывает отличную адаптацию к температурному режиму Белого моря. По-видимому, этот вид будет в состоянии справляться с усиливающимся прогревом поверхностных вод, до тех пор пока убежищем его стенотермным стадиям будут служить холодные слои, лежащие под прогретыми поверхностными водами [Перцова, Кособокова, 2010]. Оценивая сезонные и межгодовые колебания суммарной биомассы и роль калянуса в общем запасе зоопланктона глубоководной части Белого моря, следует заключить, что за прошедшие 50 лет каких-либо существенных изменений в них не произошло. Вместе с тем, все сказанное не исключает необходимости слежения за реакцией планктонных сообществ Белого моря на изменения температурного режима в будущем, а также отклонениями в их развитии в годы с необычным, особенно весенним, гидрологическим режимом.

Роль зоопланктона в процессах биоседиментации

Известно, что вертикальные потоки органического вещества в море складываются в основном за счет отмирания вновь синтезированной в ходе первичного продуцирования органики – фитопланктона [Riser et al., 2001 и ссылки в ней]. Известно также, что зоопланктон играет существенную роль в модификации этих потоков. Прежде всего, выедая фитопланктон, планктонные животные уменьшают количество растительной биомассы, опускающейся на дно водоемов. Кроме того, они способствуют более быстрому переносу органического вещества из поверхностных слоев в глубинные, упаковывая потребленный ими фитопланктон в фекальные пеллеты, опускающиеся в толще вод быстрее, чем отмирающие растительные клетки. Погружающиеся и постепенно разрушающиеся пеллеты, в свою очередь, становятся субстратом для развития бактерий и других организмов. Образующиеся при распаде пеллет частицы детрита могут в дальнейшем стать источником пищи для животных, населяющих глубинные слои пелагиали, обеспечивая, таким образом, вторичное использование неусвоенной органики в толще вод. Достигнув дна, пеллетный материал в конечном счете обогащает органикой донные осадки [Fowler, Knauer, 1986; Lampitt et al., 1990]. Кроме перечисленного определенную роль в формировании потока органического вещества на дно играет и естественное отмирание самих планктонных животных [Kosobokova et al., 2005].

Вклад зоопланктона в формирование вертикальных потоков углерода в Белом море до последнего времени оставался недостаточно изученным (см. раздел 7.3). Оценки выедания фитопланктона и сбалансированности циклов первичного и вторичного продуцирования напрямую не проводились, отсутствуют и одновременные сезонные наблюдения за динамикой первичной продукции, изменениями биомассы фитопланктона и зоопланктона (см. раздел 7.1). Нет согласия и между отдельными специалистами в оценках величины первичной продукции ([Федо-

ров и др., 1980, 1995; Налетова и др., 1994; Бобров и др., 1995; Berger et al., 2001], а также раздел 7.1). В довершение ко всему, все еще мало известно о процессах трансформации вещества в желудках планктеров в процессе переваривания, органическом и минеральном составе их фекальных пеллет, естественной скорости их погружения и трансформациях их состава по мере погружения.

Несмотря на недостаток данных о многих перечисленных параметрах, роль массовых видов беломорского зоопланктона в формировании потоков пеллетного материала можно оценить расчетным путем уже сегодня. Для таких оценок можно использовать данные о биомассе и структуре популяций массовых компонентов зоопланктона, с одной стороны, и экспериментальные данные об их питании, с другой [Перуева, 1976, 1977; Арашкевич, Дриц, 1984; Арашкевич, Сергеева, 1991]. Впервые такая оценка для мелководных районов Белого моря была проведена в период летнего цветения (август) Арашкевич и Сергеевой [1991]. Авторы показали, что при обычной для исследованного сезона активности питания количество вещества, выделяемого популяцией самого массового фитофага-фильтратора беломорского планктона *C. glacialis* за сутки в виде фекальных пеллет, составляет 180 мг (в единицах сырой массы). По экспериментальным данным тех же авторов, средняя скорость погружения пеллет калянуса составляла $84 \text{ м} \cdot \text{сут}^{-1}$. Поскольку в районе исследований глубина не превышала 100 м, авторы сделали вывод, что в результате жизнедеятельности *C. glacialis* в исследованном районе на дно ежедневно оседает 180 мг сырого вещества [Арашкевич, Сергеева, 1991], или 11,5 мг углерода (соотношение $C_{\text{орг}}$: сырая масса принято равным 0,064, по [Виноградов, Шушкина, 1987]). В действительности суточная продукция пеллетного углерода в этот период года за счет деятельности зоопланктона должна быть выше, поскольку в упомянутый расчет не был включен вклад прочих планктонных фильтраторов.

С помощью аналогичных расчетов на основании собственных данных нами для разных сезонов были проведены оценки продукции пеллет калянуса, населяющего поверхностный слой 0–50 м в районах с глубинами более 200 м. Расчеты показали, что в весенний период (конец мая – начало июня) в виде пеллет выделяется от 50 до 200 мг $C_{\text{орг}} \cdot \text{м}^2 \cdot \text{сут}^{-1}$ при максимальной известной для этого сезона биомассе *C. glacialis* (1999 г.). При меньшей биомассе и численности крупных стадий калянуса, и уже появившихся особях его новой генерации (2001 г.) эта величина составила 28–96 мг $C_{\text{орг}} \cdot \text{м}^2 \cdot \text{сут}^{-1}$ (рис. 7.2.11а).

Уже к концу июня в 1999 г. эта величина снизилась до 10–22,5 мг $C_{\text{орг}} \cdot \text{м}^2 \cdot \text{сут}^{-1}$ за счет снижения численности старших стадий. В это время в популяции калянуса была многочисленна молодь I–III копепоидитных стадий. Объем их пеллет и содержание в них вещества значительно ниже, чем у старших рачков. За счет этого суммарная величина продукции пеллетного углерода оказывается существенно ниже, чем ранней весной. Летом, в начале августа, продукция пеллет снизилась до 1,6 мг $C_{\text{орг}} \cdot \text{м}^2 \cdot \text{сут}^{-1}$ (рис. 7.2.11б). Возможно, для этого периода имел место ее недоучет, так как расчеты были основаны на данных, полученных в дневные

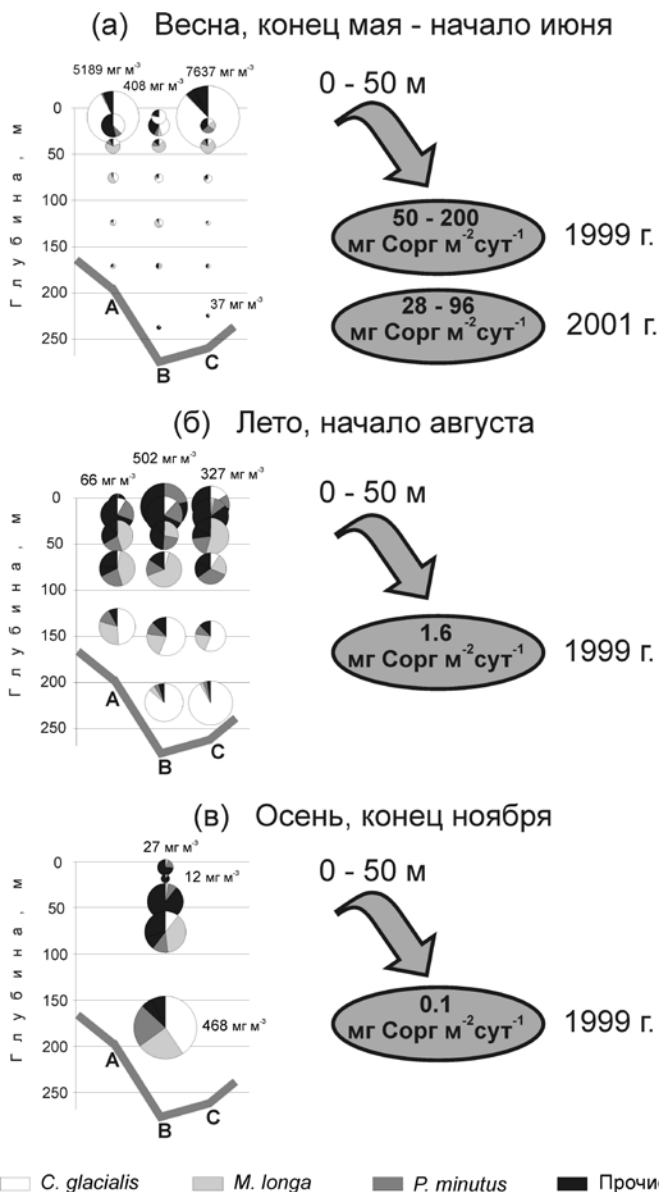


Рис. 7.2.11. Оценка суточной продукции фекальных пеллет ($\text{мг } C_{\text{орг}}$) копеподой *Calanus glacialis* в разные сезоны 1999 и 2001 гг.

Учтена лишь часть популяции, населяющая поверхностный слой 0–50 м

часы, а подъем калянуса к поверхности и питание происходит обычно в темные ночные часы (см. рис. 7.2.9). Данные Арашкевич и Сергеевой [1991] также указывают на более высокую величину продукции пеллет в августе. Наконец, осенью, в октябре–ноябре, калянус практически исчезает из поверхностного слоя и пре-

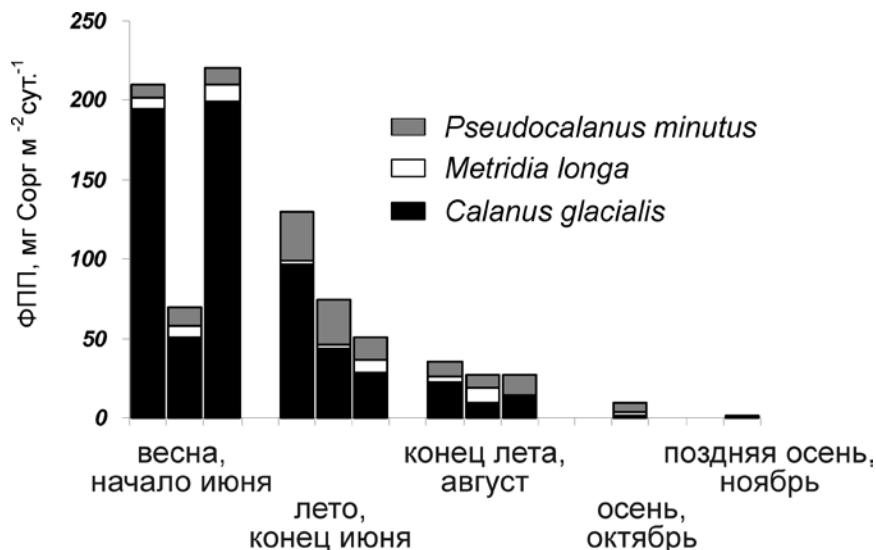


Рис. 7.2.12. Оценка суточной продукции фекальных пеллет (ФПП, С орг) тремя видами копепод-фильтраторов (*Calanus glacialis*, *Metridia longa*, *Pseudocalanus minutus*) в разные сезоны года

Учтена лишь часть популяций, населяющая поверхностный слой 0–50 м

крашает питаться. В этот период продукция пеллет падает практически до нуля (рис. 7.2.11в)

Приведенные оценки вклада лишь одного массового планктонного фильтра-тора в вертикальные потоки углерода показывают, что в зависимости от сезона, состава популяции, ее обилия, вертикального распределения и глубины района исследований количество осаждающегося с пеллетами органического вещества может колебаться в пределах 3 порядков. Результаты аналогичного расчета продукции пеллет другими массовыми видами, использующими в пищу фитопланктон (*P. minutus* и *M. longa*), в разные сезоны приведены на рис. 7.2.12. На нем также хорошо видно, что объем пеллетной органики существенно различается в разные сезоны.

Полученные величины хорошо укладываются в пределы сезонных колебаний потоков пеллетного материала, полученных для других районов [Riser et al., 2001; Olli et al., 2002]. Для более точных оценок, однако, необходимо более детальное исследование различных аспектов питания массовых представителей зоопланктона, изучение соотношения их реальных пищевых потребностей с количеством доступной пищи и процессов деградации органики в процессе переваривания и погружения пеллет.

7.3. Комплексный подход к оценке потока пеллет в Белом море

Д.М. Мартынова

Введение

Изучение процессов, происходящих в пелагиали морей, в частности, функционирования зоопланктонных сообществ и их взаимосвязи с остальными элементами системы, невозможно без построения общей картины трофических цепей, потоков вещества и энергии и их зависимости от различных факторов. Один из компонентов пелагических экосистем – зоопланктон, представленный различными видами, доминирующее место среди которых занимают веслоногие ракообразные. Они могут составлять до 90% всей совокупности зоопланктона по биомассе. Потребление потенциальной пищи популяциями копепод в природных условиях зависит от многих факторов, таких как: географическое положение водоема, состав потенциальной пищи, сезон, условия освещения, глубина обитания рачков [Donaghay, 1988; Bollens, Stearns, 1992; Dam, Peterson, 1993; Kleppel, 1993; Hattori, Saito, 1997; Bertolo et al., 1999]. Кроме того, скорость потребления пищи (в пересчете на сухое вещество сестона, органический углерод или растительные пигменты) неодинакова у рачков разных видов и возрастных стадий. Это накладывает отпечаток на скорость потребления сестона всей популяцией рачков, а также всей совокупностью зоопланктона. Организмы зоопланктона, особенно веслоногие рачки, играют важную роль в вертикальном переносе органического и неорганического вещества в водных экосистемах [Fiadeiro, 1980; Лисицын, Виноградов, 1982; Corner et al., 1986; Summerhayes, Thorpe, 1996]. Из неусвоенной пищи рачок образует пеллеты размером до нескольких миллиметров. На долю пеллет приходится до 92% органического углерода во взвешенном веществе [Graf, 1989]. Эти образования обладают более высокими скоростями погружения, чем мелкие частицы взвеси, и быстрее достигают дна [Лукашин и др., 1993], таким образом, они могут формировать часть донного биогенного осадочного материала [Корнеева и др., 1992; Романкевич, Ветров, 2001]. Поток пеллетного материала неодинаков в различных акваториях в разные сезоны и зависит от многих факторов [Bishop et al., 1977; Atkinson, Wacasey, 1987; Slagstad et al., 1998; Urban-Rich, 1998; Pasternak et al., 2000; Dubichar, Bathmann, 2002].

Оценка роли зоопланктона в потоке органики включает в себя несколько методических подходов, основные из которых: (1) математическое моделирование и (2) экспериментальное моделирование. Первый прием оперирует данными о плотности популяций фито-, бактерио- и зоопланктона, содержания растительных пигментов, растворенных и взвешенных веществ в воде, гидрологических условий и других параметров. Используя эти данные, можно воссоздать картину