

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/225628396>

Structure of the Zooplankton Communities in the Region of the Ob River's Estuarine Frontal Zone

Article in *Oceanology* · October 2010

DOI: 10.1134/S0001437010050139

CITATIONS

43

READS

69

8 authors, including:



M. V. Flint

P.P. Shirshov Institute of Oceanology

125 PUBLICATIONS 2,016 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



Elena Arashkevich

P.P. Shirshov Institute of Oceanology

101 PUBLICATIONS 2,256 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



V.I. Gagarin

P.P. Shirshov Institute of Oceanology

52 PUBLICATIONS 347 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



V. V. Kremenetskiy

P.P. Shirshov Institute of Oceanology

36 PUBLICATIONS 725 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)

Some of the authors of this publication are also working on these related projects:



COCONET (Project full title: "Towards COast to COast NETworks of marine protected areas (from the shore to the high and deep sea), coupled with sea-based wind energy potential. " [View project](#)



PhD project: Calanus glacialis and C. finmarchicus in a warming Arctic - Implications of increasing temperature at the individual and population level [View project](#)

УДК 551.465

СТРУКТУРА ЗООПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВ В ОБЛАСТИ ЭСТУАРНОЙ ФРОНТАЛЬНОЙ ЗОНЫ РЕКИ ОБЬ

© 2010 г. М. В. Флинт, Т. Н. Семенова, Е. Г. Арашкевич, И. Н. Суханова, В. И. Гагарин,
В. В. Кременецкий, М. А. Пивоваров, К. А. Соловьев

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

e-mail: m_flint@orc.ru

Поступила в редакцию 07.05.2009 г.

Исследования выполнены в области Обской эстуарной фронтальной зоны и на прилежащем внутреннем карском шельфе 27–30 сентября 2007 г. На основании широтных изменений солёности выделена эстуарная фронтальная зона шириной 100 миль. Фронтальная зона была населена специфическим зоопланктонным сообществом, где доминировали виды, встречающиеся за пределами фронтальной зоны лишь в незначительном количестве. Биомасса мезопланктона во фронтальной зоне в 1.5 и 6 раз превышала соответствующие величины для распресненной внутренней части эстуария и прилежащих районов карского шельфа и в среднем составляла 984 мг/м^3 . На внутренней южной периферии фронтальной зоны при максимальных широтных градиентах солёности ($>2 \text{ psu}$ на милю) формировался мощный максимум мезопланктона с биомассой 3.1 г/м^3 в среднем для столба воды (37 г/м^2) и 5.8 г/м^3 в слое ниже пикноклина, широтная протяженность которого не превышала 10 миль. Максимум более, чем на 90% составлен растительноядным зоопланктоном, доминирующая роль в котором принадлежала копеподе *Limnocalanus macrurus*. Суточное потребление в максимуме зоопланктона оценено в $820 \text{ мгС/м}^2 \text{ сут}$, что на два порядка превосходило локальную суточную первичную продукцию. Наличная биомасса фитопланктона в области максимума при таком уровне потребления утилизировалась менее чем за 8 часов (!). Скопление зоопланктона на южной периферии эстуарного фронта существует за счет адвекции фитопланктона из прилежащей речной зоны. Оно формирует естественный пелагический биофильтр, в котором аккумулируется первичное аллохтонное органическое вещество, приносимое речным стоком, и на его основе создается высокая вторичная продукция. С внешней северной периферией фронтальной зоны ассоциированы аномально высокие концентрации планктонных хищников *Parasagitta elegans*, биомасса которых превышала 1 г/м^3 (46% от общей биомассы мезопланктона).

Эстуарные районы крупных рек играют огромную роль в регулировании воздействия континентальных процессов на морские экосистемы и трансформации приносимого речным стоком аллохтонного материала [10, 25]. Зоны смещения морских и речных вод характеризуются специфическими условиями среды, уникальными геохимическими и биологическими процессами, которые во многом определяют влияние пресноводного стока на прилежащие районы морей, региональную биологическую продуктивность, горизонтальные и вертикальные потоки вещества и, в конечном счете, формируют важнейшее свойство эстуарных и приконтинентальных морских областей — кросс-шельфовую зональность в структуре пелагических и донных экосистем. Наличие этой зональности или отдельных ее элементов показано для некоторых морских районов [29, 30] в том числе и для Карского моря [6, 11, 18, 27]. Речные эстуарии принимают на себя воздействие климатических факторов, определяющих объемы и режим пресноводного стока, а также всех факторов антропогенной природы, тем или иным путем влияющих на химический состав и загрязнение речных вод, объем их поступления в прилежащие моря.

Роль процессов, протекающих в эстуарных зонах рек, особенно велика в арктических регионах. Это определяется мелководностью большинства эпиконтинентальных арктических морей, куда поступает речной сток и ключевой ролью этого стока в формировании условий среды и функционировании экосистем на обширных акваториях, включая шельф, континентальный склон и глубоководные районы Арктического бассейна. В Карском море, которое является объектом настоящих исследований, годовой речной сток, объем которого в среднем составляет около $1100 \text{ км}^3/\text{год}$, условно увеличивает уровень бассейна на 1 м при его средней глубине 111 м [32, 34]. Эта величина на порядок выше, чем в среднем для Мирового океана, что говорит о принципиальной важности процессов взаимодействия речных и морских вод для функционирования экосистемы бассейна.

Эстуарные зоны крупных арктических рек и прилежащие районы шельфа эпиконтинентальных морей являются тем местом, где пресноводная среда активно взаимодействует с морской, пресноводные экосистемы взаимодействуют с морскими, что приводит к формированию мощных фронтальных зон и

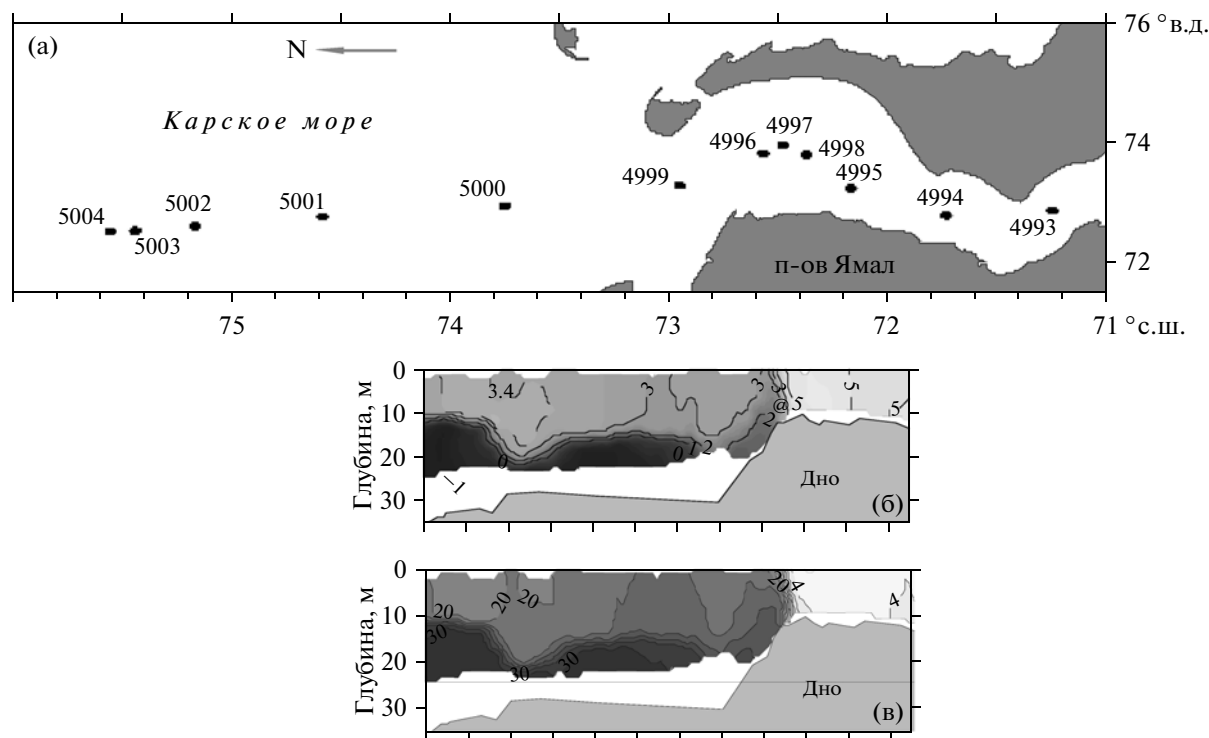


Рис. 1. Схема расположения станций (а), распределение температуры, °С (б) и солёности, psu (в) в Обском эстуарии и на прилежащем шельфе.

разделов, жесткой вертикальной стратификации и ассоциированных биологических явлений [5, 10; 30, 33]. Эти явления, их пространственный масштаб и качественная и количественная характеристики представляют значительный интерес. Они связаны с процессами трансформации поступающего с речным стоком взвешенного вещества разной природы, годовой объем которого в крупных арктических реках достигает 6–16.6 миллионов тонн [24, 25] и формирования биологической продукции в уникальном градиентном биотопе эстуария. Вместе с тем, они являются тем стартовым звеном, начиная с которого разворачивается картина кросс-шельфовой зональности экосистем краевых арктических морей, в большой степени определяющая важнейшие взаимодействия, связывающие континент, шельф и глубокий бассейн в Арктике. И наконец, временная изменчивость явлений, связанных с эстуарными зонами крупных арктических рек, может служить наиболее концентрированным индикатором и показателем климатической и антропогенной изменчивости процессов взаимодействия в системе река—море.

Задачей настоящих исследований был анализ пространственной структуры мезопланктонных сообществ эстуарной области Оби и прилежащего карского шельфа и связей этой структуры с особенностями высокоградиентной среды в зоне взаимодействия обских и морских вод; выявление биологических явлений, ассоциированных с эстуар-

ной фронтальной зоной и ее отдельными фронтальными разделами; оценка возможного влияния фронтальных явлений на биологическую продуктивность и потоки вещества в крупном арктическом эстуарии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сборы зоопланктона были проведены в 54-м рейсе НИС “Академик Мстислав Келдыш” на разрезе из внутренней части Обского эстуария к внутреннему карскому шельфу 27–30 сентября 2007 г. (рис. 1а).

Пробы зоопланктона получены вертикальными ловами сетью Джеди 37/50 (ячея фильтрующего конуса 180 мкм) при скорости подъема сети 0.6–0.8 м/с. Отбор проб проводился в верхнем перемешанном слое и в слое под сезонным пикноклином, положение которого определялось предварительно на основании вертикального STD-зондирования.

Пробы фиксировали 4% нейтральным формалином. Их лабораторную обработку проводили стандартным методом под биноклем в камере Богорова с определением животных до вида или рода и измерением длины их тела. Индивидуальный сырой вес животных для последующих расчетов популяционной биомассы и общей биомассы сообщества определяли с использованием соотношений между длиной и весом тела для разных видов и групп [7] и номограммам Численко [17].

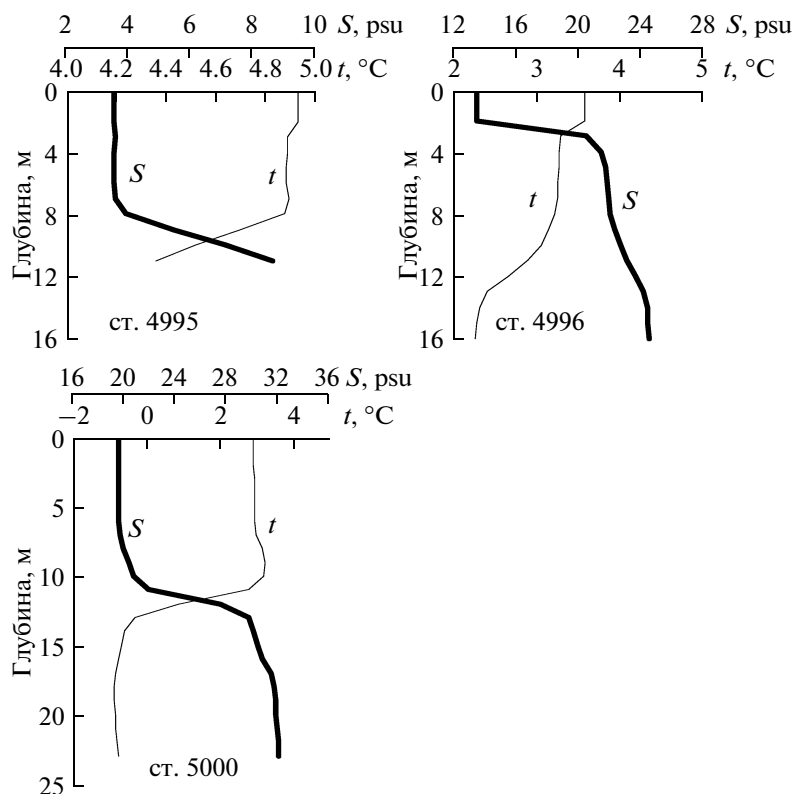


Рис. 2. Вертикальные профили температуры (t , °C) и солёности (S , psu) на станциях в разных частях разреза.

Сопутствующие данные по температуре и солёности были получены при вертикальном STD-зондировании на станциях и в режиме непрерывного сканирования водной толщи STD-зондом на ходу судна [8].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Океанографические условия на разрезе. Район исследований охватывал пресноводную часть Обского эстуария с солёностью <0.1 psu и отсутствием вертикальной стратификации водной толщи, область интенсивного взаимодействия речных и морских вод во внешней части эстуария и прилежащий к эстуарию внутренний карский шельф, где толща вод была жестко стратифицирована по солёности и температуре (рис. 1б, 1в, 2). Широтная протяженность исследованного района составляла несколько более 4 градусов или 260 миль. Глубины менялись от 11–20 м в южной части разреза до 110 м — в северной.

Наиболее важной характеристикой пелагической среды исследованного района были сильные изменения солёности в широтном направлении. В поверхностном слое она возрастала от 0.05 psu на южной станции разреза 4993 до 18.6 psu на северной ст. 5004 (рис. 3а, 4а). Наибольшие горизонтальные градиенты — 0.6 psu на милю наблюдались в узкой четырехмильной области между станциями 4996 и

4997 (рис. 4б). В слое под пикноклином соответствующие изменения солёности на разрезе были еще более значительными — от 0.05 до 34.9 psu. Максимальные широтные градиенты солёности достигали 0.6–0.9 psu на милю и были зарегистрированы между станциями 4996 и 4998 (рис. 4б). При этом область с максимальными градиентами солёности в слоях под пикноклином имела большую широтную протяженность, чем в верхнем перемешанном слое, и составляла 9 миль. В области максимальных широтных градиентов солёности наблюдались и максимальные различия в солёности верхнего перемешанного и подпикноклинового слоев, которые на станциях 4997, 4998 и 4999 достигали 19, 16 и 17.5 psu, соответственно. Здесь же на станциях 4997 и 4998 зарегистрированы наиболее резкие вертикальные градиенты солёности — 7.2 и 9.5 psu/м, соответственно (рис. 4б).

Температура в поверхностном слое в районе исследований изменялась от 7.2°C на юге до 2.7°C на севере (рис. 1б). В придонном слое соответствующие изменения составляли от 7.2 до -1.6 °C. Широтные градиенты температуры были выражены в значительно меньшей степени, чем градиенты солёности. Область максимальных температурных градиентов в поверхностном слое — 0.25°C на милю — совпадала с областью максимальных солёностных градиентов и лежала между станциями 4996 и 4997. Севернее

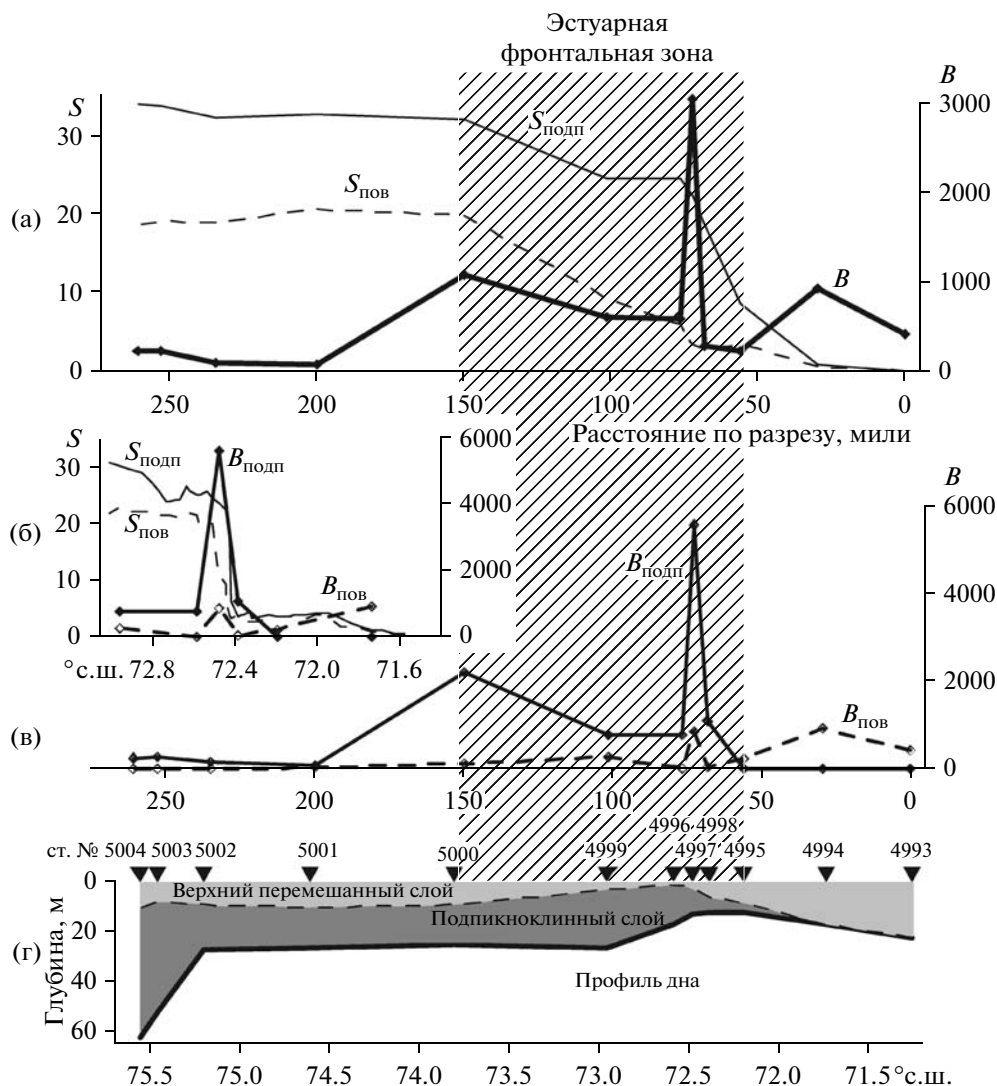


Рис. 3. Распределение средней для столба воды биомассы мезопланктона (B , $\text{мг}/\text{м}^3$) и солености по данным STD-зондирования в поверхностном слое ($S_{\text{пов}}$, psu) и в слое ниже пикноклина ($S_{\text{подп}}$, psu) на разрезе — (а); распределение средней для столба воды биомассы мезопланктона (B , $\text{мг}/\text{м}^3$) и солености в поверхностном слое ($S_{\text{пов}}$, psu) и в слое ниже пикноклина ($S_{\text{подп}}$, psu) по данным сканирующего STD-зонда в области южной периферии эстуарного фронта — (б); распределение биомассы мезопланктона в слоях выше ($B_{\text{пов}}$, $\text{мг}/\text{м}^3$) и ниже ($B_{\text{подп}}$, $\text{мг}/\text{м}^3$) пикноклина на разрезе — (в); положение станций и изменение глубины верхнего перемешанного слоя на разрезе — (г). Штриховкой показана область эстуарной фронтальной зоны.

ст. 5000 температура в верхнем перемешанном слое практически не менялась и составляла $2.5\text{--}2.8^\circ\text{C}$. В распределении температуры в слоях ниже пикноклина наблюдались две области повышенных широтных градиентов. Одна, связанная с максимальными градиентами солености между станциями 4995 и 4998 — 0.14°C на милю, другая, лежащая мористее между станциями 4996 и 4999 — 0.11°C на милю. В этом районе наблюдался и максимальный перепад придонной температуры от 2.3 до 0°C . Вертикальный перепад температуры в пикноклине не превышал 1.9°C в южной части эстуария южнее ст. 4996, возрастал севернее ст. 4999 и достигал мак-

симума в $3.9\text{--}4.0^\circ\text{C}$ над внутренним карским шельфом на крайних северных станциях разреза 5003 и 5004.

Описанная и представленная на рисунках картина широтных изменений солености и температуры в Обском эстуарии наблюдалась на фоне течения северного направления, средняя скорость которого в летний и осенний сезоны составляет 0.5 м/с [12].

На основании описанных выше изменений основных параметров пелагической среды мы выделяем **эстуарную фронтальную зону**, пользуясь общепринятыми критериями [14]. Эта зона представляет

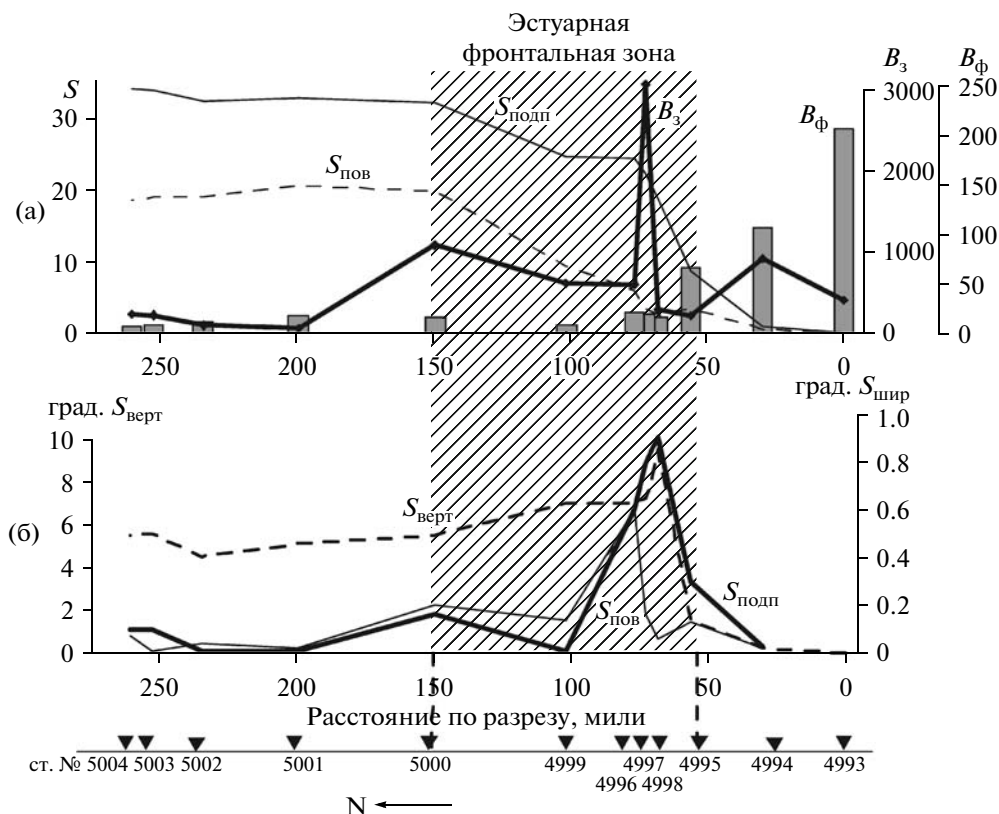


Рис. 4. Распределение средней для столба воды биомассы фитопланктона ($B_φ$, mg/m^3) и зоопланктона ($B_з$, mg/m^3) и солености по данным CTD-зондирования в поверхностном слое ($S_{пов}$, psu) и в слое ниже пикноклина ($S_{подп}$, psu) на разрезе — (а); изменения широтных градиентов солености в верхнем перемешанном слое ($S_{пов}$, psu/милю) и слое ниже пикноклина ($S_{подп}$, psu/милю) и изменения вертикальных градиентов солености в пикноклине ($S_{верт}$, psu/м) по данным CTD-зондирования на разрезе — (б). Штриховкой показана область эстуарной фронтальной зоны.

собой область, где происходит наиболее интенсивное взаимодействие речных и морских вод, основные свойства среды характеризуются наиболее выраженными горизонтальными градиентами, а вертикальная структура полей свойств претерпевает наиболее выраженные изменения. Южная периферия эстуарной фронтальной зоны лежала в области ст. 4995 (рис. 3, 4). Здесь наблюдались первые признаки влияния морских вод — соленость в поверхностном слое увеличивалась до 3.5 psu, в придонных слоях — до 8.7 psu, и формирования вертикальной стратификации водной толщи (рис. 1б, 1в, 2а, 3а, 4б). Далее к югу лежала область максимальных широтных градиентов солености и температуры (станции 4996–4999), где глубина верхнего перемешанного слоя уменьшалась до 2–6 м, а вертикальные градиенты солености в пикноклине достигали 6–9.5 psu/м (рис. 2в, 3а, 3г, 4б). Южнее ст. 4999 широтные градиенты солености и температуры, хотя и были хорошо выражены, существенно снижались, и нижняя граница верхнего перемешанного слоя постепенно заглублялась. Мористее ст. 5000, лежащей уже за пределами Обского эстуария на внутреннем карском шельфе, широтные градиенты солености и

температуры становились относительно небольшими, а вертикальная структура водной толщи стабилизировалась — глубина верхнего перемешанного слоя вплоть до северной станции разреза 5004 составляла от 8 до 12 м (рис. 2в, 3а, 3г, 4б). Ст. 5000 была также южной точкой проникновения подтермоклинных морских вод с отрицательной температурой ($-0.9^{\circ}C$; рис. 1б), которые занимают огромные области карского шельфа [8]. Все это позволяет нам выделить район ст. 5000 как северную периферию эстуарного фронта Оби. При этом ширина эстуарной фронтальной зоны, лежащей между станциями 4995 и 5000 составляла немногим менее 100 миль или $1^{\circ}35'$ по широте.

Распределение суммарной биомассы мезопланктона. Средние значения суммарной биомассы мезопланктона в речной зоне, зоне эстуарного фронта и на внутреннем карском шельфе существенно отличались (таблица). Наиболее высокая биомасса наблюдалась в эстуарной фронтальной зоне. Средние для всего столба воды значения биомассы, характеризующие фронтальную область в целом, практически достигали $1 g/m^3$ или $15 g/m^2$ (здесь и далее сырой вес). Наиболее низкие значения были зарегистриро-

Минимальные, максимальные и средние значения суммарной биомассы мезопланктона (B , мг/м³ в слое) и диапазоны солености (S , psu) в разных биотопах исследованного района

Слой	Внутренний карский шельф		Эстуарная фронтальная зона		Речная распресненная область*	
	S	B	S	B	S	B
Весь столб воды		74–236 $x = 162.1 \pm 84.0$; $n = 4$		230–3067 $x = 983.6 \pm 852.3$; $n = 6$	0.05–0.6	420–933 $x = 677$; $n = 2$
Верхний перемешанный слой	18.5–20.6	1–37 $x = 11.9 \pm 14.3$; $n = 4$	2.7–19.8	15–874 $x = 266.0 \pm 251.5$; $n = 6$		
Подтермоклинный слой	32.7–34.0	103–289 $x = 206.9 \pm 72.4$; $n = 4$	8.7–32.1	774–5775 $x = 2105.2 \pm 1613.1$; $n = 6$		

* Столб воды перемешан по вертикали.

ваны на внутреннем карском шельфе — 162 мг/м³ или около 6 г/м².

Детально широтные изменения суммарной биомассы мезопланктона на разрезе представлены на рис. 3а. Рисунок иллюстрирует существенную неравномерность распределения мезопланктона в области эстуарной фронтальной зоны. Здесь отчетливо прослеживаются два максимума. Один связан с южной “речной” периферией фронтальной зоны, другой — с ее северной границей. Биомасса в южном максимуме достигает максимальных для всего исследованного района величин — 3.1 г/м³ в среднем для столба воды или 37 г/м². Главными особенностями этого максимума были его малая, не более 10 миль, широтная протяженность и четкая связь с областью максимальных широтных градиентов солености (рис. 3а, 4). В максимуме, приуроченном к северной мористой границе эстуарной фронтальной зоны, среднее для столба воды количество мезопланктона было ниже — 1.1 г/м³, однако при большей глубине суммарная биомасса под м² достигала 31 г.

Полученный материал дает возможность рассмотреть распределение биомассы мезопланктона отдельно для верхнего перемешанного и подтермоклинового слоев, существенно различающихся по условиям среды, и связать его с определенными соленостными и температурными характеристиками биотопа (рис. 3б, 3в). Биомасса мезопланктона в верхнем перемешанном слое в целом по разрезу была относительно низкой. Максимальные значения зарегистрированы в южной опресненной (0.5–0.7 psu) и нестратифицированной по вертикали области — 420–930 мг/м³. В эстуарной фронтальной зоне, где водная толща была стратифицирована (станции 4995–5000), а соленость выше пикноклина возрастала от 2.7 до 19.8 psu, биомасса мезопланктона выше пикноклина снижалась до 15–130 мг/м³. Локальный максимум в 875 мг/м³ был связан с узкой областью резких горизонтальных градиентов солености (рис. 3б, 3в, 4). По материалам стандартных

гидрофизических наблюдений на станциях эти градиенты составляют 0.65 psu на милю (между 3.5 и 6.0 psu), а по более детальным данным, полученным сканирующим CTD-зондом — 2.7 psu на милю (между 3.5 и 16.5 psu) (рис. 3б). На внутреннем карском шельфе (севернее ст. 5000) при солености в верхнем распресненном слое выше 20 psu биомасса варьировала в пределах от 1 до 37 мг/м³.

Иная, существенно более неравномерная картина количественного распределения мезопланктона наблюдалась в слое ниже пикноклина, где на большей части станций разреза было сосредоточено от 80 до 99% биомассы сообщества. В зоне эстуарного фронта биомасса мезопланктона варьировала от 0.7 до 5.8 г/м³. Наиболее резко выраженный максимум биомассы — 5.8 г/м³ — был связан с южной периферией эстуарной фронтальной зоны (ст. 4997; рис. 3б, 3в). Значения, полученные на соседних станциях, сделанных на 4.8 мили южнее и на 4.2 мили севернее, были, соответственно, в 6 и 7 раз ниже. Максимальные значения биомассы мезопланктона, как и в слое над пикноклином, были жестко приучены к узкой области наиболее высоких широтных градиентов солености (рис. 3б, 3в, 4). По материалам CTD-наблюдений на станциях эти градиенты составляли 0.4 psu на милю (между 8.7 и 22.3 psu; рис. 3а), а по данным сканирующего CTD-зонда они могли достигать 3.8 psu на 0.1 мили (!) на узких участках в диапазоне изменений солености от 4 до 19 psu (рис. 3б). Второй, меньший по значениям максимум биомассы мезопланктона в подпикноклинных слоях — 2.3 г/м³ был связан в северной периферией эстуарного фронта (ст. 5000). Он был приурочен к области, где заканчивалась значительные широтные градиенты солености, связанные с эстуарной фронтальной зоной и значения солености выходили на уровень >32 psu, характерный для придонной воды на внутреннем шельфе Карского моря (рис. 3а). Кроме того, в районе ст. 5000 в слоях ниже пикноклина, наблюдалась смена условий по температуре воды. Она опускалась до отрицательных значений, что также

характерно для карского шельфа и кардинально отличается этот биотоп от эстуарной фронтальной зоны, где температура в слоях под пикноклином изменялась от 4.4 на южной периферии до 0°C на севере.

Биомасса мезопланктона на шельфовых станциях разреза (станции 5001–5004) в слоях ниже пикноклина была относительно невысокой — от 103 до 263 г/м³ (таблица) и демонстрировала тенденцию постепенного возрастания в направлении северной границы внутреннего шельфа (рис. 3а, 3в). Для подтермоклинного биотопа в этой области были характерны широтное увеличение солёности от 32.7 до 34.0 psu и возрастание мощности придонного слоя с отрицательными температурами –1.0...–1.6°C от 7 м на ст. 5001 до 90 м на ст. 5004 на фоне увеличения глубины от 25 до 110 м.

Доминирующие виды мезопланктона и их распределение. Для анализа особенностей количественного распределения в исследованном районе нами были выбраны 12 массовых видов мезопланктона разной таксономической принадлежности, представляющих широкий экологический спектр, прежде всего в части связи их популяций с речным, эстуарным и шельфовым биотопами и предпочтений по условиям солёности [3, 5, 9, 19, 20]. Это копеподы *Calanus glacialis*, *C. hyperboreus*, *C. finmarchicus*, *Pseudocalanus* spp. (*P. minutus* + *P. acuspes* + *P. major*), *Limnocalanus macrurus*, *Jashnovia tolli*, *Drepanopus bungei*, *Senecella sibirica*, *Metridia longa*, амфипода *Onisimus birulae*, мизиды *Mysis oculata* и хетогната *Parasagitta elegans*. Представители этой группы видов доминировали по биомассе, совместно составляя более 80%, а на многих, прежде всего самых богатых станциях разреза, и более 90% суммарной биомассы мезопланктонного сообщества.

По характеру распределения перечисленные виды мезопланктона распадаются на несколько типов.

Первый тип распределения представлен *Onisimus birulae*. Этот вид был обнаружен только в пресноводном биотопе на ст. 4993, где он формировал 90% биомассы мезопланктонного сообщества при собственной биомассе 370 мг/м³ (рис. 5а). Исчезновение *O. birulae* из планктона маркировало южную границу эстуарной фронтальной зоны.

Второй, довольно парадоксальный тип распределения демонстрировали два вида — копепода *Senecella sibirica* и мизиды *Mysis oculata* (рис. 5б, 5в). Оба эти вида формировали хорошо выраженный максимум в распресненной зоне при <0.6 psu у южной периферии эстуарной фронтальной зоны (ст. 4994). Биомасса *S. sibirica* в максимуме достигала 300 мг/м³, а *M. oculata* — 240 мг/м³, при этом совместно эти виды формировали более 60% суммарной биомассы сообщества. Одновременно с этим массовые скопления обоих видов были отмечены в области максимальных широтных градиентов солёности в южной части фронтальной зоны (ст. 4997). Здесь скопления были приурочены исключительно к

подтермоклинным слоям водной толщи, где солёность составляла 22.3 psu (рис. 5б, 5в). Биомасса *S. sibirica* и *M. oculata* в максимуме достигала, соответственно 170 и 430 мг/м³ (≈10% от суммарной биомассы мезопланктона), а широтная протяженность максимума была менее 10 миль. Таким образом, оба вида давали существенный вклад в мезопланктонное сообщество в области резкой границы между биотопами с существенно различающимися по солёности условиями.

Три массовых эстуарных вида копепод — *Limnocalanus macrurus*, *Jashnovia tolli* и *Drepanopus bungei* имели третий тип распределения — они населяли в основном зону эстуарного фронта и лишь в крайне незначительном количестве встречались в распресненной зоне на южных станциях разреза (рис. 5г–5е). В стратифицированной области эстуарной фронтальной зоны *L. macrurus* и *J. tolli* населяли почти исключительно водную толщу под пикноклином, *D. bungei* был встречен и в верхнем перемешанном слое. Популяция *L. macrurus* характеризовалась максимальными величинами биомассы, а широтный диапазон, в котором вид достигал значительного обилия, был самым узким из всех исследованных видов. В области максимальных широтных градиентов солёности у южной периферии эстуарной фронтальной зоны биомасса *L. macrurus* достигала 4.8 г/м³. Эти мощные скопления наблюдались при солёности 22.3 psu, а максимум имел форму острого пика с широтной протяженностью <10 миль (ст. 4997; рис. 5г). Вне пределов области максимальных концентраций в северной части эстуарной фронтальной зоны биомасса *L. macrurus* была на два порядка более низкой, а на внутреннем шельфе вид отсутствовал. Распределение *J. tolli* и *D. bungei* также характеризовалось пиком биомассы, приуроченным к слоям ниже пикноклина в области высоких солёностных градиентов в южной части эстуарной фронтальной зоны на ст. 4997 (рис. 5д, 5е). В отличие от *L. macrurus*, *J. tolli* и *D. bungei* в значительном количестве встречались практически во всей эстуарной фронтальной зоне. На внутреннем шельфе мористее ст. 5000 *J. tolli* не была обнаружена, а *D. bungei* присутствовал в незначительном количестве.

Четвертая по характеру распределения группа включала в себя крупноразмерную копеподу *Calanus glacialis*, мелкоразмерную — *Pseudocalanus* spp. и хетогнат *Parasagitta elegans*, которые в исследованном районе были в основном сосредоточены в слоях ниже пикноклина. Они демонстрировали очень сходный характер распределения с хорошо выраженным максимумом в области южной границы эстуарной фронтальной зоны, где солёность возрастала от 24.5 до 32 psu (рис. 5ж–5и; ст. 5000). Биомасса *C. glacialis* в максимуме достигала 80 мг/м³, *Pseudocalanus* spp. — 550 мг/м³, а *Parasagitta elegans* — 1100 мг/м³. Совместно представители этой группы мезопланктона в области максимума формировали 81% общей биомассы мезопланктона. Севернее фронтального макси-

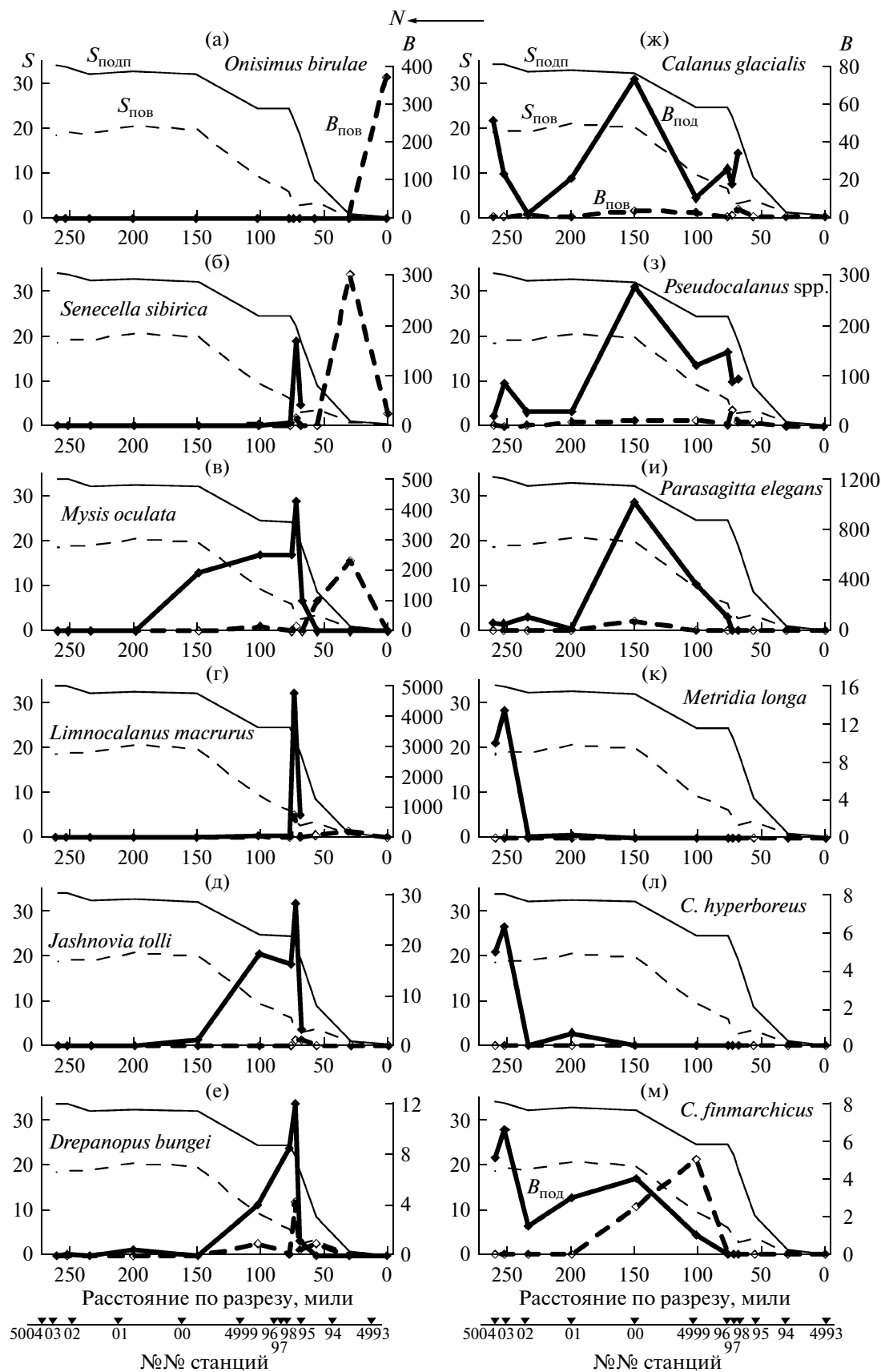


Рис. 5. Распределение биомассы массовых видов мезопланктона (B , mg/m^3) в верхнем перемешанном слое (пунктир) и ниже пикноклина (сплошная линия) и солёности в верхнем перемешанном слое ($S_{\text{пов}}$, psu) и слое ниже пикноклина ($S_{\text{подп}}$, psu) на разрезе.

му на внутреннем карском шельфе, а также в области эстуарной фронтальной зоны их обилие снижалось. Исключением из этой тенденции является возрастание биомассы *C. glacialis* до 20–50 мг/м³ на северных станциях разреза в районе перехода от внутреннего к внешнему шельфу. Южнее района с максимальными широтными градиентами солености у “речной” периферии эстуарной фронтальной зоны (станции 4997–4998) при солености в подтермоклинных слоях ниже 19–22 psu *C. glacialis*, *Pseudocalanus* spp. и *Parasagitta elegans* отмечены не были.

В пятую по характеру количественного распределения группу видов входили *Calanus hyperboreus* и *Metridia longa* (рис. 5к, 5л). Их популяции в период наблюдений были связаны исключительно с подтермоклинными слоями водной толщи. Максимумы биомассы этих видов были приурочены к самой северной части исследованной области — мористой границе внутреннего шельфа (станции 5003–5004), где соленость в придонных слоях составляла 33.5–34.0, а температура опускалась до –1.5...–1.5°C. В единичном числе экземпляров *C. hyperboreus* и *M. longa* встречались на внутреннем шельфе вплоть до ст. 5001, а в области эстуарной фронтальной зоны полностью исчезали из планктона.

Отличный от других видов характер распределения в исследованном районе демонстрировал *Calanus finmarchicus* (рис. 5м). Вид был встречен на внутреннем шельфе и в северной части эстуарной фронтальной зоны. В целом его биомасса была невелика и в максимумах достигала 6–7 мг/м³. Во фронтальной зоне популяция *C. finmarchicus* обитала и в верхнем перемешанном слое и ниже пикноклина, на шельфе — только ниже пикноклина. При этом южная граница распространения вида была в поверхностных слоях связана с соленостью 6–10 psu, а под пикноклином — с соленостью 22–24 psu.

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученный материал позволяет характеризовать ряд важных структурных параметров мезопланктонных сообществ Обского эстуария и прилегающих районов внутреннего карского шельфа. Следует подчеркнуть, что эти характеристики относятся к осеннему периоду сезонной сукцессии карской экосистемы, когда большинство популяций массовых видов завершили этап интенсивного размножения и роста.

Еще одной существенной особенностью осеннего сезона является резкое сокращение речного стока в Карское море. Для Оби в сентябре и начале октября он составляет в среднем около 50 км³/месяц против более чем 100 км³/месяц в июне–июле [26]. Разница в расходе между осенними месяцами и летним максимум по оценкам [27] характеризуется величинами 1000–1200 и 2800–4200 м³/с, соответ-

ственно. Низкая интенсивность осеннего стока определяет сезонную специфику важнейших свойств пелагической среды, влияющих, в свою очередь, на структуру планктонных сообществ — распределение солености и температуры и их широтные градиенты в области взаимодействия речных и морских вод в Обском эстуарии, широтную протяженность эстуарной фронтальной зоны и положение ее южной и северной границ, характер вертикальной стратификации и вертикальные градиенты свойств.

В период исследований мезопланктонные сообщества эстуарной зоны и прилегающей области шельфа в целом имели характерный для этого района Карского моря состав и доминирующие группы видов [3, 5, 9, 19, 20]. Следует лишь отметить относительно низкое обилие в наших материалах копеподы *Drepanopus bungei*, которая по данным предыдущих исследований была одной из руководящих форм мезопланктона, как во внутренней опресненной области Обского эстуария, так в эстуарной фронтальной зоне [5, 19, 20]. Эти различия не могут быть объяснены разницей во времени наблюдений и сезонном состоянии мезопланктонных сообществ. Приведенные выше данные, которые мы используем для сравнения, получены в сентябре, т.е. практически в те же сроки, что и наши. Вероятно, низкое обилие *D. bungei* в наблюдениях 2007 г. отражает возможные межгодовые различия в структуре мезопланктонных сообществ Обского эстуария, прежде всего, изменения в составе доминирующей группы видов.

Область эстуарной фронтальной зоны характеризовалась относительно высокими концентрациями мезопланктона. Это проявлялось и в средних для всего столба воды величинах биомассы (таблица; рис. 3а) и, особенно четко, в распределении биомассы, оцененной отдельно для слоя под гало/пикноклином (таблица; рис. 3б, 3в). В столбе воды средние величины биомассы для фронтальной зоны достигали 984 мг/м³, что было в 1.5 раза выше, чем в распресненной части эстуария и в 6 раз выше, чем в прилегающих районах внутреннего карского шельфа. Еще более выраженные различия наблюдались в цифрах, характеризующих количественное распределение мезопланктона в слое под галоклином. Средняя концентрация мезопланктона под галоклином во фронтальной зоне достигала 2.1 г/м³, что превышало соответствующие величины для распресненной области и шельфа в 3 и 10 раз, соответственно (таблица).

Приведенные выше цифры, а также данные таблицы и рисунки 3б и 3в показывают, что в области, где формировалась вертикальная соленостная стратификация водной толщи, т.е. севернее южной периферии эстуарной фронтальной зоны (севернее ст. 4995), основная масса мезопланктона в период исследования концентрировалась в слое под пикно/галоклином. Именно скопления мезопланктона

ниже слоя скачка, определяли общую картину его количественного распределения, в которой отчетливо проявлялось относительное богатство фронтальной области.

Наши оценки биомассы мезопланктона для эстуарной фронтальной зоны близки к полученным Виноградовым с соавторами в сентябре 1993 [5]. В этой работе фронтальная зона также выделялась как самая богатая область в западной половине Карского моря и характеризовалась величинами биомассы $0.99\text{--}4.3\text{ г/м}^3$ в среднем для столба воды. Одновременно с этим, величины, полученные в [5] для внутренней распресненной части Обской губы, были существенно ниже, чем в наших наблюдениях (таблица) — 160 мг/м^3 , а для прилежащих к эстуарной зоне районов внутреннего шельфа — несколько выше, $200\text{--}350\text{ мг/м}^3$. Материалы [5] также показывают практически повсеместную приуроченность основной массы мезопланктона к слоям воды ниже пикно/галоклина. По интегральным оценкам [27] область взаимодействия речных и морских вод в Обском эстуарии населена мезопланктонным сообществом самым богатым по биомассе в южной и центральной частях Карского моря. По осредненным за несколько лет данным авторы приводят для этой области величину биомассы 710 мг/м^3 , что в 6 раз выше, чем во внутренней распресненной части эстуарии (120 мг/м^3) и в 3 раза выше, чем на карском шельфе (271 мг/м^3).

Специального внимания заслуживают максимумы биомассы мезопланктона, связанные с эстуарной фронтальной зоной, прежде всего с ее внутренней южной периферией. Здесь по нашим наблюдениям биомасса в среднем для столба воды достигала 3.1 г/м^3 (37 г/м^2), а в слое ниже пикноклина — 5.8 г/м^3 (рис. 3). Рисунки 3б и 3в показывают, что максимум формировался в основном в результате локального обогащения мезопланктоном слоев воды ниже пикно/галоклина и имел очень небольшую широтную протяженность. Она составляла менее 9 миль. Эта оценка, скорее всего, завышена и определялась расстоянием между станциями 4996 и 4998, выполненными, соответственно, севернее и южнее ст. 4997, где значение биомассы было максимальным. Биомасса мезопланктона в максимуме была 5 и 10 раз выше, чем на соседних станциях 4996 и 4998 и в 3, 4.5 и 19 раз, соответственно, превосходила средние значения биомассы в области эстуарной фронтальной зоны, в распресненной речной зоне и на внутреннем шельфе. Проекция количественного распределения мезопланктона на структуру поля солёности показывает, что пространственно максимум биомассы был связан с узкой областью максимальных широтных градиентов солёности на южной “речной” периферии эстуарной фронтальной зоны (рис. 3, 4). В этой же области резко возрастают до максимальных значений и вертикальные градиенты солёности в пикноклине (рис. 4б), что указывает на активность процессов, обостряющих стратификацию водной

толщи. Основной максимум биомассы мезопланктона на южной периферии фронтальной зоны совпадал со значениями солёности 22.3 psu в слоях под пикноклином и со значениями 3.4 psu в верхнем перемешанном слое.

Второй, меньший по значениям биомассы максимум мезопланктона, мы зарегистрировали у северной периферии эстуарной фронтальной зоны (ст. 5000). Биомасса в этом максимуме была существенно ниже, чем в “южном” — 1.1 г/м^3 в среднем для столба воды (25.5 г/м^2) и 2.3 г/м^3 в слое ниже пикноклина, при этом, он был также связан с областью увеличенных широтных градиентов солёности в поверхностных и придонных слоях (рис. 5).

Единственным предшествующим исследованием, где описан связанный с эстуарной фронтальной зоной Оби локальный максимум биомассы мезопланктона является [5]. Биомасса в максимуме в среднем для столба воды достигала по этим данным 4.3 г/м^3 (65.2 г/м^2), а широтную протяженность обогащенной мезопланктоном области из-за значительного расстояния между станциями можно лишь грубо оценить в менее, чем 50 миль. Детальные сопутствующие гидрофизические наблюдения в этих исследованиях не проводились, однако основываясь на приведенных значениях солёности можно заключить, что как и в наших наблюдениях основной максимум биомассы был приурочен к южной периферии фронтальной зоны. При этом значения солёности в области максимума были близкими к тем, что зарегистрированы нами — 1.3–4.8 psu в поверхностном слое и 11.4–20.0 psu ниже пикноклина.

Как мы показали выше, доминирующие виды мезопланктона по характеру количественного распределения в районе исследования распадаются на несколько групп (рис. 5). Основу сообщества, населяющего эстуарную фронтальную зону Оби, по биомассе составляют солоноватоводные виды копепоид *Senecella sibirica*, *Jashnovia tolli*, *Limnocalanus macrurus*, *Drepanopus bungii* и мизиды *Mysis oculata*, обладающие разным уровнем устойчивости к обитанию в пресной и высокосолёной (морской) воде. Эти виды хорошо известны как массовые в области смешения речных и морских вод в Карском море [3, 5, 19, 20, 27], однако наши материалы впервые показывают, что для их подавляющего большинства, за исключением *S. sibirica*, именно фронтальная зона в осенний сезон является основным биотопом (рис. 5). Таким образом, мы можем говорить о существовании типичного для осеннего периода солоноватоводного сообщества Обской эстуарной фронтальной зоны. Формирование специфического состава мезопланктона во фронтальной зоне отличает его от сообщества фитопланктона этой области, которое в период исследований не имело солоноватоводного статуса, отличного от сообществ прилежащих с юга и севера областей. Фитопланктон фронтальной зоны представлял собой смесь пресноводных и мор-

ских видов, соотношение которых менялось в направлении с юга на север в зависимости от конкретных условий солёности [13].

Кроме перечисленных выше видов существенный вклад в сообщество эстуарной фронтальной зоны вносили морские формы, в значительном количестве проникавшие в область с пониженной солёностью — копеподы *Calanus gracilis*, *Pseudocalanus* spp. и хетогната *Parasagitta elegans*. Массовые для фронтальной зоны формы играли разную роль в формировании максимумов биомассы на ее внутренней южной и северной перифериях.

Максимум с наиболее высокими значениями биомассы мезопланктона на южной периферии эстуарной фронтальной зоны был образован исключительно солоноватоводными видами (рис. 5б–5е), которые преимущественно являлись растительноядными и детритоядными. Доминирующая роль в максимуме принадлежала растительноядной копеподе *Limnocalanus macrurus* с биомассой 4.8 г/м³ (83% от суммарной биомассы мезопланктона). Этот максимум формировался в области, непосредственно соседствующей с областью высокой биомассы фитопланктона, которая примыкала к границе фронтальной зоны с юга (рис. 4а) [13]. Таким образом, основным источником пищи для животных, формирующих южный фронтальный максимум биомассы, вероятнее всего являлся аллохтонный фитопланктон, приносимый речными водами, который концентрировался у южного фронтального раздела и в значительном количестве проникал в южную часть фронтальной зоны [13]. Именно здесь, на южном фронтальном разделе эстуарной фронтальной зоны, формируется пелагический биофильтр, в котором происходит часть процессов аккумуляции и осаждения аллохтонной органики, приносимой речным стоком.

Иную структуру имел максимум мезопланктона, находящийся в 80 милях мористее и связанный с северной периферией эстуарной фронтальной зоны. Этот максимум был в основном образован несколькими массовыми морскими видами, вклад которых в общую биомассу достигал 75% (1.7 г/м³) (рис. 5ж–5и). Среди этих видов доминирующую роль играл хищник — хетогната *Parasagitta elegans*, биомасса которой превышала 1 г/м³ и составляла 46% от общей биомассы мезопланктонного сообщества. Вторым по вкладу в биомассу сообщества группой видов были мелкоразмерные копеподы *Pseudocalanus* spp. — 0.55 г/м³. Таким образом, в максимуме мезопланктона, ассоциированном с северной границей эстуарной фронтальной зоны, наблюдалось пространственное совпадение высоких концентраций массового хищника и его потенциальных жертв. Следует подчеркнуть, что в предыдущих исследованиях хетогнаты не упоминались как сколько-нибудь существенный компонент мезопланктонных сообществ области Обского эстуарного фронта [5, 19, 20,

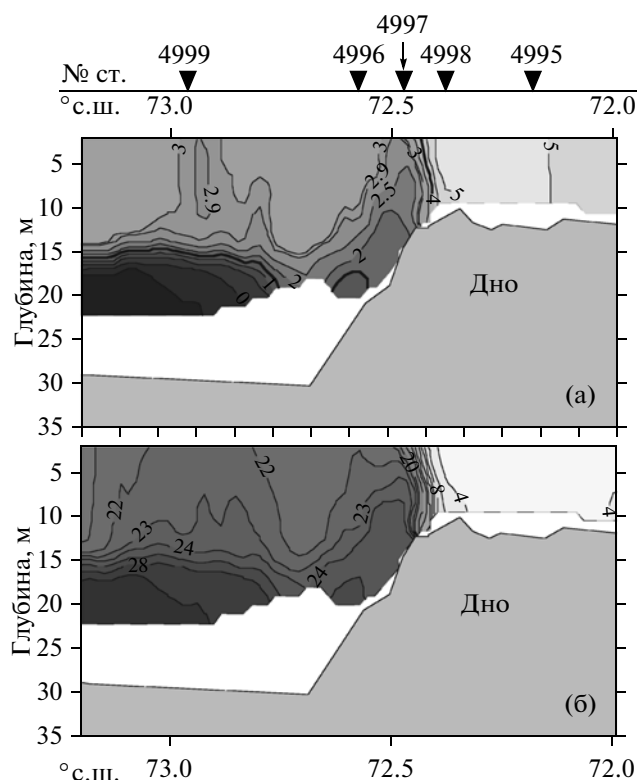


Рис. 6. Распределение температуры (а) и солёности (б) в области южной периферии эстуарной фронтальной зоны.

27]. Это вероятнее всего связано с тем, что скопления хищников занимают узкую по широте зону, и они были пропущены при большом расстоянии между станциями и отсутствии предваряющих детальных гидрофизических съемок, позволяющих поместить планктонные станции в конкретные участки и фронтальные разделы эстуарной фронтальной зоны.

Каковы механизмы формирования максимумов биомассы мезопланктона на южной и северной периферии Обской эстуарной фронтальной зоны? Вероятнее всего, они связаны с локальными особенностями циркуляции, благодаря которым мезопланктон концентрируется на фронтальных разделах и эти высокие концентрации поддерживаются длительное время. Из полученных данных по распределению мезопланктона очевидно, что особенности циркуляции, с которыми связано формирование высоких концентраций животных, характерны, прежде всего, для толщи воды под пикноклином. Детальная гидрофизическая съемка южной периферии эстуарной фронтальной зоны, выполненная сканирующим CTD-зондом, выявила мезомасштабную аномалию в структуре полей солёности и температуры, которая вероятно связана и интенсивным вертикальным перемешиванием и формированием узкой локальной квазизамкнутой циркуляционной ячейки в слое от дна до пикно/галоклина (рис. 6). В пространстве эта аномалия совпадает с

положением ст. 4997, на которой был зарегистрирован максимум биомассы мезопланктона.

Очевидно, что формирование высокой биомассы мезопланктона в узкой области на южной периферии фронтальной зоны не является только следствием чисто механической концентрации животных. Здесь отмечены совпадающие в пространстве максимумы одних видов (например, солоноватоводных копепоид *Limnocalanus macrurus*, *Drepanopus bungei* и мизиды *Mysis oculata*, рис. 5в–5е) и отсутствуют максимумы у других (например у обильно населяющих фронтальную зону массовых морских копепоид *Paracalanus* spp., *Calanus gracilis* и хетогнаты *Parasagitta elegans*, рис. 5ж–5и). Это обстоятельство указывает на то, что механизм формирования высоких локальных концентраций включает и поведенческие адаптации, позволяющие животным соответствующим образом использовать локальные особенности пелагической среды. Такое объяснение подтверждается тем, что в области локальных максимумов мезопланктона не обнаружены соответствующие максимумы компонентов пассивной взвеси [2] и фитопланктона [13]. Детальное понимание механизмов, формирующих количественное распределение мезопланктона в эстуарной фронтальной зоне и на ее периферии, требует более подробных пространственно-временных синхронных исследований среды и биоты в этой области.

Структура мезопланктонных сообществ в эстуарной фронтальной зоне Оби во многом напоминает картину известную для других типов фронтов — прибрежного приливного фронта, фронта, ассоциированного с континентальным склоном и фронта, формирующегося в шельфовых районах в результате взаимодействия квази-устойчивых разнонаправленных течений [4, 15, 16, 22, 23, 31]. Их главной общей чертой является наличие узкой области, обогащенной растительноядным зоопланктоном, непосредственно соседствующей или частично перекрывающейся с областью высокой биомассы и продукции фитопланктона. Это определяет постоянную в течение вегетационного сезона высокую обеспеченность пищей вторичных продуцентов и, соответственно, высокую локальную вторичную продукцию [15, 22]. Сходными также являются характерные пространственные масштабы ассоциированного с фронтами максимума зоопланктона (не более 5–10 миль по ширине) и превышение максимальных “фронтальных” значений биомассы над фоновыми величинами, типичными для прилежащих акваторий (от 2.5 раз до одного порядка). Во всех перечисленных типах фронтов формирование максимумов фитопланктона (первичной продукции) и зоопланктона определяется локальными особенностями вертикальной циркуляции — близким соседством ассоциированных с фронтами зон дивергенции (подъема вод), где эвфотический слой обогащается биогенными элементами, и конвергенции, где планктон концентрируется [15, 16, 22, 23].

Существенное отличие планктонного сообщества южной периферии Обской эстуарной фронтальной зоны от сообществ перечисленных выше типов фронтальных зон состоит в том, что высокая биомасса и продукция фитопланктона в области эстуарного фронта имеет в основном аллохтонное, а не автохтонное происхождение, и переносятся в эту область с речным стоком [13]. Еще одно отличие связано с относительным положением в пространстве максимумов растительноядного и хищного мезопланктона. В зонах шельфовых приливных фронтов и склоновых фронтальных зонах эти максимумы всегда четко совпадают и перекрываются [15, 21, 22]. Массовые планктонные хищники во фронтальных областях это в основном щетинкочелюстные, и их локальная биомасса во второй половине вегетационного сезона соизмерима с суммарной биомассой растительноядного мезопланктона, а в некоторых случаях и превосходит ее. В наших наблюдениях максимум биомассы хищников, также образованный хетогнатами, был пространственно разобщен с основным максимумом растительноядного мезопланктона. Он лежал на 80 миль южнее у северной периферии эстуарной фронтальной зоны, однако при этом был ассоциирован со вторым по величине северным максимум биомассы растительноядного планктона, который был сформирован массовыми морскими растительноядными копеподами (рис. 5з, 5и). Одна из причин такого сдвига максимума хищников в мористую сторону, вероятнее всего, состоит в больших широтных перепадах солености в пределах широкой эстуарной фронтальной зоны и малоприспособленных для хетогнат условиях существования у ее южной границы, где биомасса растительноядного мезопланктона достигает максимума за счет толерантных к низкой солености видов.

Наши данные, представленные в настоящей работе и в [1] позволяют оценить выедание наличной биомассы фитопланктона и первичной продукции растительноядным зоопланктоном в узкой области фронтального максимума в южной части Обского эстуария. Биомасса фитопланктона на ст. 4997 (рис. 4а) в период наблюдений составляла в среднем для столба воды 262 мгС/м^2 , а первичная продукция — $11.1 \text{ мгС/м}^2 \text{ сут}$ [13]. $I_{\text{spec.}} = 0.328$ [1], рассчитанное для крупноразмерных видов растительноядного мезопланктона, в основном формирующих фронтальный максимум, и их суммарная биомасса в области максимума ($25 \text{ г сырой массы/м}^2$ или 2.5 гС/м^2 при использовании пересчетного коэффициента [28]) позволяют оценить величину суточного выедания в $820 \text{ мгС/м}^2 \text{ сут}$. Эта величина почти на два порядка превосходила суточную первичную продукцию в период наблюдения. Наличная биомасса фитопланктона при таком уровне потребления будет утилизирована первичными консументами менее чем за 8 часов (!). Таким образом, в сезон наблюдений мощные скопления растительноядного мезопланктона у южной периферии

эстуарной фронтальной зоны не могут существовать без адвективного “допинга” пригодным для питания органическим материалом. Этот “допинг” вероятнее всего происходит за счет адвекции в узкую область фронтального максимума мезопланктона фитопланктона из прилегающей речной зоны, где его биомасса более чем на порядок выше и достигала в период наблюдений 1.93–4.35 гС/м² [13].

Все это позволяет говорить о том, что скопления растительноядного мезопланктона формируют в Обской эстуарной фронтальной зоне своего рода пелагический биофильтр, который аккумулирует аллохтонное органическое вещество, прежде всего приносимый речным стоком фитопланктон, формирует на его основе высокую биомассу (вторичную продукцию), а также при глубинах 12–15 м существенно ускоряет переход аллохтонной органики в осадки через фекальные потоки. Этот пелагический биофильтр ассоциирован с областью максимальных широтных градиентов солености у южной периферии эстуарной фронтальной зоны. Скопления растительноядного мезопланктона у северной морской периферии эстуарного фронта имели биомассу в 6 раз более низкую и, соответственно, играли существенно меньшую роль как пелагический биофильтр. В этой области формировались условия для интенсивного потребления вторичной продукции планктонными хищниками.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проекты № 09-05-13574-офи_ц и 10-05-00225).

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. Буренков В.И., Гольдин Ю.А., Кравчишина М.Д. Распределение концентрации взвеси в Карском море в сентябре 2007 г. по судовым и спутниковым данным // *Океанология*. 2010. Т. 50. № 5. С. 842–849.
3. Богоров В.Г. Биомасса зоопланктона южной части Карского моря // *Проблемы Арктики*. 1945. № 1. С. 65–69.
4. Виноградов М.Е., Суханова И.Н., Флинт М.В. Экосистемы пограничных фронтов антициклонического круговорота южной части Тихого океана // *Тр. Зоологического ин-та АН СССР*. Л.: Наука, 1987. Т. 172. С. 83–106.
5. Виноградов М.Е., Шушкина Э.А., Лебедева Л.П., и др. Мезопланктон восточной части Карского моря и эстуариев Оби и Енисея // *Океанология*. 1994. Т. 34. № 5. С. 716–723.
6. Галкин С.В., Кучерук Н.В., Минин К.В. и др. Макробентос эстуарной зоны речной Оби и прилегающих районов Карского моря // *Океанология*. 2010. Т. 50. № 5. С. 837–841.
7. Грузов Л.Н., Алексеева Л.П. О соотношении веса и длины тела у основных групп зоопланктона экваториальной части Атлантического океана // *Тр. АтлантиНИРО*. 1971. Т. 37. С. 378–400.
8. Зацепин А.Г., Завьялов П.О., Кременецкий В.В. и др. Поверхностный опресненный слой в Карском море // *Океанология*. 2010. Т. 50. № 5. С. 698–708.
9. Лешинская А.С. Зоопланктон и бентос Обской губы как кормовая база рыбы // *Тр. Салехардского стационара Уральского филиала АН СССР*. 1962. Т. 2. С. 1–75.
10. Лисицын А.П. Маргинальный фильтр океанов // *Океанология*. 1994. Т. 34. № 5. С. 735–747.
11. Макаревич П.Р. Планктонные альгоценозы эстуарных экосистем. М.: Наука, 2007. 223 с.
12. Моисеенко А.Ю. Регулирование стока реки Обь. Курсовая работа по гидроэнергетике. Санкт-Петербургский государственный политехнический университет. Санкт-Петербург, 2004. 10 с.
13. Суханова И.Н., Флинт М.В., Мошаров С.А., Сергеева В.М. Структура сообществ фитопланктона и первичная продукция в Обском эстуарии и на прилегающем Карском шельфе // *Океанология*. 2010. Т. 50. № 5. С. 785–800.
14. Федоров К.Н. Физическая природа и структура океанических фронтов. Л.: Гидрометиздат. 1983. 296 с.
15. Флинт М.В. Роль шельфовых фронтов в формировании биологической продуктивности (на примере Берингова моря). Автореф. дис.... докт. биол. наук. Москва, 2004. 56 с.
16. Флинт М.В., Суханова И.Н. Биологическая продукция в области восточного континентального склона Берингова моря // *Актуальные проблемы океанологии*. М.: Наука, 2003. С. 165–183.
17. Численко Л.Л. Номограммы для определения веса водных организмов по размерам и форме тела. Л.: Наука, 1968. 106 с.
18. Denisenko N.V., Rachor E., Denisenko S.G. Benthic fauna of the southern Kara Sea. Siberian river run-off in the Kara Sea / Eds. Stain R. et al. Amsterdam: Elsevier Science B.V., 2003. P. 213–236.
19. Deubel H., Engel M., Fetzer I. et al. The south Kara Sea ecosystem: Phytoplankton, zooplankton and benthos communities influenced by river run-off. Siberian river run-off in the Kara Sea / Eds. Stain R. et al. Amsterdam: Elsevier Science B.V., 2003. P. 237–266.
20. Fetzer I., Hirche H.J., Kolosova E.G. The influence of freshwater discharge on the distribution of zooplankton in the southern Kara Sea // *Polar Biol*. 2002. Vol. 25. P. 404–415.
21. 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 — P.P. Shirshov Inst. Oceanol, RAS, Moscow, 1996. 407 p.
22. Flint M.V., Sukhanova I.N., 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.

23. Flint M.V., I.N. Sukhanova. The influence of the coastal fronts around the Pribiof Islands (Bering Sea) on the distribution and dynamics of phytoplankton // *Oceanology*. 2003. V. 42, Suppl. Issue 1. P. S63–S78.
24. Futterer D.K., Galimov E.M. Siberian river run-off in the Kara Sea: Characterization, quantification, variability and environmental significance. Siberian river run-off in the Kara Sea / Eds. Stain R. et al. Amsterdam: Elsevier Science B.V., 2003. P. 1–8.
25. Gordeev V.V., Martin J.M., Sidirov M.V. et al. A reassessment of the Eurasian river input of water, sediment, major elements, and nutrients to the Arctic Ocean // *Amer. J. Sci.* 1996. № 296. P. 664–691.
26. Harms I.H., Karcher M.J. Modeling the seasonal variability of circulation and hydrography in the Kara Sea // *J. Geophys. Res.* 1999. V. 104. № C6. P. 13431–13448.
27. Hirche H.J., Kosobokova K.N., Gaye-Haake. et al. Structure and function of contemporary food webs on Arctic shelves: A panarctic comparison. The pelagic ecosystem of the Kara Sea – Communities and components of carbon flow // *Progr. Oceanogr.* 2006. V. 71. P. 288–313.
28. ICES Zooplankton Methodology Manual / Eds. Harris R. et al. London: Academic Press, 2000. 684 p.
29. Le Fevre J. Aspects of the biology of frontal systems // *Advances in Marine Biology*. 1986. V. 23. P. 163–299.
30. Sorokin Yu.I., Sorokin P.Yu. Plankton and primary production in the Lena river estuary and in the south-eastern Laptev Sea // *Estuar. Coastal. Shelf Sci.* 1996. V. 43. P. 399–418.
31. 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.
32. Stein R. Circum Arctic river discharge and its geological record // *Int. J. Earth Science*. 2000. V. 89. P. 447–449.
33. Stein R., Fahl K., Futter D.K. et al. (Eds). Siberian river run-off in the Kara Sea. Amsterdam: Elsevier Science B.V., 2003. 488 p.
34. 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 Zooplankton Communities in the Area of Ob River Estuarine Frontal Zone

M. V. Flint, T. N. Semenova, E. G. Arashkevich, I. N. Sukhanova, V. I. Gagarin, V. V. Kremenetskiy, M. A. Pivovarov, K. A. Soloviev

The research was done in the area of Ob estuarine frontal zone and over the adjacent inner Kara Sea shelf on 27–30 September 2007. On a basis of latitudinal salinity changes the estuarine frontal zone was allocated 100 miles wide. The frontal zone was populated with specific zooplankton community dominated by species which occurred outside of the frontal zone in minor amounts only. Zooplankton biomass in the frontal zone 1.5 and 6 times exceed corresponding values for the inner freshwater area of the estuary and adjacent areas of the Kara shelf and averaged 984 mg/m^3 . At the inner southern periphery of the frontal zone at peak latitudinal salinity gradients ($>2 \text{ psu per mile}$) high maximum of mesoplankton developed with mean biomass for the water column 3.1 g/m^3 (37 g/m^2) and up to 5.8 g/m^3 for sub-pycnocline layers. Latitudinal extension of the maximum did not exceed 10 miles. The maximum was more than 90% composed of herbivorous zooplankton with strong domination of copepod *Limnocalanus macrurus*. Daily consumption in zooplankton maximum area was estimated at $820 \text{ mgC/m}^2 \text{ day}$ which two orders of magnitude exceeded local primary production. At that level of consumption available phytoplankton biomass was consumed by grazers in less than 8 hours (!). Zooplankton aggregation at southern periphery of the estuarine front exists due to advection of phytoplankton from adjacent river zone. The aggregation forms a natural pelagic bio-filter where new allochthonous organic matter delivered by river flow is accumulated and high secondary production is formed on it basis. Anomalous high concentration of plankton carnivorous *Parasagitta elegans* with biomass run over 1 g/m^3 (46% of total zooplankton biomass) was associated with outer northern periphery of the estuarine frontal zone.