

8.2. Зоопланктон Баренцева моря

Е.Г. Арашкевич

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

Представлен обзор опубликованных данных по распределению биомассы зоопланктона и его основных групп: мезозоопланктона, меропланктона, рачкового макрозоопланктона и желетелого макрозоопланктона в Баренцевом море. Рассмотрены факторы, определяющие амплитуду и направление межгодовых изменений количества зоопланктона. Приведены результаты исследований роли зоопланктона в биотрансформации и вертикальном потоке органического вещества. Проанализированы данные о возможном влиянии потепления климата на баренцевоморскую экосистему.

Ключевые слова: биомасса зоопланктона, мезозоопланктон, меропланктон, макрозоопланктон, биотрансформация, влияние климата.

DOI: 10.29006/978-5-6045110-0-8/(26)

ВВЕДЕНИЕ

Баренцево море – один из наиболее продуктивных районов Мирового океана [Зенкевич, 1963; Богоров и др., 1968] и самый изученный из пан-арктических шельфовых морей. Этот район представляет огромный интерес с точки зрения рыболовства, а так как зоопланктон является основным промежуточным звеном между первичными продуцентами и рыбами, его изучение представляет не только научное, но и практическое значение. Начиная с начала прошлого века, зоопланктонное сообщество Баренцева моря интенсивно исследовалось русскими учеными [Линко, 1907; Яшнов, 1939; Камшилов, 1952; Зеликман, Камшилов, 1960]. Многие данные по зоопланктону, полученные в регулярных рейсах ПИНРО и ММБИ, были обобщены в работах [Дегтерева, 1973; Дробышева, 1994; Тимофеев, 1997]. Начиная с 1980-х годов, к изучению зоопланктона в центральных и западных районах моря активно присоединились норвежские ученые [Hassel, 1986; Skjoldal et al., 1987; Tande, 1991; Pedersen et al., 1995; Loeng et al., 1997; Tande et al., 2000; Helle, 2000]. В последние десятилетия исследования экосистемы Баренцева моря проводились в рамках совместных Норвежско-Российских проектов и охватывали всю акваторию моря. Основные результаты этих исследований, касающиеся зоопланктона, представлены в работах [Dalpadado et al., 2014; Orlova et al., 2015; Eriksen et al., 2016].

В последнее время внимание многих исследователей привлечено к проблеме влияния климатических изменений на структуру и обилие зоопланктонного сообщества в Баренцевом море [Drinkwater, 2011; Wassmann et al., 2011; Dalpadado et al., 2012; Eriksen et al., 2017; Gluchowska et al., 2017].

Помимо исследований распределения зоопланктона много работ посвящено изучению физиологии

(питанию, дыханию, продукции яиц) баренцевоморских видов [Tande, 1988; Пастернак и др., 2013; Alcaraz et al., 2014; Grote et al., 2015], жизненных циклов ключевых видов [Hassel, 1986; Skjoldal et al., 1987; Tande, 1991; Melle, Skjoldal, 1998; Arashkevich et al., 2002; Falk-Petersen et al., 2009] и роли зоопланктона в трансформации органического вещества [Pasternak et al., 2008; Wexels Riser et al., 2007, 2008; Wassmann et al., 2006].

В данной главе будут рассмотрены основные опубликованные данные по распределению различных групп зоопланктона с анализом факторов, влияющих на обилие и структуру зоопланктонного сообщества в Баренцевом море.

МЕЗОЗООПЛАНКТОН

Состав мезозоопланктонного сообщества

Из более 100 видов мезозоопланктона, встречающихся в Баренцевом море, только несколько играют ведущую роль в формировании структуры и функционирования пелагического сообщества.

Ключевыми зоопланктонными видами баренцевоморской пелагической экосистемы являются крупные растительные копеподы *Calanus finmarchicus*, *C. glacialis*, *C. hyperboreus* и *Metridia longa*. В весенне-летний период эти виды составляют до 90% общей биомассы мезозоопланктона [Tande, 1991; Pedersen et al., 1995; Melle, Skjoldal, 1998, Arashkevich et al., 2002]. Среди мелких копепод (размер тела ≤ 1 мм) доминируют по численности *Oithona similis*, *Pseudocalanus* spp. и *Microcalanus* spp. [Falk-Petersen et al., 1999; Arashkevich et al., 2002; Pasternak et al., 2008].

Пример сезонных и широтных изменений структуры мезозоопланктона на разрезе через центральную часть моря в разные сезоны представлен на рис. 8.2.1. В единицах сухого веса *Calanus* spp. был наиболее важной группой во всем исследованном

районе, составляя до 90% биомассы (рис. 8.2.1, левая панель). Вклад *Metridia longa* изменялся в разные годы. В марте и мае 1998 г. доля этого вида достигала 35% общей биомассы, а в июле 1999 г. его вклад был незначительным. Мелкие каланоидные копеподы, *Pseudocalanus* spp., *Microcalanus* spp. и циклопоиды (главным образом, *Oithona similis*) составляли менее 10% общей биомассы, обычно 2–4%.

В единицах численности копеподы *Oithona similis* были доминирующим видом, составляя до половины и более общей численности мезозoopланктона (рис. 8.2.1, правая панель). Вклад *Pseudocalanus* spp. и *Microcalanus* spp. в общую численность был существенным в марте во всем исследованном регионе (15–40%), а в мае и июле – только в северной части моря (10–20% общей численности мезозoopланктона).

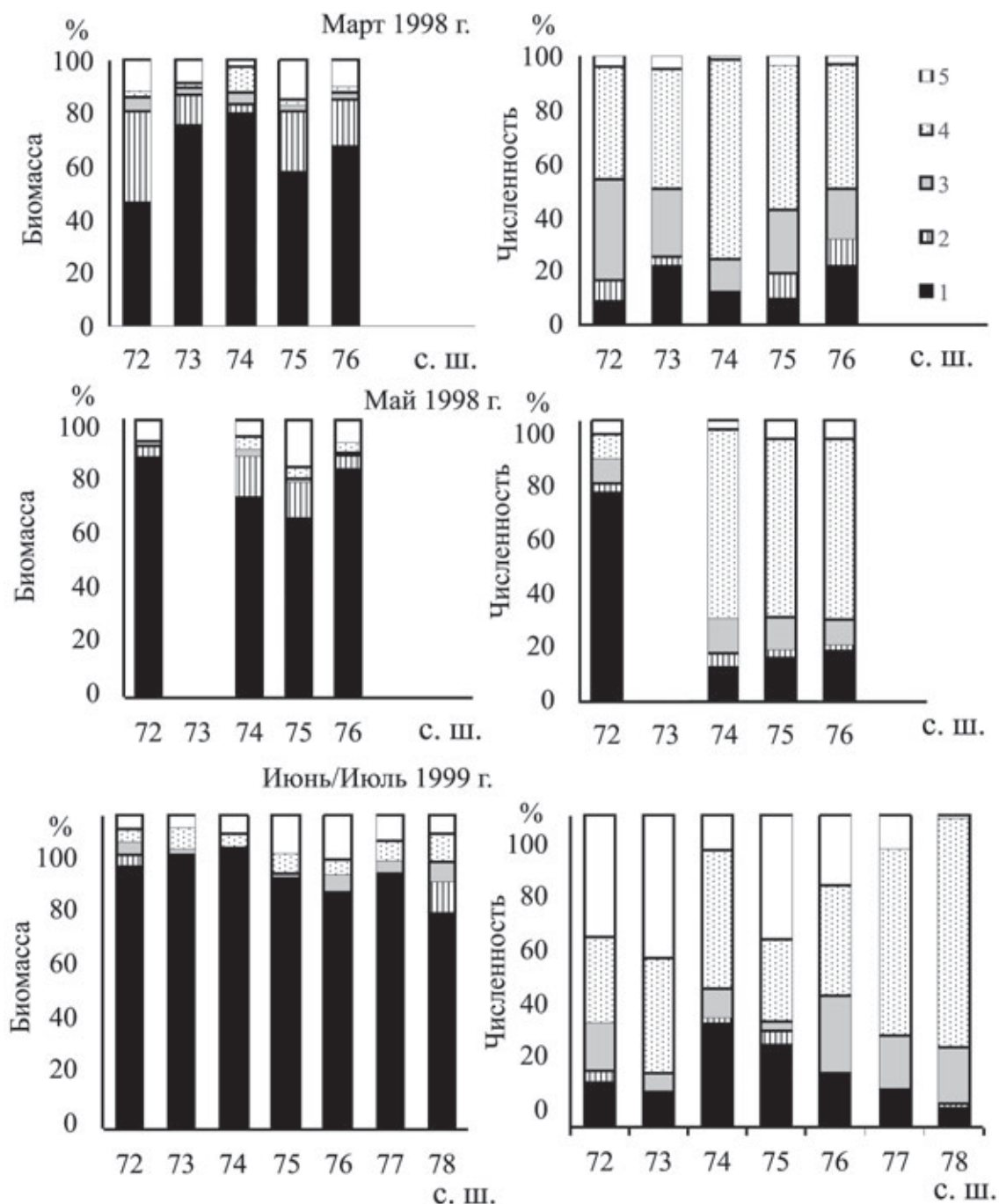


Рис. 8.2.1. Сезонные и региональные изменения структуры мезозoopланктона. Вклад различных групп в общую биомассу (слева) и общую численность (справа).

1 – *Calanus* spp.; 2 – *Metridia longa*; 3 – *Pseudocalanus* spp. / *Microcalanus* spp.; 4 – *Oithona* spp.; 5 – другие [Arashkevich et al., 2002]

В июле массовое развитие аппендикулярий (главным образом, *Fritillaria borealis*) наблюдалось в Атлантической и смешанной воде, где они составляли почти половину общей численности зоопланктона (рис. 8.2.1, группа «другие»).

Среди мезозoopланктонных хищников наибольшее значение имеют хетогнаты *Sagitta elegans*. В июле 1999 г. численность хетогнат в атлантической и смешанной воде составляла в среднем около 3000 экз/м² [Arashkevich et al., 2002]. В арктической воде их численность уменьшалась до 30–70 экз/м², что полностью соответствовало данным [Falkenhaus, 1991] для этого района. Из-за низких значений индивидуального сухого веса вклад хетогнат в общую биомассу мезозoopланктона не превышал 2–5%. Тем не менее, при массовом развитии они могут заметно сокра-

щать количество мезозoopланктона и изменять его структуру [Falkenhaus, 1991].

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ CALANUS SPP.

Распределение видов рода *Calanus* интересно не только из-за их доминирующей роли в сообществе, но и как показателя различных водных масс. *C. finmarchicus* имеет североатлантическое происхождение и может быть использован в качестве вида-индикатора атлантической воды, а *C. glacialis* – типичный арктический вид [Яшнов, 1961]. Распределение двух видов *Calanus* на меридиональном разрезе в разные сезоны показано на рис. 8.2.2.

Можно выделить три района: в одном доминировал *C. finmarchicus*, в другом – *C. glacialis*, и в третьем оба вида были найдены почти в равной пропорции. Картина распределения этих видов хорошо совпадает с доминированием атлантической, арктической и смешанной воды в области Полярного фронта.

Сезонная изменчивость зоопланктонного сообщества связана с резкими сезонными изменениями окружающей среды, типичной для морей высоких широт [Зеликман, Камшилов, 1960; Hassel, 1986; Pedersen et al., 1995]. Короткий, двух-трех месячный вегетативный период, в течение которого происходит развитие и рост зоопланктона, сменяется длинным зимним периодом, сопровождаемым миграцией большинства массовых видов в глубокие слои моря [Falk-Petersen, 2009].

Вертикальное распределение зоопланктона отражает сезонные изменения продукционного цикла (рис. 8.2.3). Поскольку *C. finmarchicus* и *C. glacialis* доминируют в общей биомассе мезозoopланктона, можно предположить, что сезонная и региональная динамика вертикального распределения зоопланктона обусловлена, главным образом, распределением этих двух видов. В конце зимы (март 1998 г.) большая часть зоопланктона находится ниже 100 м, однако в южной части моря в атлантической воде начинается его подъем к поверхности. В популяции *C. finmarchicus* доминируют самки и самцы, готовые к размножению (рис. 8.2.4). Появление яиц и науплиусов *Calanus finmarchicus* в этом районе свидетельствует о начале его размножения в конце марта [Pasternak et al., 2002]. В северных частях моря низкая биомасса зоопланктона в столбе воды, по-видимому, связана с нахождением *Calanus* spp. в стадии диапаузы. Известно, что виды *Calanus* опускаются на глубину 1000 м и более для зимовки в океанических регионах [Hirche, 1991; Arashkevich et al., 2004]. Однако если они сталкиваются с препятствием (например, с дном), они образуют около дна узкие (5–10 м) плотные скопления [Sameoto, Herman, 1990]. Поскольку

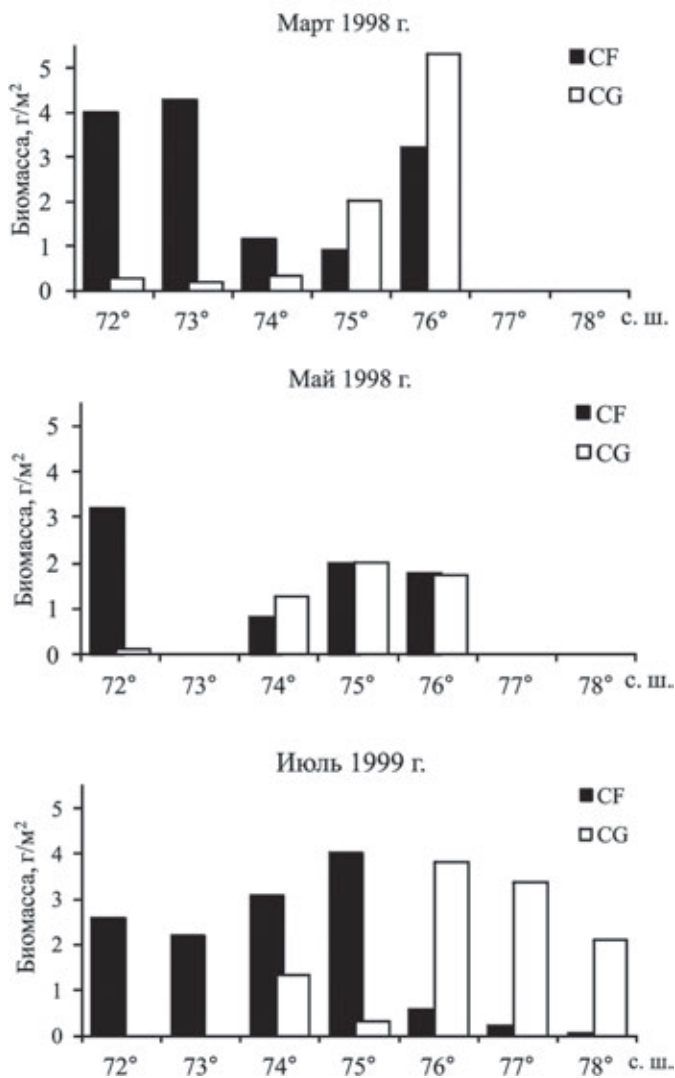


Рис. 8.2.2. Широтный градиент распределения биомассы (г сух. веса/м²) *Calanus finmarchicus* (CF) и *C. glacialis* (CG) в Баренцевом море по данным [Arashkevich et al., 2002]

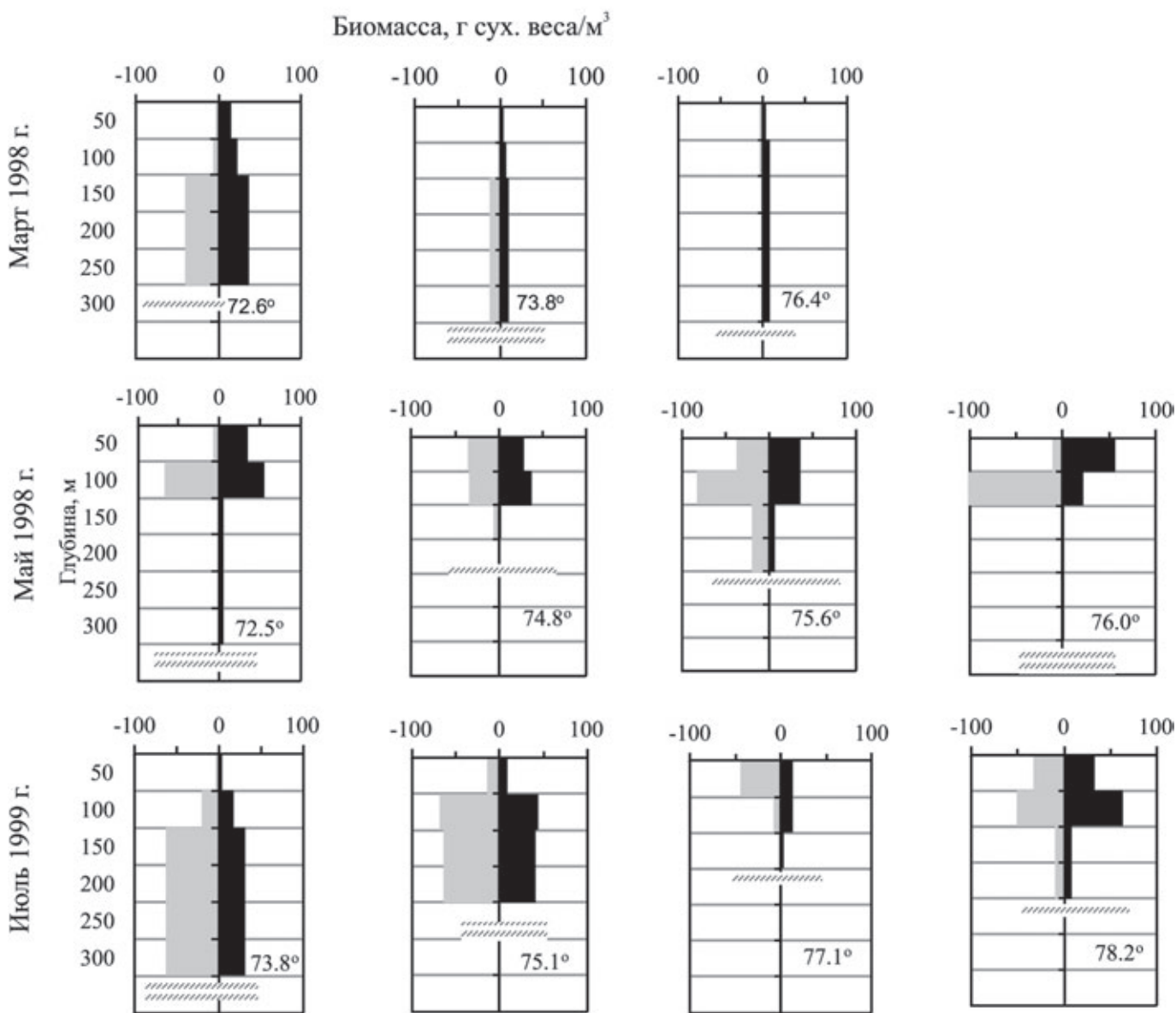


Рис. 8.2.3. Сезонные и региональные изменения вертикального распределения биомассы мезозoopланктона (г сух. веса/м³). Заштрихованная линия указывает положение дна. Широта места приведена на графиках [Arashkevich et al., 2002, fig. 8]

планктонные сети не облавливают 10–15-метровые слои воды над дном, основная часть зимующих на глубине зоопланктов в Баренцевом море может быть не учтена.

В мае во всем исследованном районе, а в июле только на северных станциях (к северу от Полярного фронта), зоопланктон населяет верхние слои воды. Различия дневного и ночного распределения зоопланктона в северных районах скорее свидетельствуют о пятнистости распределения, чем о вертикальных миграциях, так как в условиях полярного дня зоопланктон не совершает суточных миграций [Bogorov, 1946; Blachowiak-Samolyk et al., 2006].

В июле большая часть зоопланктона в атлантических водах опускается в глубокие слои. Можно предположить, что этот спуск обусловлен началом диапаузы у *C. finmarchicus*, CIV-CV копеподитные стадии которого доминируют здесь в зоопланктоне (рис. 8.2.4). В Норвежском море *C. finmarchicus* обычно зимуют на стадии CIV-CV, к июню–июлю накапливают большие запасы липидов, входят в диапаузу и опускаются на большие глубины [Arashkevich et al., 2004]. Скорее всего, такой же сценарий жизненного цикла у этого вида наблюдается в южных районах Баренцева моря.

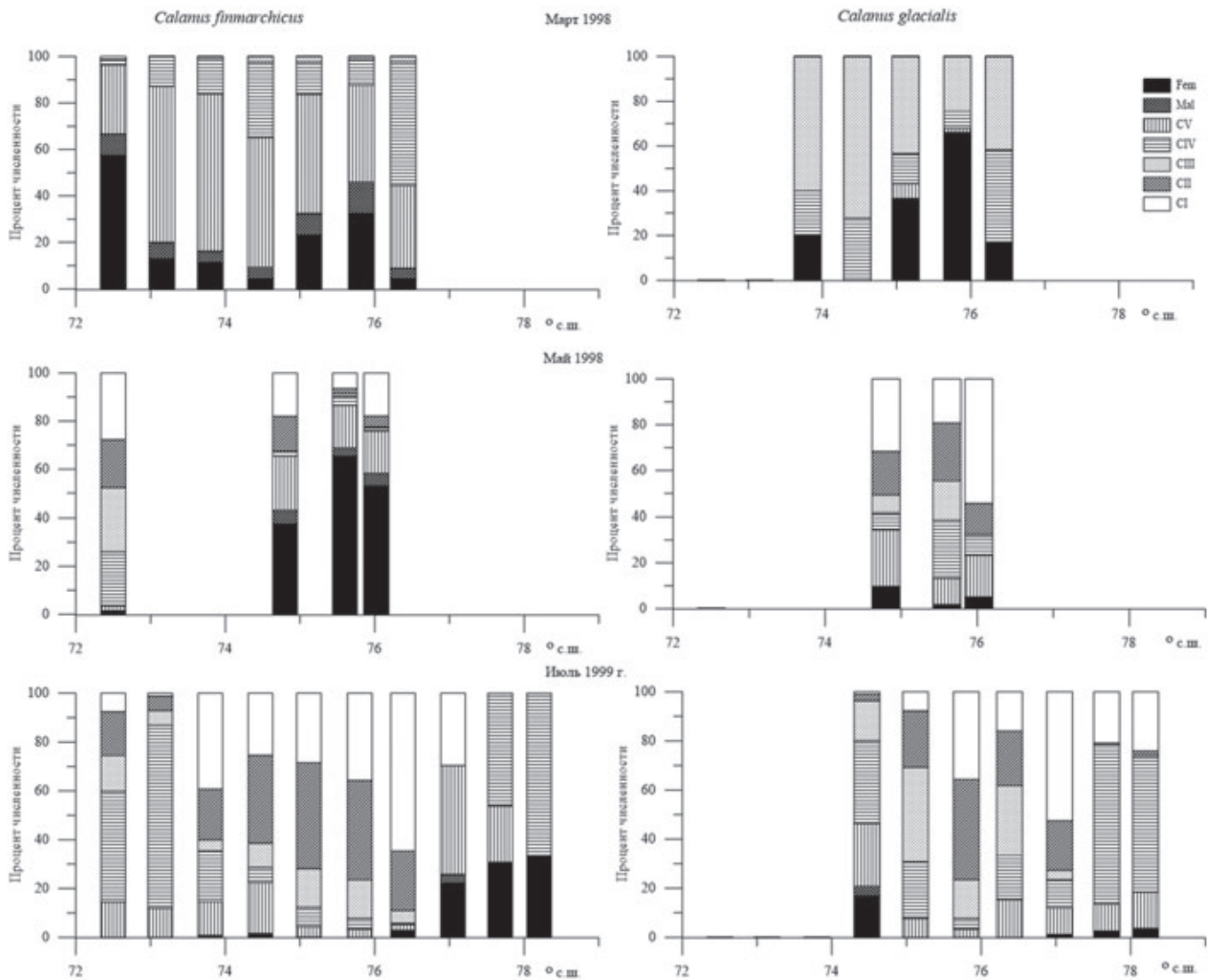


Рис. 8.2.4. Сезонные и региональные изменения возрастной структуры популяции атлантического вида *Calanus finmarchicus* и арктического вида *Calanus glacialis*. По данным [Arashkevich et al., 2002]

СЕЗОННОЕ РАЗВИТИЕ CALANUS SPP.

Жизненный цикл *Calanus* spp. в Баренцевом море обсуждался многими авторами [Hassel, 1986; Skjoldal et al., 1987; Tande, 1991; Melle, Skjoldal, 1998; Arashkevich et al., 2002; Falk-Petersen et al., 2009]. Коротко подытоживая эту дискуссию, жизненный цикл *C. finmarchicus* в Баренцевом море составляет один год, а *C. glacialis* – от одного до двух лет, в зависимости от условий обитания. В Баренцевом море *C. finmarchicus* зимует на копепоидитной стадии CIV-CV, а *C. glacialis* на стадии CIII-CVI [Falk-Petersen et al., 2009].

На фиксированном разрезе, покрывающем 4–6° широты и исследованном в разные сезоны, на основании изменения возрастной структуры можно проследить полный продукционный цикл двух

основных популяций *Calanus*, от глубокой зимней диапаузы в марте до появления новой генерации в мае и образования нового зимующего фонда в июле (рис. 8.2.4). В марте доминирование взрослых особей *C. finmarchicus* свидетельствует о том, что большая часть популяции выходит из диапаузы и готова к размножению. Популяция *C. glacialis* в это время, по-видимому, все еще находится в диапаузе. В мае в южной части разреза доминировали молодые стадии (CI-CIII) новой генерации, в то время как в северных районах их доля не превышала 15–30%. Запаздывание развития на севере по сравнению с югом характерно также для популяции *C. glacialis*. В июле широтные изменения возрастной структуры обеих популяций в направлении с севера на юг напоминают сезонный ход развития (рис. 8.2.4).

В июле большая часть зоопланктона в атлантических водах опускается в глубокие слои. Можно предположить, что этот спуск обусловлен началом диапаузы у *C. finmarchicus*, CIV-CV копеподитные стадии которого доминируют здесь в зоопланктоне (рис. 8.2.4). В Норвежском море *C. finmarchicus* обычно зимует на стадии CIV-CV, которые к июню–июлю накапливают большие запасы липидов, входят в диапаузу и опускаются на большие глубины [Arashkevich et al., 2004]. Скорее всего, такой же сценарий жизненного цикла у этого вида наблюдается в южных районах Баренцева моря.

Нахождение старших копеподитных стадий (CIV-CVI) *C. finmarchicus* в арктической воде (>77° с. ш.) отражает их глубинную адвекцию с атлантической водой. Арктические районы для этого вида являются зоной стерильной экспатриации [Kosobokova et al., 1998; Hirche, Kosobokova, 2007], что подтверждается отсутствием молоди (рис. 8.2.4).

Таким образом, начало развития двух видов *Calanus* синхронизировано по времени, но разделено по пространству. Размножение *C. finmarchicus* на широте 72.5° начинается в то же время, что и размножение *C. glacialis* на широте 75.5°, в конце марта – начале июня. Две волны новой генерации – первая, образованная популяцией *C. finmarchicus* в южной атлантической воде, вторая – популяцией *C. glacialis* в районе Полярного фронта – стартуют одновременно и развиваются в северном направлении [Arashkevich et al., 2002].

Ключевым процессом, влияющим на утилизацию и трансформацию первичной продукции и обеспечивающим успешный рост зоопланктона, является совпадение по времени развития зоо- и фитопланктона. Развитие весеннего цветения фитопланктона начинается после стратификации водной толщи, которая в южной части моря вызывается прогревом воды. На севере развитие стратификации связано с таянием льда. Следуя этим процессам, весеннее цветение фитопланктона начинается одновременно на юге и вблизи Полярного фронта [Skjoldal et al., 1987; Wassmann et al., 1999]. Следовательно, начало размножения у *C. finmarchicus* в атлантической воде и *C. glacialis* к северу от Полярного фронта совпадает по времени с весенним цветением фитопланктона, обеспечивая успешность этих популяций в Баренцевом море.

Региональные изменения распределения зоопланктона могут зависеть от локальных трофических условий [Зеликман, Камшилов, 1960], пресса планктоядных рыб [Hassel et al., 1991; Dalpadado, Bogstad, 2004] и зоопланктонных хищников [Зеликман, Камшилов, 1960; Swanberg, Våmstedt, 1991; Falkehaug, 1991].

На меридиональном разрезе, пересекающем центральную часть Баренцева моря, находящуюся под влиянием Атлантического течения, Полярный фронт и покрытые льдом арктические воды, наблюдались значительные колебания биомассы зоопланктона (г сух. веса/м²) во все исследованные сезоны (рис. 8.2.5) [Arashkevich et al., 2002]. Хотя и океанографические условия, и рельеф дна могут влиять на распределение зоопланктона [Skjoldal et al., 1987; Pedersen et al., 1995; Loeng et al., 1997], четкой закономерности изменений биомассы, прямо отражающих океанографию или топографию, не было обнаружено. Слабая тенденция увеличения биомассы над северо-западным склоном Центральной банки (между 75° и 76° с. ш.) наблюдалась во все сезоны. Топография

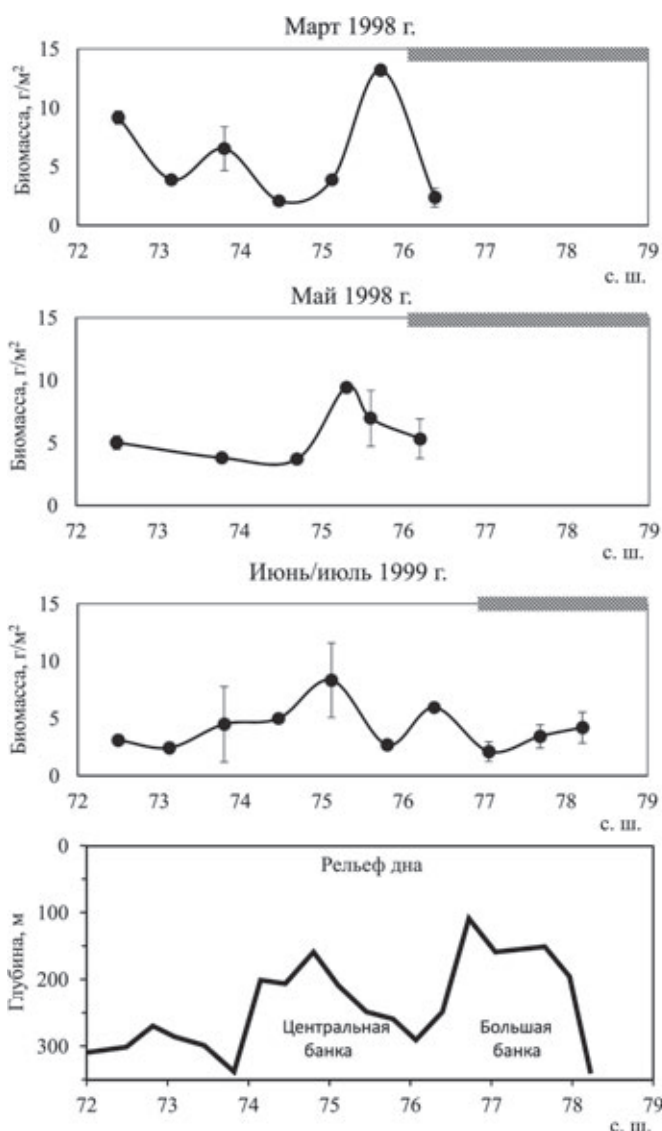


Рис. 8.2.5. Распределение биомассы (г сух. веса/м² ± SD) мезозоопланктона по меридиональному разрезу в разные сезоны. Заштрихованная область показывает зону, покрытую льдом [Arashkevich et al., 2002]

дна в этом районе способствует образованию постоянного антициклонического вихря [Loeng, 1991], и гидрологические процессы в конвергентной зоне, по-видимому, вызывают агрегацию зоопланктона.

Помимо этого, здесь отмечена самая высокая первичная продукция [Reigstad et al., 2002], что улучшает пищевые условия для растительного зоопланктона. Несмотря на большие локальные изменения, средняя биомасса зоопланктона в разные сезоны 1998–99 гг. была удивительно сходной (ANOVA, $F = 0.38$, $p = 0.69$), составляя около 5 г сух. веса/м² [Arashkevich et al., 2002].

Анализ среднемноголетних данных по распределению мезозоопланктона в осенний период 1998–2011 гг. на обширной территории моря не выявил значительных отличий величины биомассы между различными частями моря (рис. 8.2.6) [Dalpadado et al., 2014]. Средняя биомасса для исследованного периода была выше в прибрежных районах и в западной части атлантической воды (7.24–7.85 г сух. веса/м²), в арктической воде она составила 5.98 г сух. веса/м², а в восточной части атлантической воды – 5.37 г сух. веса/м².

Во всех районах, кроме восточного прибрежного, коэффициент вариации среднемноголетней биомассы был низким (1–6.33%), а для всего моря составил 14%, что свидетельствует о небольших межгодовых

колебаниях величины биомассы мезозоопланктона в исследованный период.

Межгодовые колебания биомассы мезозоопланктона многими исследователями были отмечены как значительные. Эти колебания могут определять различные процессы и факторы: температура [Тимофеев, 1997; Eriksen, Dalpadado, 2011], пресс хищников [Зеликман, Камшилов, 1960; Hassel et al., 1991] и адвекция зоопланктона из Норвежского моря с Атлантическим течением [Skjoldal et al., 1987; Loeng et al., 1997; Helle, 2000]. Локальные процессы, происходящие в Баренцевом море, также оказывают существенное влияние на обилие и продуктивность зоопланктона [Tande, 1991; Tande et al., 2000; Arashkevich et al., 2002].

В таблице 8.2.1 представлены данные по биомассе зоопланктона в Баренцевом море, полученные разными авторами на различных временных интервалах с 1953 по 2013 гг. Хотя использование различных методов оценки сухой биомассы затрудняет достоверное сравнение, тем не менее, эти данные дают общее представление о ходе многолетних изменений количества зоопланктона. В некоторые периоды наблюдалась высокая межгодовая изменчивость количества зоопланктона (до порядка величин). Однако можно считать, что в целом за последние 60 лет биомасса зоопланктона практически не изменилась.

Таблица 8.2.1. Многолетние данные по биомассе мезозоопланктона в различных районах Баренцева моря

Годы	Район	Биомасса, мг сух. веса/м ²	Источник	Метод
1953–1958	ДЗ	1.6–12.1	[Зеликман, Камшилов, 1960]	Волюметрия
1953–1958	Ю	1.1–5.2	[Зеликман, Камшилов, 1960]	Волюметрия
1959–1992	КМ*	1.1–9.5	[Тимофеев, 1997]	Волюметрия
1959–1992	Н–М*	0.5–6.1	[Тимофеев, 1997]	Волюметрия
1979–1984	Ц	9.42±7.38	[Rey et al., 1987]	Волюметрия
1998–1999	Ц	5.07±0.35	[Arashkevich et al., 2002]	Индивидуальный вес
1988–2013	Ц+З	6.96±1.97	[Knutsen et al., 2016]	Взвешивание пробы
1998–2011	БМ	6.71±0.95	[Dalpadado et al., 2014]	Взвешивание пробы

Примечание. ДЗ – Дальнезеленецкий разрез; Ю – южная часть (южнее 72.5° с. ш.); КМ – Кольский меридиан (33.5° в. д.); Н–М – разрез Нордкап – остров Медвежий; Ц – разрез через центр моря (72–77° с. ш.); Ц+З – центральная и западная часть; БМ – все Баренцево море; * данные получены для верхнего 50-метрового слоя.

МЕЛКИЙ ЗООПЛАНКТОН

Мелкие веслоногие ракообразные размером ≤1 мм (*Pseudocalanus acuspes*, *P. minutus*, *Microcalanus pusillus*, *M. pygmaeus* и *Oithona similis*) встречаются в большом количестве как в атлантических, так и в арктических областях [Hussel, 1986; Norrbin, 1991].

Их численность варьирует в зависимости от сезона, иногда составляя более 50% от общего числа мезозоопланктона [Hussel, 1986; Arashkevich et al., 2002; Pasternak et al., 2008]. Младшие стадии и науплии этих веслоногих слишком малы, чтобы их количество можно было правильно оценивать в ловах стандарт-

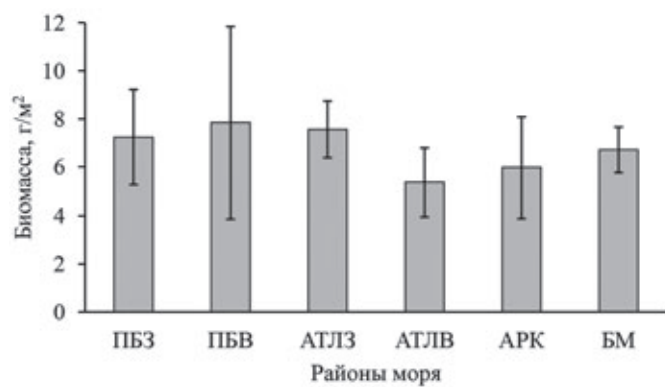


Рис. 8.2.6. Среднемноголетняя биомасса мезозoopланктона (г сух. веса/м³) в различных регионах Баренцева моря в августе–сентябре 1998–2011 гг. (среднее ± SD).

ПБЗ – западный прибрежный район; ПБВ – восточный прибрежный район; АТЛЗ – западная атлантическая вода; АТЛВ – восточная атлантическая вода; АРК – арктическая вода; БМ – все Баренцево море [Dalpadado et al., 2014]

ными сетями с размером ячеек фильтрующего конуса 180 мкм, и их количество может быть недооценено. При сборе мелкочаеистыми сетями или батометром общее количество мелких копепод возрастает в 3–7 раз по сравнению со сборами стандартными сетями [Arashkevich et al., 2002; Pasternak et al., 2008]. Численность мелких копепод в Баренцевом море обычно достигает пика 2–3 млн экз/м³ в сентябре–октябре [Norrbin, 1991]. Во второй половине лета, когда старшие стадии *Calanus* spp. начинают входить в диапаузу и опускаться на глубину, мелкие копеподы и науплии могут вносить до 50% общей биомассы зоопланктона в верхнем 100-метровом слое [Arashkevich et al., 2002]. Из-за их доминирования по численности (а иногда и по биомассе) и высокой удельной скорости метаболизма эти виды важны с точки зрения трофодинамики. После окончания цветения фитопланктона они переходят на питание гетеротрофными простейшими, вовлекаясь в трофическую цепь микробной петли.

МЕРОПЛАНКТОН

Многие бентосные морские животные продуцируют пелагические личинки, меропланктон, которые проводят в пелагиали от нескольких часов до нескольких месяцев перед тем, как осесть на дно [Thorson, 1950]. В течение этого времени меропланктон составляет значительную часть зоопланктонного сообщества, иногда превосходя по численности голопланктон, особенно в прибрежных районах [Stübner et al., 2016; Michelsen et al., 2017]. Это предполагает, что меропланктон, помимо его важности для воспроизводства бентосных организмов, может играть значительную роль в пелагической экосисте-

ме как потребитель фитопланктона и как корм для других зоопланктеров.

Одной из центральных теорий в биологии бентосных личинок высоких широт является «Правило Торсона» («Thorson's Rule») [Mileikovsky, 1971]. Согласно этому правилу, численность бентосных видов, имеющих пелагические личинки, сокращается с увеличением широты и глубины моря. Для Баренцева моря широтный градиент распределения меропланктона, а также уменьшение его численности в глубоководных частях моря по сравнению с мелководными, был описан в нескольких работах [Mileikovsky, 1968, 1971; Schlüter, Rachor, 2001; Arashkevich et al., 2002].

Данные по сезонной динамике меропланктона в центральных частях моря отсутствуют, но можно предполагать, что сезонный ход его развития не отличается от описанного для прибрежных районов и арктических фьордов. Максимум численности меропланктона приходится на весенне-летний период и совпадает по времени с цветением фитопланктона [Stübner et al., 2016; Michelsen et al., 2017].

Немногочисленные данные по распределению меропланктона в центральной и северной частях Баренцева моря были получены в мае–июле, то есть в период массового развития меропланктона. В это время в нем доминируют личинки двустворчатых моллюсков, полихет и иглокожих, главным образом, офиур. Личинки гастропод, немертин и асцидий встречаются редко [Schlüter, Rachor, 2001]. В прибрежных районах и фьордах Шпицбергена часто наблюдается массовое развитие личинок усонюгих раков, циррипедий [Timofeev, 1998; Stübner et al., 2016].

Численность меропланктона в центральной части Баренцева моря в мае–июле по данным разных авторов для столба воды составляет в среднем 10–15 экз/м³, достигая в местах скопления 100 экз/м³ [Timofeev, 1998; Arashkevich et al., 2002; Schlüter, Rachor, 2001]. Эти скопления могут возникать вследствие циркуляции воды (например, вихрей) и над банками. В покрытых льдом северных районах меропланктон или малочислен, или отсутствует [Arashkevich et al., 2002; Schlüter, Rachor, 2001].

Согласно [Mileikovsky, 1968] основная масса личинок остается в том же районе, где обитают взрослые особи, их родители, а течения влияют на распределение личинок только во вторую очередь. Данные о характере распределения личинок офиур в июле 1999 г. полностью подтвердили это положение [Arashkevich et al., 2002, fig. 7]. Над Центральной банкой находился максимум численности личинок (свыше 100 экз/м³), и поскольку они были на самой ранней стадии развития, можно предположить, что это место их рождения. Далее на север их численность сокращалась,

а стадия развития постепенно возрастала, достигая свободно плавающих ювенильных офиуроид. Такая картина распределения численности и возрастного состава свидетельствует о важной роли течений в транспорте личинок и их расселения.

МАКРОЗООПЛАНКТОН

Рачковый макрозоопланктон

Среди рачкового зоопланктона эуфаузииды и амфиподы занимают второе место после копепод по численности и биомассе в пелагиали Баренцева моря. Они играют важную роль в экосистеме, являясь основной пищей многих видов рыб (трески, мойвы, сельди и молоди других видов рыб), морских млекопитающих и птиц, обеспечивая перенос энергии между различными трофическими уровнями [Lydersen et al., 1989; Orlova et al., 2013; Bogstad et al., 2015; Dalpadado et al., 2002].

Эуфаузииды

В Баренцевом море обычно встречаются четыре вида эуфаузиид: *Thysanoessa inermis*, *T. raschii*, *T. longicaudata* и *Meganycitiphanes norvegica*. *T. inermis* и *T. longicaudata* доминируют в центральном и западном районах моря, тогда как *T. raschii* обычно населяет прибрежные воды его восточной части [Dalpadado, Skjoldal, 1991; Дробышева, 1994]. Самый крупный вид – *M. norvegica* – принадлежит к бореальным формам, которые приносятся Атлантическим течением в западную часть Баренцева моря из Норвежского моря; вид встречается редко и в малых количествах [Дробышева, 1994; Dalpadado et al., 2008; Zhukova et al., 2009]. Эуфаузииды в основном обитают в Атлантической воде и в очень малой степени проникают в Арктическую воду в северной части моря. *Thysanoessa inermis* и *T. raschii* достигают размера 35 мм, *T. longicaudata* – 20 мм, а *M. norvegica* – 45 мм [Дробышева, 1994; Dalpadado, Skjoldal, 1996]. Эуфаузииды рода *Thysanoessa* питаются преимущественно фитопланктоном, а *Meganycitiphanes norvegica* – хищник, питающийся мезозоопланктоном [Falk-Petersen et al., 2000; Dalpadado et al., 2008].

Согласно [Dalpadado, Skjoldal, 1996] продолжительность жизни *Thysanoessa inermis* составляет 3–4 года, а *T. longicaudata* может жить до двух лет. Рост происходит с весны до осени и, по-видимому, прекращается зимой. Половое созревание и откладка яиц начинается в двухлетнем возрасте у *T. inermis* и в однолетнем у *T. longicaudata*. В экспериментах размер кладки *T. inermis* составляет 30–110 яиц на самку [Dalpadado, Skjoldal, 1991]. Основная продукция яиц происходит в мае–июне, совпадая с периодом цветения фитопланктона.

Данные по распределению науплиусов и личиночных стадий эуфаузиид *Thysanoessa* spp. в центральной части моря подтверждают это наблюдение. В Атлантической воде максимальная численность науплиусов была отмечена в мае (до 26400 экз/м²), а максимальная численность калиптоисов и фурцилий (до 9700 экз/м²) – в июле. В это же время в Арктической воде численность личинок не превышала 40 экз/м² (Е.А. Арашкевич, А.Ф. Пастернак, неопубликованные данные).

Количественная оценка обилия эуфаузиид по сборам зоопланктонными сетями и пелагическими тралами затруднена из-за их промежуточного размера между макрозоопланктоном и микронектоном. Эуфаузииды – хорошие пловцы и могут активно избегать планктонную сеть [Skjoldal et al., 2013]. Исследования в Баренцевом море показали, что в планктонных сетях меньше крупных эуфаузиид, а в пелагических тралах – меньше мелких [Орлова и др., 2008]. Эуфаузииды могут образовывать большие, но редко встречаемые пятна повышенной концентрации [Зеликман и др., 1978; Eriksen et al., 2016], которые имеют низкую вероятность отбора планктонными сетями. В то же время эуфаузииды слишком малы, чтобы их можно было собирать традиционными тралами, предназначенными для ловли пелагических видов рыб, что приводит к недооценке их численности.

Основной причиной межгодовых и пространственных изменений обилия эуфаузиид считается пресс хищников и колебания температурного режима [Skjoldal et al., 1992; Dalpadado, Skjoldal, 1996; Eriksen, Dalpadado, 2011].

Анализ данных по распределению *Thysanoessa inermis* и *T. longicaudata*, собранных сетью MOCNESS, показал высокие межгодовые изменения численности и биомассы обоих видов в западных и центральных районах моря в 1984–1992 гг. (рис. 8.2.7) [Dalpadado, Skjoldal, 1996]. Увеличение численности и биомассы эуфаузиид в 1987–1989 гг. совпало по времени с резким уменьшением биомассы мойвы (от 2.6 млн т в 1983 г. до 0.02 млн т в 1987 г.). Уменьшение запасов мойвы ослабило пресс хищников и привело к увеличению обилия эуфаузиид. Последующее уменьшение численности эуфаузиид в начале 1990-х годов было следствием быстрого восстановления биомассы мойвы и возросшим прессом хищников [Dalpadado, Skjoldal, 1996]. По мнению авторов, это указывает на то, что популяция эуфаузиид контролируется планктоядными рыбами.

Однако многолетние данные, полученные с использованием пелагических тралов в 1980–2009 гг. на более обширной акватории моря, выявили другие тренды изменчивости биомассы эуфаузиид [Eriksen, Dalpadado, 2011] (рис. 8.2.8).

Обратная связь между биомассой эуфаузиид и мойвы наблюдалась только для периода 1980–1998 гг., а затем была нарушена из-за повышения температуры, которое привело к увеличению популяции эуфаузиид [Eriksen, Dalpadado, 2011]. Начиная с 1999 г. биомасса эуфаузиид постоянно возрастала, несмотря на сильный пресс хищников (планктоядных рыб). Положительная линейная зависимость между среднегодовой температурой и биомассой рачков указывает на то, что потепление моря имеет положительное воздействие на популяцию эуфаузиид [Eriksen, Dalpadado, 2011] (рис. 8.2.9).

Регулярный мониторинг количества макрозоопланктона в Баренцевом море осуществляется ПИНРО с 1952 г. по настоящее время. Оценка численности эуфаузиид проводится ежегодно в осенне-зимний период на основании сборов сетью, прикрепленной к донному тралу. Поскольку зимой эуфаузииды концентрируются в придонном слое, полученные данные интерпретируются как показатель их обилия и используются для оценки межгодовой динамики численности в различных районах Баренцева моря [Дробышева, 1994; Orlova et al., 2009]. Пример таких данных для *Thysanoessa* spp. в 2007–2012 гг. приведен на рис. 8.2.10. В центральных и восточных частях моря среднегодулетние индексы численности (даже без учета данных 2009 г.) почти в два раза выше, чем в других районах (1500–1600 и 700–900 экз/1000 м³ соответственно), хотя эти различия статистически недостоверны (ANOVA, $F = 1.96$, $p = 0.13$). Межгодовые изменения средних значений индекса числен-

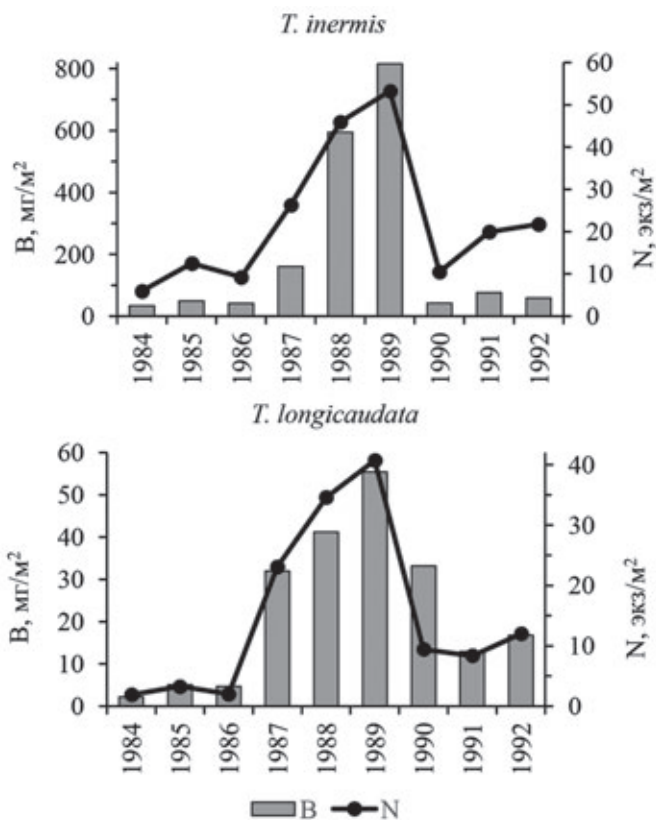


Рис. 8.2.7. Межгодовые изменения биомассы (B, мг сух. веса/м²) и численности (N, экз/м²) эуфаузиид *Thysanoessa inermis* и *T. longicaudata* в Атлантической воде Баренцева моря в 1984–1992 гг. Сборы планктонной сетью MOCNESS. По данным [Dalpadado, Skjoldal, 1996]

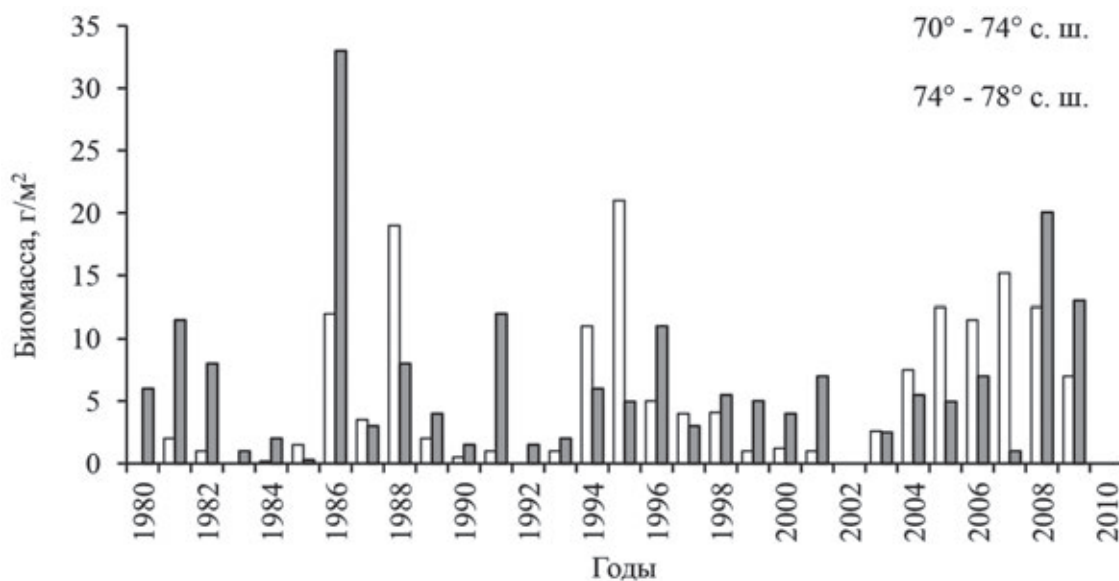


Рис. 8.2.8. Межгодовые изменения биомассы эуфаузиид (г сыр. веса/м²) по траловым сборам в верхнем 60-метровом слое в районах севернее и южнее 74° с. ш. в осенний период 1980–2009 гг. По данным [Eriksen, Dalpadado, 2011]

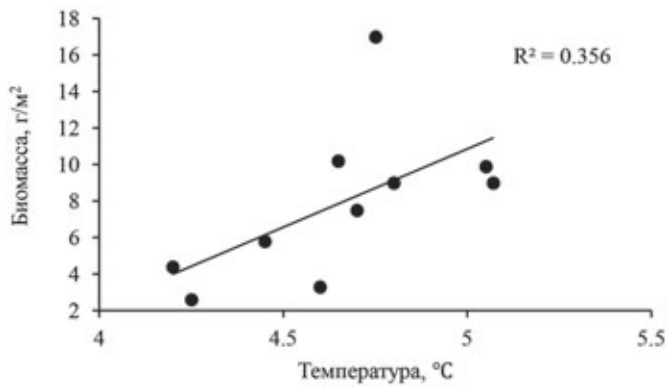


Рис. 8.2.9. Зависимость биомассы эуфаузиид в верхнем 60-метровом слое в ночное время суток (г сыр. веса/м²) от среднегодовой температуры в осенний период 1999–2009 гг. Температура приведена для разреза по Кольскому меридиану (33.5° в. д.) по данным ПИНРО [Eriksen, Dalpadado, 2011]

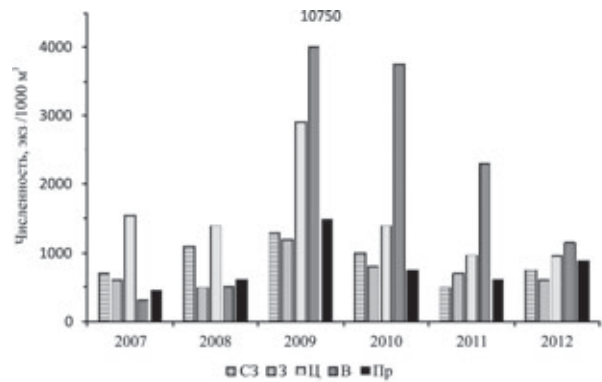


Рис. 8.2.10. Межгодовые изменения индекса численности эуфаузиид *Thysanoessa* spp. в придонном слое в различных районах Баренцева моря в осенне-зимний сезон 2007–2012 гг.

СЗ – северо-запад, З – запад, Ц – центр, В – восток, Пр – побережье. По данным [Orlova et al., 2009; Knutsen et al., 2013; Dolgov et al., 2016]

ности для всего моря также недостоверны (ANOVA, $F = 1.48$, $p = 0.23$), но для всех районов моря заметна тенденция к сокращению численности в 2010–2012 гг. по сравнению с 2009 г., когда она была максимальной.

В работе [Eriksen et al., 2016] были рассмотрены три массива данных многолетних мониторингов эуфаузиид в Баренцевом море, примеры которых приведены на рис. 8.2.7, 8.2.8, 8.2.10, и определены вероятные источники ошибок, связанных с отбором проб. Средняя биомасса эуфаузиид, отобранных сетью MOCNESS, составляла 2 г сыр. массы/м², что является недооценкой из-за избегания крупных особей. Средняя биомасса, полученная с помощью пелагического трала в верхних 60 м воды ночью во время осенней съемки, составила 10 г сырой массы под м². Планктонная сетка, прикрепленная на донном трале и собиравшая эуфаузиид у дна в зимнее время, дала значения 0.1–0.2 г сыр. веса/м³, аналогично значениям, найденным в верхнем слое осенью. Средняя концентрация эуфаузиид по данным пелагического трала возрастала с 2000 по 2011 год, а по данным придонных ловов – снижалась с 2000–2007 до 2011 г. [Eriksen et al., 2016] (смотри также рис. 8.2.8 и 8.2.10).

Оценка общего запаса эуфаузиид в южных и центральных районах моря, проведенная на основании сетных ловов, дала значения биомассы 2 млн т на площади 1 млн км², а на основании сборов пелагическим тралом – 10 млн т на площади 1 млн км² [Eriksen et al., 2016].

Амфиподы

Амфиподы – важный компонент зоопланктонного сообщества в северных и Арктических водах Баренцева моря [Богоров, 1940; Dalpadado et al.,

2001]. Виды гипериид рода *Themisto* абсолютно доминируют среди других амфипод. Из трех обычно встречаемых в Баренцевом море амфипод *Themisto abyssorum* и *T. compressa* по происхождению бореально-субарктические виды, а *T. libellula* – арктический вид. *T. libellula* считается хорошим индикатором присутствия арктических вод [Dunbar, 1957]. Гаммариды *G. wilkitzkii*, *Onisimus* spp. и *Apherusa glacialis* доминируют в сообществе ледовой макрофауны [Hop et al., 2000] и при таянии льда могут некоторое время существовать в планктоне.

Продолжительность жизни атлантического вида *T. abyssorum* составляет один год в южной части моря и два года в северных районах. Максимальная длина вида – 18 мм. Арктический вид *T. libellula* живет 2–3 года, достигая длины 31 см [Koszteyn et al., 1995].

Виды р. *Themisto* – живородящие организмы, вынашивающие свое потомство в специальной полости тела – марзупии и выпускающие в воду личинок длиной 2–3 мм. Вымет личинок у *T. abyssorum* происходит в мае–июне, что совпадает с массовым развитием молоди копепоид, основного корма этих амфипод [Dalpadado et al., 2008].

Численность трех массовых видов амфипод в различных районах Баренцева моря по осредненным многолетним (1984–1996 гг.) данным [Dalpadado et al., 2001] представлена на рис. 8.2.11. *Themisto abyssorum* доминировал в атлантической воде (24 экз/м²), а *T. libellula* – в арктической (17 экз/м²). *T. compressa* встречался редко и только в атлантической воде. Максимум общей численности амфипод наблюдался в области Полярного фронта (28 экз/м²). Межгодовые колебания численности амфипод во всем исследованном районе достигали порядка величин, в среднем

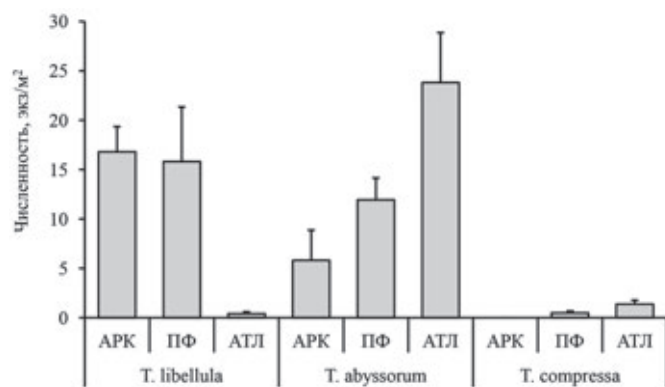


Рис. 8.2.11. Средняя численность (\pm SD) амфипод в период 1984–1996 гг. в арктической (АРК) и атлантической (АТЛ) воде, а также в области Полярного фронта (ПФ) [Dalpadado et al., 2001]

составляя 60 ± 38 экз/м². По-видимому, два основных фактора – пресс хищников и адвекция атлантической воды – оказывают влияние на направление и амплитуду этих колебаний [Dalpadado et al., 2001].

Желетельный макрозоопланктон

Медузы, гребневники, сифонофоры

Эта группа организмов состоит из представителей различных классов и даже типов. Их объединяют две особенности: высокое содержание воды в теле и высокая активность питания. Все они принадлежат к универсальным планктонным хищникам, и при массовом развитии способны оказывать существенное влияние на структуру пелагического сообщества [Sullivan, Reeve, 1982; Greene et al., 1986; Vamstedt et al., 1998]. Основной пищей этих животных являются более мелкие зоопланктеры (копеподы, кладоцеры, хетогнаты, личинки донных животных и др.) [Madin, 1988]. Они могут негативно влиять на сообщество рыб, используя в качестве пищи икру и личинок, а также конкурируя за пищевые объекты [Purcell, 1985].

В Баренцевом море встречается 36 видов медуз, 4 вида гребневников и три вида сифонофор [Zelickman, 1972]. Из наиболее массовых макрозоопланктонных видов медуз четыре вида (*Sarsia tubulosa*, *Tiaropsis multicirrata*, *Aglantha digitale*, *Aeginopsis laurentii*) относятся к гидроидным медузам (размер купола до 20–40 мм), два вида (*Aurelia aurita* и *Syanea cappilata*) – к сцифоидным медузам (размер купола – до 40–60 мм). Три других массовых вида гидроидных медуз (*Rathkea octopunctata*, *Obelia longissimi* и *O. geniculate*) имеют размеры менее 4–6 мм, и причисляются к мезозоопланктону. Массовым видом сифонофор в Баренцевом море считается *Dimophyes arctica*. Гребневники представлены четырьмя видами – *Pleurobrachia pileus*, *Beroe*

cicumis, *Bolinopsis infundibulum* и *Mertensia ovum*, все из которых в настоящее время встречаются в значительных количествах.

Адекватная оценка численности желетелого макрозоопланктона представляет определенную трудность. Обычные планктонные сети облавливают слишком малый объем воды и собирают статистически недостоверное число макропланктонных организмов, а буксируемые пелагические тралы разрушают их хрупкие тела, а кроме того, не долавливают мелкие экземпляры. Помимо этого, многие гребневники разрушаются при фиксации проб формалином. Тем не менее, в последние три десятилетия были проведены оценки численности и биомассы некоторых массовых видов [Swanberg, Vamstedt, 1991; Søreide et al., 2003; Eriksen et al., 2012] с использованием больших макрозоопланктонных сетей и специализированных пелагических тралов.

Для всей группы желетелого зоопланктона характерна высокая вариабельность их численности. Межгодовая изменчивость может быть связана с колебаниями регионального климата [Zelickman, 1972], наличием пищевых ресурсов [Eriksen et al., 2012], а в случае гребневников – с массовым развитием *Beroe cucumtis* [Swanberg, Vamstedt, 1991], их облигатного хищника [Камшилов, 1960].

Значительные колебания показателей численности желетелых организмов в Баренцевом море могут служить предупреждающим сигналом в отношении климатических изменений [Zelickman, 1972]. В таблице 8.2.2 приведены данные о частоте встречаемости некоторых массовых видов желетелых в годы с различным гидрофизическим режимом в южной части Баренцева моря. Поскольку в очень теплый 1960 г. популяции холоднолюбивых видов увеличились в той же степени, что и теплолюбивых форм, Е.А. Зеликман сделала вывод о непрямом воздействии температурных условий на этих животных через улучшение пищевых условий [Zelickman, 1972].

Существует гипотеза, что значительные вариации обилия желетелого зоопланктона, отмечаемые в различных частях Мирового океана, связаны с изменением глобального климата [Mills, 2001; Purcell, 2005].

Медузы

Многолетние данные, собранные на сетке станций, покрывающих всю акваторию Баренцева моря, позволили оценить биомассу сцифоидных медуз *Aurelia aurita* и *Syanea cappilata* в слое 0–60 м для 1980–2010 гг. (рис. 8.2.12) [Eriksen et al., 2012].

Средняя биомасса медуз (в единицах сырого веса) была низкой в 1980-е годы (0.33 ± 0.23 г/м²), незначительно увеличилась в 1990-е гг. (0.47 ± 0.39 г/м²) и возросла в 2000-е годы до 1.61 ± 1.11 г/м². Макси-

Таблица 8.2.2. Встречаемость (%) некоторых массовых видов желетелых организмов в годы с различным температурным режимом [Zelickman, 1972]

Вид	Год и температурный режим		
	1958 (холодный)	1959 (умеренно теплый)	1960 (очень теплый)
<i>Aglantha digitale</i>	17.4	25.1	39.4
<i>Aeginopsis laurentii</i>	0	1.7	23.4
<i>Physophora hydrostatica</i>	0.4	8.0	11.4
<i>Dimophyes arctica</i>	0.4	14.6	54.2
Число станций	241	474	236

мальные значения были отмечены в 2001–2003 гг. с последующим уменьшением в 2009–2010 гг. до уровня 1980-х гг. Хотя наблюдается заметный тренд к увеличению биомассы медуз с потеплением климата, температура, по-видимому, не является единственным регулятором их обилия. Доступность кормовых объектов и степень напряженности конкурентных взаимоотношений могут вносить свой вклад в регуляцию численности этих организмов. Среднеголетняя биомасса медуз равнялась 0.78 ± 0.87 г сыр. веса/м² [Eriksen et al., 2012]. Принимая процентное содержание воды в теле медуз равным 98%, средняя биомасса в единицах сухого веса будет равна 15.6 мг/м², варьируя от 0.4 до 82 мг/м².

Распределение биомассы гидроидных медуз (главным образом, *Aglantha digitale* и *Aeginopsis laurentii*) на разрезе через центральную часть моря до кромки льда было исследовано в разные сезоны 1998–1999 гг. (рис. 8.2.13).

Во все сезоны высокая биомасса медуз была приурочена к району Центральной банки. В Атлантической и смешанной воде ее среднее значение возрастало с сезоном (17.0, 21.4 и 38.9 мг сух. веса/м² в марте,

мае и июле соответственно), хотя различия были недостоверны (ANOVA, $F = 1.21$, $p = 0.34$). Тенденция к увеличению биомассы желетелого зоопланктона от весны к осени была отмечена также [Зеликман, Камшилов, 1960] на основании анализа многолетних наблюдений.

В июле 1989 г. резко возросла численность медуз за счет массового развития ювенильных и молодых особей (средний размер купола 2.0 ± 0.6 мм), в то время как в марте и мае средний размер составлял 16.4 ± 4.7 и 11.2 ± 1.9 мм соответственно.

Сифонофоры, главным образом *Dimophyes arctica*, в северных районах Баренцева моря встречаются в пробах почти в два раза реже, чем гидроидные медузы такого же размера [Søreide et al., 2003], и количественные данные по их распределению чрезвычайно скудны. По данным [Søreide et al., 2003] в мае 1999 г. (весна) и марте 2000 г. (поздняя зима) их средняя численность была равна 3.6 ± 2.5 экз/м², а максимальные значения достигали 34 экз/м². Известно также, что в южной части моря их встречаемость увеличивается на два порядка в теплые годы по сравнению с холодными [Zelickman, 1972].

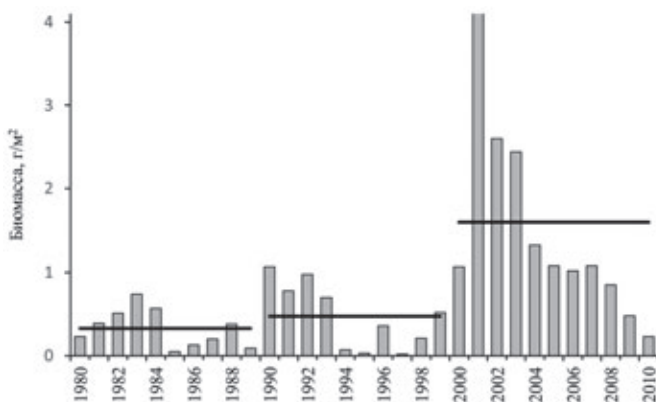


Рис. 8.2.12. Межгодовые изменения биомассы (г сыр. веса/м²) сифоидных медуз *Aurelia aurita* и *Cyanea capillata* в Баренцевом море. По данным [Eriksen et al., 2012]

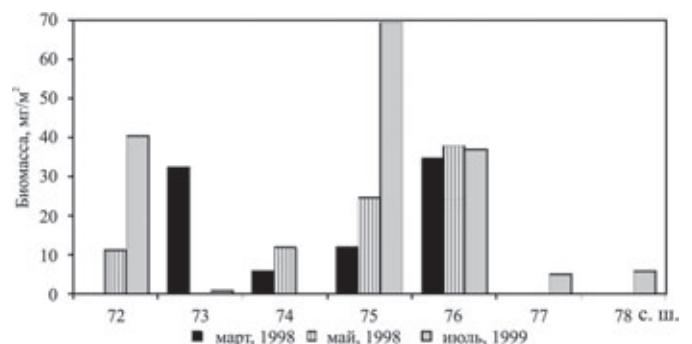


Рис. 8.2.13. Распределение биомассы (мг сух. веса/м²) гидроидных медуз на разрезе через центральную часть моря зимой (март), весной (май) и летом (июль) 1998–1999 гг. По данным [Arashkevich et al., 2002]

Гребневики

Количественная оценка распределения гребневиков представляет определенные трудности, связанные как с необходимостью облова больших объемов воды из-за их малочисленности, так и с разрушением их хрупких тел при фиксации. Для адекватного определения численности и биомассы гребневиков необходимо вынимать их, считать и измерять сразу после взятия сетных проб до фиксации формалином. Такой подход был использован в работе [Swanberg, Båmstedt, 1991] для оценки распределения двух видов гребневиков (*Mertensia ovum* и *Beroe cucumis*) в западной и центральной частях Баренцева моря весной–летом 1987–1988 гг. Среди других гребневиков *Mertensia* и *Beroe* наиболее обильны в Баренцевом море, причем численность *Mertensia* заметно увеличилась в последние десятилетия XX века. Так в 1950-е годы этот вид был отмечен как редкий [Zelickman, 1972]. Впервые его массовое развитие было зарегистрировано в 1985 г. [Skjoldal et al., 1987]. В 1987–1988 гг. средняя численность этого вида в центральных и северных районах составляла 1–2 экз/м² (0.2–0.5 г сухого веса/м²) [Swanberg, Båmstedt, 1991]. Примерно такая же численность (1±0.4 экз/м²) наблюдалась у кромки льда зимой–весной 1999–2000 гг. [Søreide et al., 2003].

Для пространственного распределения гребневиков характерна чрезвычайная пятнистость. Значения их численности меняются на порядок величин (и больше) на соседних станциях [Swanberg, Båmstedt, 1991]. Эти авторы отметили, что распределение численности и биомассы *Beroe*, облигатного хищника других гребневиков [Камшилов, 1960], обратно пропорционально численности *Mertensia* и предположили, что это результат выедания хищником популяции его жертв. Однако могут быть и другие объяснения, например, предпочтение разными видами определенных температурных условий.

Потенциальное воздействие *Mertensia* на популяцию зоопланктона было оценено в среднем как 0.7% биомассы копепод в сутки [Swanberg, Båmstedt, 1991]. Это значение кажется небольшим, но учитывая, что этот вид лишь один из многих желетельных хищников, каждый из которых выедает свою небольшую порцию жертв, сумма этих порций может оказаться вполне значимой.

РОЛЬ ЗООПЛАНКТОНА В ТРАНСФОРМАЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА

Зоопланктон играет ключевую роль в трансформации и потоке вещества и энергии от водорослей к рыбам и морским млекопитающим, определяя высокий уровень продуктивности Баренцева моря. Ор-

ганические соединения, продуцируемые в процессе фотосинтеза, быстро конвертируются в специализированные липидные вещества растительным зоопланктоном [Falk-Petersen et al., 2000]. Органическая энергия, создаваемая во время весеннего цветения фитопланктона, передается в виде высококалорийных жирных кислот от фитопланктона к самым верхним трофическим уровням через зоопланктон в течение одного сезона (рис. 8.2.14) [Falk-Petersen et al., 1990].

Роль зоопланктона в выедании биомассы фитопланктона

Судьба фитопланктонного цветения определяется степенью его выедания планктонными фитофагами. Если съеденный фитопланктон дает начало потоку энергии по трофической цепи пелагиали, то неиспользованный фитопланктон или оседает на дно, обеспечивая пищей бентосных животных, или разрушается и реминерализуется в верхних слоях моря. Величина потребления фитопланктона зоопланктоном зависит от многих факторов, основные из которых – интенсивность питания фитофагов, которая в свою очередь зависит от концентрации фитопланктона, и численность фитофагов.

Величина суммарного потребления фитопланктона зоопланктоном изменяется по мере развития и затухания весеннего цветения. По данным [Pasternak et al., 2008] в северной части Баренцева моря в мае–июле 2003–2005 гг. до начала цветения потребление углерода зоопланктоном составило 176 мг С/м²×сут. На начальной фазе цветения потребление возросло до 528 мг С/м², а на пике цветения и на его поздней стадии достигло 930 и 1230 мг С/м² соответственно.

Степень (процент) выедания биомассы фитопланктона в Баренцевом море изменяется на разных стадиях развития фитопланктонного цветения (рис. 8.2.15).

При низкой концентрации фитопланктона в периоды до и после цветения суточное потребление фитопланктона составляло значительную долю (23 и 32% от общей биомассы фитопланктона соответственно). По мере развития цветения доля потребляемой биомассы фитопланктона за сутки снижалась от 10% в начале цветения до 4% в его пике. Во время максимального развития цветения выедание лишь небольшой доли фитопланктона приводит к массивному оседанию неиспользованной биомассы водорослей, составляющей основу вертикального потока углерода в этот период.

Вклад мелких фитофагов в выедание фитопланктона колебался в пределах 17–34% от общего потребления. Эти колебания были обусловлены как отно-

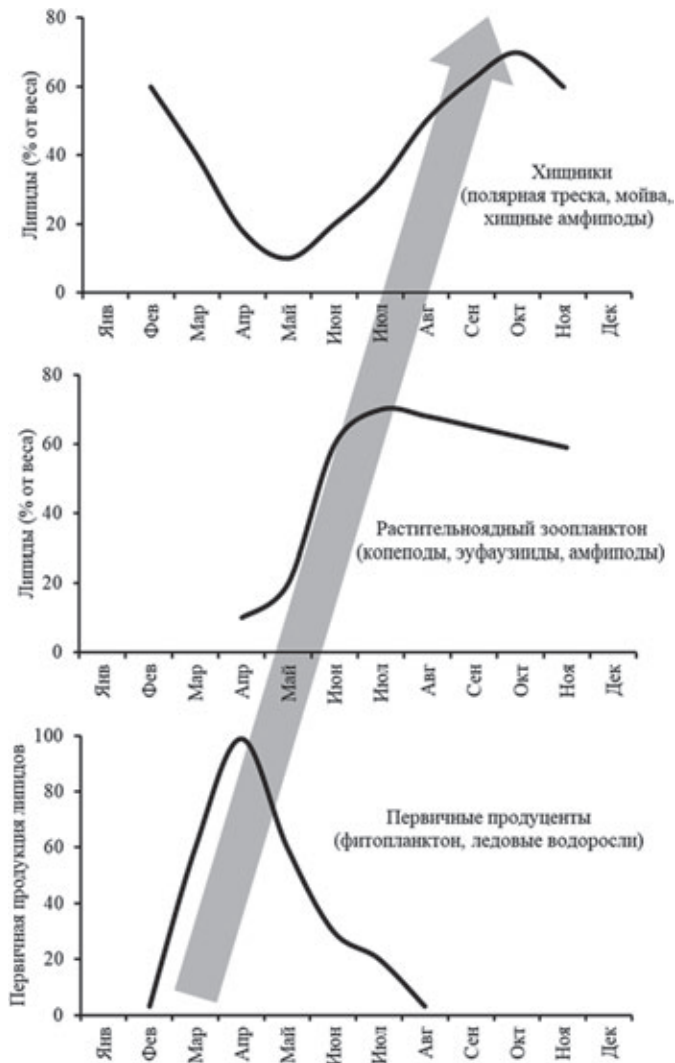


Рис. 8.2.14. Поток энергии через арктическую трофическую цепь от первичных продуцентов через растительноядный зоопланктон к хищникам [Falk-Petesen et al., 1990]

сительной численностью мелких зоопланктеров, так и различным размерным составом фитопланктона. До начала цветения относительно низкая численность мелких фитофагов [Pasternak et al., 2008], по-видимому, обусловила их небольшой вклад в выедание биомассы водорослей. В период пика цветения в фитопланктоне абсолютно доминировали крупные клетки (>10 мкм), составляя до 90% биомассы [Nodal, Kristiansen, 2008]. Можно предположить, что мелкие фитофаги не могут достаточно эффективно потреблять крупные клетки водорослей, что и привело к сокращению их вклада в общее потребление фитопланктона. Поскольку мелкие зоопланктеры продуцируют маленькие медленно тонущие фекальные пеллеты, скорость вертикального потока, помимо прочих факторов, может зависеть от размерного состава фито- и зоопланктона.

Роль зоопланктона в формировании вертикального потока органического вещества

В то время как величина вертикального потока органического вещества в океане изначально зависит от первичной продукции, зоопланктон играет важную роль в формировании этого потока [Bathmann et al., 1987; Wassmann, 1998]. Зоопланктон может редуцировать поток органики посредством выедания фитопланктона, но может также ускорять его, продуцируя большие быстро тонущие фекальные пеллеты. Относительный вклад фекальных пеллет (ФП) в вертикальный поток чрезвычайно изменчив и зависит от множества взаимодействующих факторов. Они включают вариабельность величины продукции, количества зоопланктона, его размерного и видового состава, а также трофических взаимосвязей между различными компонентами сообщества на разных временных и пространственных шкалах. Другие факторы включают различия в скорости продуцирования фекальных пеллет и скорости их оседания [Turner, 2002].

Копрофагия (поедание ФП) и, в гораздо большей степени, копрорексия (разрушение целостности и фрагментация ФП), документированная для многих зоопланктонных видов, могут сокращать вертикальный поток фекальных частиц через толщу воды. Копрорексия превращает пеллеты в более мелкие медленно тонущие частицы, легче поддающиеся деградации бактериями и протозоопланктоном [Lampit et al., 1990; Poulsen, Kiørboe, 2005; Iversen, Poulsen, 2007].

Существенную часть вертикального потока органического вещества могут составлять оседающие трупы планктонных животных. В осенне-зимний период в арктических морях их вклад может достигать 70–80% общего потока углерода [Sampei et al., 2009; Дриц и др., 2017].

В Баренцевом море вклад фекальных пеллет в общий поток органического вещества может достигать 40–42% и составлять до 150 мг С/м² сут [Olli et al., 2002; Wexels Riser et al., 2002].

Изменение с глубиной процентного содержания углерода, заключенного в фекальные пеллеты (ФПУ), в общем потоке взвешенного органического углерода (ВОУ) было детально исследовано в центральных и северных районах Баренцева моря в период цветения фитопланктона в июле 2003, 2004 гг. и мае 2005 г. [Wexels Riser et al., 2008]. На большинстве станций ФПУ/ВОУ было относительно низким в поверхностном слое и возрастало с глубиной (рис. 8.2.16): на 20–30 м оно составляло около 13%, увеличиваясь до 17% на 40–60 м. На глубинах >60 м вклад ФПУ в общий поток ВОУ сильно варьировал между станци-

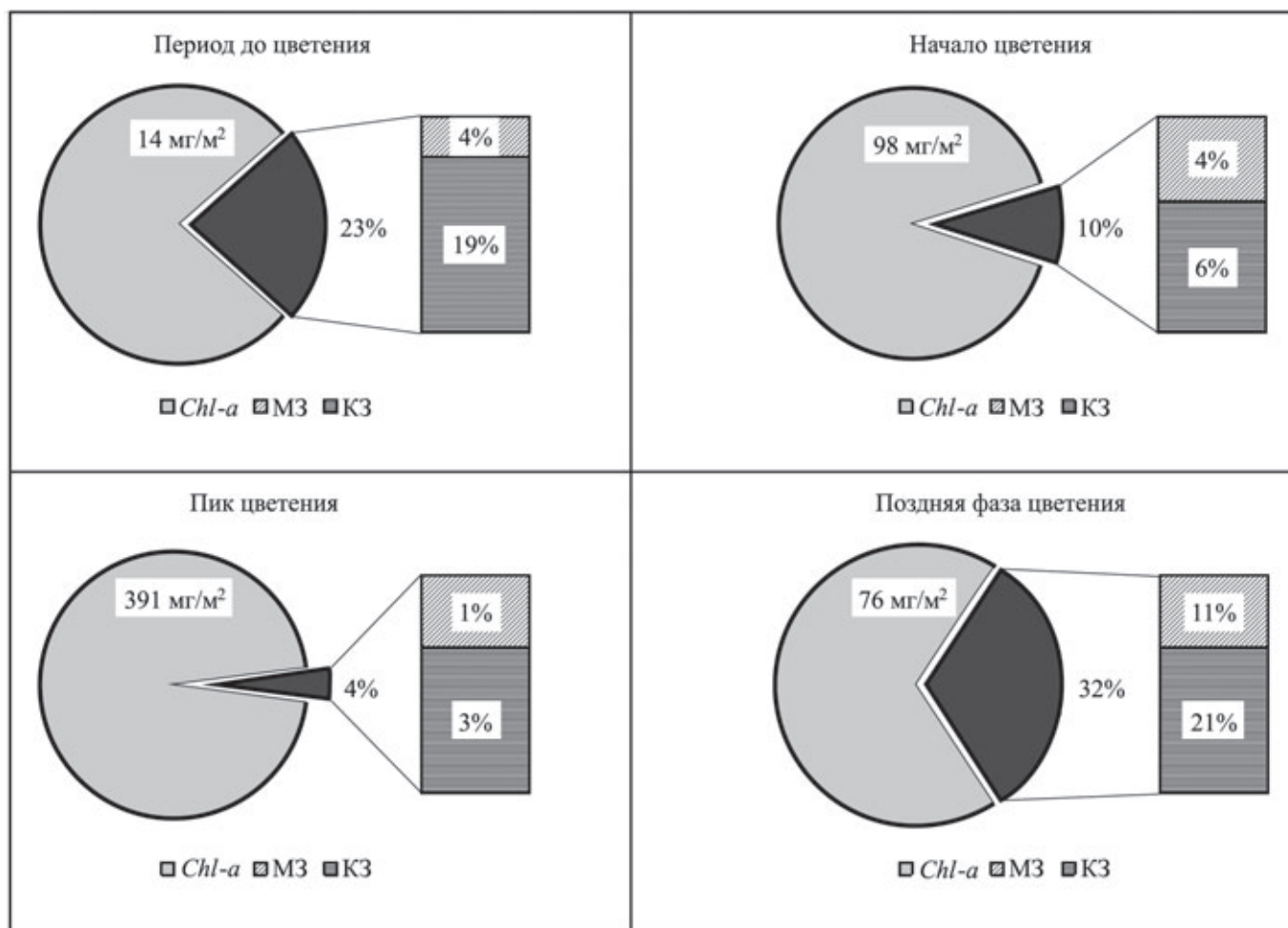


Рис. 8.2.15. Выделение биомассы фитопланктона (%) мелким (МЗ) (размер тела <500 мкм) и крупным (КЗ) растительноядным зоопланктоном на различных стадиях весеннего цветения в северной части Баренцева моря по данным [Pasternak et al., 2008].

Биомасса фитопланктона представлена как средняя концентрация хлорофилла-а в верхнем 100-метровом слое (мг Chl-a/м²), рассчитанная по данным [Hodal, Kristiansen, 2008]

ями, в среднем составляя 27% с максимальным значением 46% [Wexels Riser et al., 2008].

Продукция фекальных пеллет у растительноядных зоопланктеров зависит от интенсивности питания, которая, в свою очередь, зависит от концентрации съедобного фитопланктона [Арашкевич, Дриц, 1984; Pasternak et al., 2002; Wexels Riser et al., 2007].

В инкубационных экспериментах с использованием натуральной морской воды на станциях, различающихся стадией цветения фитопланктона в Баренцевом море, для копепод *Calanus* spp. была получена значительная положительная корреляция между концентрацией хлорофилла и продукцией фекальных пеллет (ФП) в единицах углерода ($r^2 = 0.83$) (рис. 8.2.17,а). Относительно меньшая корреляция ($r^2 = 0.62$) была получена для числа выделяемых ФП (рис. 8.2.17,б). Это предполагает, что увеличение концентрации хлорофилла как по-

казателя количества автотрофного фитопланктона приводит к выделению более крупных ФП в большей степени, чем к увеличению числа ФП [Wexels Riser et al., 2008].

В составе вертикального потока ФП различают три основные группы: цилиндрические ФП, продуцируемые копеподами; нитевидные ФП, продуцируемые эуфаузидами; и эллипсоидные ФП, продуцируемые аппендикуляриями. Состав и количество осаждаемого пеллетного материала в Баренцевом море были подробно исследованы в работе [Wexels Riser et al., 2002] на фиксированном разрезе через центральную и северную части моря в марте и мае 1998 г. и июле 1999 г. (рис. 8.2.18).

ФП копепод доминировали практически повсеместно, составляя до 95% общей массы. Второй по значению группой были пеллеты эуфаузиид, в то время как ФП аппендикулярий вносили заметный вклад

в общую массу ФП только на некоторых станциях. Биомасса ФП была очень низкой в марте (0.1 мг С/м^3), отражая как отсутствие растительной пищи, так и наличие большинства фитофагов в зимней диапаузе. В мае концентрация ФП существенно возросла; максимальное значение (4.8 мг С/м^3) было найдено в арктической воде, где в это время наблюдался пик цветения фитопланктона, а в зоопланктоне преобладали крупные фитофаги. В июле максимальная биомасса ФП была найдена в районе Полярного фронта (до 9 мг С/м^3), обусловленная высокой концентрацией растительных зоопланктеров – копепоид и эуфаузиид. Таким образом, количество и состав оседающих ФП существенно меняются в зависимости от сезона и преобладающей водной массы [Wexels Riser et al., 2002].

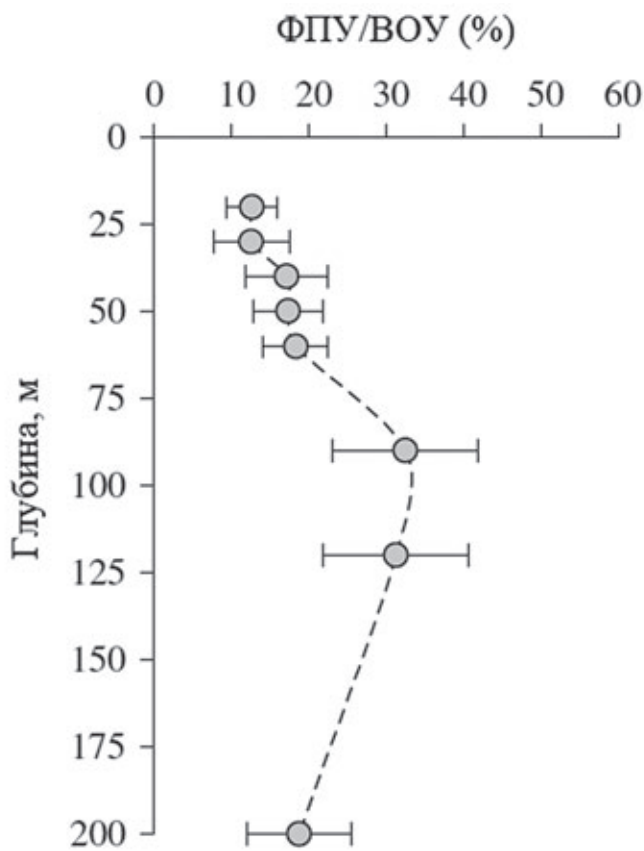


Рис. 8.2.16. Относительное количество углерода, заключенного в фекальные пеллеты зоопланктеров (ФПУ), в общем потоке взвешенного органического углерода (ВОУ) (%) на различных глубинах в центральных и северных районах Баренцева моря.

Средние значения для 12 станций \pm стандартная ошибка [Wexels Riser et al., 2008, fig. 6]

ВЛИЯНИЕ ПОТЕПЛЕНИЯ КЛИМАТА НА ЗООПЛАНКТОННОЕ СООБЩЕСТВО

Потепление климата особенно заметно в Арктике, где скорость увеличения температуры в два–три раза выше, чем средняя скорость глобального потепления [IPCC, 2014].

Влияние температуры на скорость физиологических процессов у ключевых баренцевоморских видов *Calanus finmarchicus* и *C. glacialis* было исследовано экспериментально [Tande, 1988; Пастернак и др., 2013; Alcaraz et al., 2014; Grote et al., 2015]. Реакция на повышение температуры различна у бореального вида *C. finmarchicus* и арктического *C. glacialis*. Если у первого в температурном диапазоне от 0 до 10°C наблюдается увеличение скорости питания [Tande, 1988] и продукции яиц [Пастернак и др., 2013], то

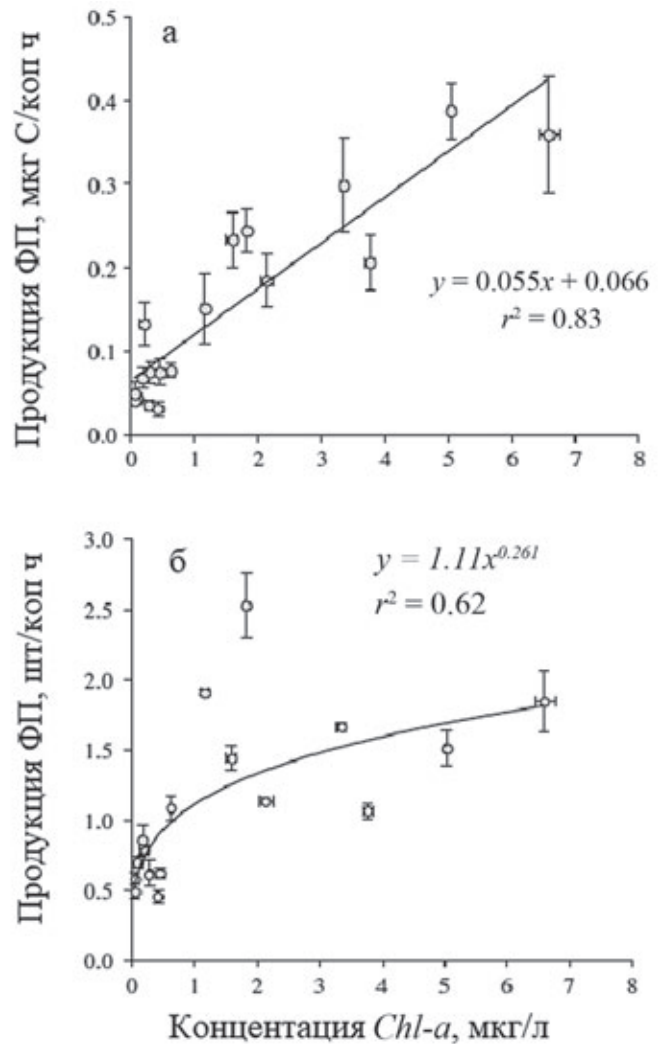


Рис. 8.2.17. Зависимость между концентрацией хлорофилла-а и продукцией фекальных пеллет (ФП) копеподами в единицах углерода (мкг С на копепода в час \pm стандартная ошибка (а) и числом ФП на копепода в час \pm стандартная ошибка (б) [Wexels Riser et al., 2007, fig. 6]

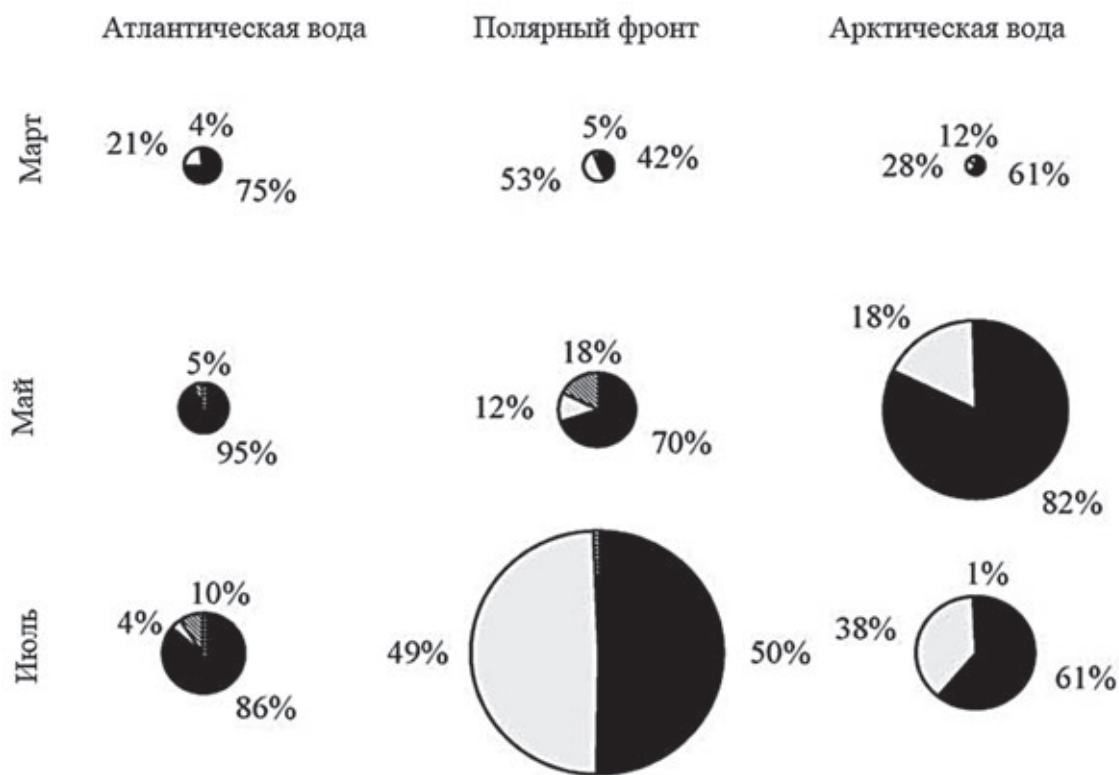


Рис. 8.2.18. Сезонные и пространственные изменения биомассы и состава фекальных пеллет (ФП) в слое 0–100 м [Wexels Riser et al., 2002, fig. 4].

Черный сектор – цилиндрические ФП, серый – нитевидные ФП, заштрихованный – эллипсоидные ФП. Размер круга пропорционален величине биомассы ФП

у второго при возрастании температуры выше 5°C происходит снижение скорости этих физиологических процессов [Пастернак и др., 2013; Grote et al., 2015]. При этом удельная интенсивность дыхания у обоих видов увеличивается по мере роста температуры с одинаковой скоростью [Ikeda et al., 2001]. Дисбаланс между потребленной пищей и тратами на метаболизм у *C. glacialis* может привести к исчезновению вида при существенном потеплении Арктики [Alcaraz et al., 2014].

Если непосредственное влияние температуры на физиологию планктонных организмов можно изучить экспериментально, то для прогноза возможного эффекта повышения температуры на пелагическое сообщество в целом требуются многолетние комплексные исследования. На основании анализа полевых наблюдений и спутниковых данных, полученных в последние десятилетия в Баренцевом море, сделаны следующие выводы: 1) заметное сокращение ледового покрытия приводит к росту первичной продукции; 2) увеличение адвекции атлантической воды вызывает изменение в видовой структуре зоопланктона, продвижение бореальных видов на север и вытеснение арктических видов из экосистемы

[Drinkwater, 2011; Wassmann et al., 2011]. Увеличение пропорции атлантических видов в сообществе, например, эуфаузиид *Meganycitophanes norvegica* [Eriksen et al., 2017], копепод *Calanus finmarchicus* и *Oithona similis* [Gluchowska et al., 2017] позволили авторам поддержать гипотезу «атлантификации» Баренцева моря, выдвинутую [Årthun et al., 2012] на основании увеличения свободной ото льда площади.

Математические модели предсказывают различные сценарии изменения арктической экосистемы в связи с дальнейшим потеплением климата. Например, прогнозируется изменение в фитопланктонном сообществе от доминирования крупных видов диатомовых к преобладанию мелкоклеточных водорослей (кокколитофорид и жгутиковых) и, как следствие, увеличение роли микрозоопланктона в структуре и функционировании экосистемы, то есть замена классической пищевой цепочки «диатомовые – крупные фитофаги» на «микробальную петлю» [Vernet et al., 2017; Olli et al., 2019].

Адвекция атлантической воды в Баренцево море увеличивается в теплые годы и уменьшается в холодные [Ådlandsvik, Loeng, 1991]. Однако количество зоопланктона, принесенного из Норвежского моря на

шельф Баренцева моря, зависит не только от объема, но и от времени адвекции [Skjoldal et al., 1992]. Если основная адвекция атлантической воды происходит в конце осени и зимой, то это не приводит к значительному увеличению зоопланктона в Баренцевом море. Если сильная адвекция происходит весной, после подъема зимующего фонда *Calanus finmarchicus* в Норвежском море, можно ожидать увеличение вносимого на баренцевоморский шельф зоопланктона. Однако эти события сильно модифицированы особенностями локальной циркуляции вод, местными трофическими условиями и/или прессом хищников [Зеликман, Камшилов, 1960; Skjoldal et al., 1987; Sakshaug et al., 1994; Eriksen, Dalpadado, 2011].

Влияние потепления климата на изменение количества зоопланктона, его направление и амплитуду трудно предсказать и интерпретировать, так как оно зависит от трофических условий и экологических взаимодействий. Многолетние данные (1988–2013 гг.) по распределению мезозоопланктона в центрально-западных частях моря, наиболее подверженных влиянию притока атлантической воды, не выявили связи между температурой и биомассой зоопланктона (рис. 8.2.19).

На основании среднегодовых данных по температуре можно выделить два периода: до 2004 г. со средней температурой $5.5 \pm 0.3^\circ\text{C}$, меняющейся в диапазоне $4.9\text{--}5.9^\circ\text{C}$, и после 2004 г. со средней температурой $6.1 \pm 0.3^\circ\text{C}$, меняющейся в диапазоне $5.8\text{--}6.5^\circ\text{C}$. Средние значения биомассы зоопланктона в эти периоды составили 7.1 ± 2.4 и 6.8 ± 1.0 г сух. веса/м² соответственно. Очевидная стабильность биомассы зоопланктона отражает компенсационные и демпинговые механизмы в пелагической экосистеме.

Климат оказывает влияние на все трофические уровни пищевой сети, а также на характер их взаимодействия, что может определять биомассу и продукцию фитопланктона, зоопланктона и рыб (рис. 8.2.20).

Между 1998 и 2009 гг. среднегодовая первичная продукция в Арктическом океане увеличилась на 20%. Тридцать процентов этого роста обусловлено редукцией площади льда в летний сезон, а 70% относится за счет увеличения вегетационного периода [Arrigo, van Dijken, 2011]. Ключевые виды копепоид (*Calanus* spp.) и эуфаузиид (*Thysanoessa* spp.) преимущественно фитофаги. Эти виды, в свою очередь, являются основным источником корма для более высокого трофического уровня хищников в экосистеме Баренцева моря. Можно ожидать, что изменение величины первичной продукции окажет значительное влияние на биомассу и продукцию зоопланктона, а следовательно, и рыб.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Количество и состав зоопланктона в Баренцевом море контролируются несколькими факторами: температурой, адвекцией атлантической воды, пищевыми условиями и прессом хищников. Эти факторы, в свою очередь, находятся во взаимодействии друг с другом и значительно варьируют в зависимости от сезона и региональных условий. Качественная и количественная оценки функционирования и динамики зоопланктона в Баренцевом море остаются важной задачей будущих исследований для понимания процессов, происходящих в экосистеме в целом.

Вызываемые климатом изменения могут привести к перестройке структуры и функционирования зоопланктонного сообщества, однако нелинейная природа изменений экосистемы не позволяет точно предсказать их траекторию. Прогноз событий при дальнейшем потеплении на основе настоящего понимания функционирования экосистемы остается маловероятным.

ВЫВОДЫ

Ключевыми зоопланктонными видами баренцевоморской экосистемы являются копепоиды *Calanus finmarchicus*, *C. glacialis*, *C. hyperboreus* и *Metridia longa*, составляющие до 90% общей биомассы мезозоопланктона. Мелкие копепоиды (*Oithona similis*, *Pseudocalanus* spp и *Microcalanus* spp.) доминируют по численности. Во второй половине лета, когда старшие стадии *Calanus* spp. начинают входить в диапаузу и опускаться на глубину, мелкие копепоиды и науплии могут вносить до 50% общей биомассы зоопланктона в верхнем 100-метровом слое воды.

Распределение *Calanus* spp. может быть использовано в качестве индикатора различных водных масс. *C. finmarchicus* имеет североатлантическое происхождение и является видом-индикатором атлантической воды, а *C. glacialis* – типичный арктический вид.

Вертикальное распределение *Calanus* spp. отражает сезонные изменения продукционного цикла в пелагиали. В период цветения фитопланктона эти виды населяют верхний 100-метровый слой, где размножаются и накапливают липидные вещества для зимовки. Осенью они опускаются в нижние слои воды, где переживают зиму в состоянии диапаузы.

Начало развития двух видов *Calanus* синхронизировано по времени, но разделено по пространству. Две волны новой генерации – первая, образованная популяцией *C. finmarchicus* в южной части моря, вторая – популяцией *C. glacialis* в районе Полярного фронта – стартуют одновременно и развиваются в северном направлении.

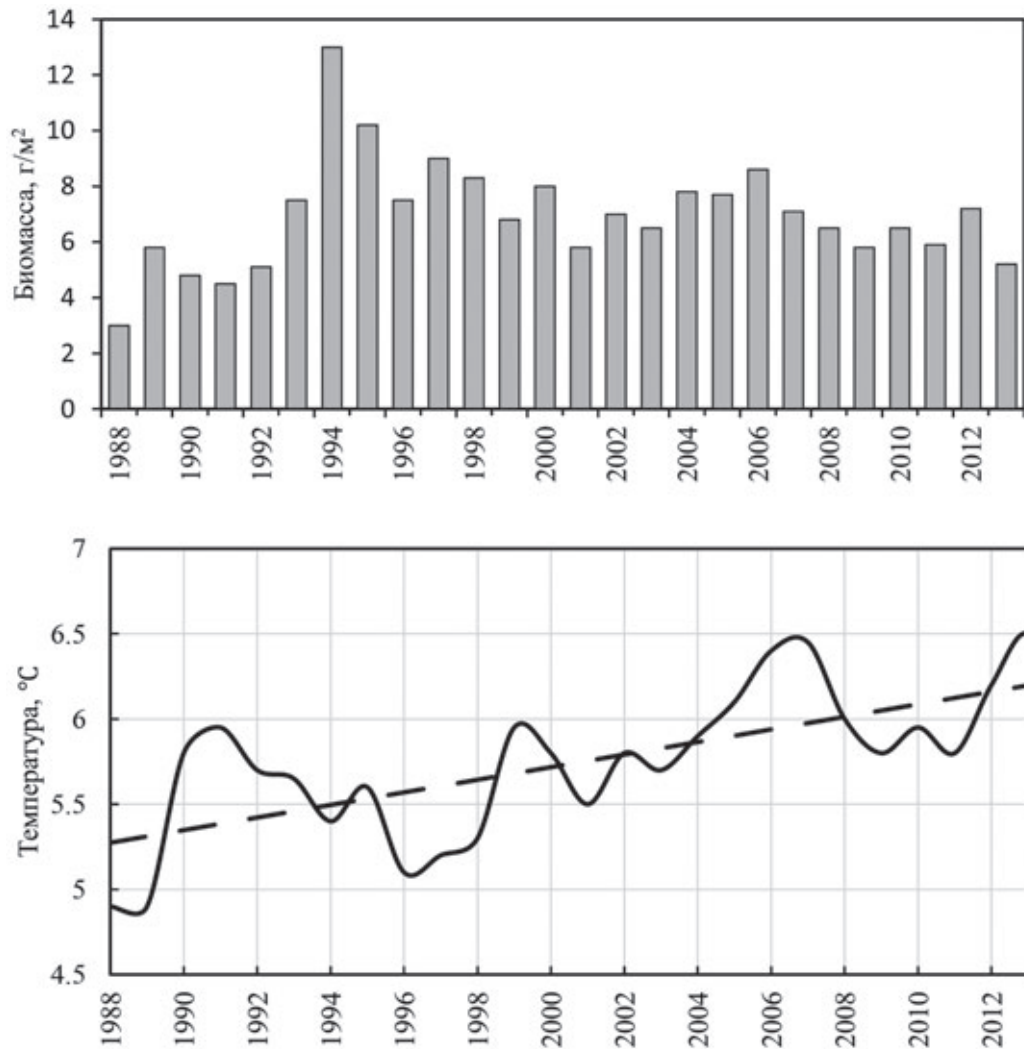


Рис. 8.2.19. Межгодовые изменения биомассы мезозoopланктона (г сух. веса/м²) в центрально-западных районах Баренцева моря по данным [Knutsen et al., 2016] (а) и среднегодовая температура на разрезе между о-вами Фулгёя и Медвежий [Eriksen et al., 2017] (б)



Рис. 8.2.20. Схематическое представление потенциально взаимодействующих процессов в экосистеме [Dalpadado et al., 2014, fig. 2].

Первичные продуценты определяют состояние более высоких трофических уровней – контроль «снизу» ("bottom-up" эффект); хищничество рыб создает каскад биотических воздействий, направленный вниз и отвечающий за состояние экосистемы в целом – контроль «сверху» ("top-down" эффект)

Анализ среднемноголетних данных (1998–2011 гг.) по распределению мезозоопланктона не выявил значительных различий величины биомассы между разными частями моря. Средняя биомасса в прибрежной и юго-западной частях составила 7.24–7.85 г сух. веса/м², в арктической воде – 5.98 г сух. веса/м², а в восточной части – 5.37 г сух. веса/м². Для всего моря средняя биомасса равна 6.71 г сух. веса/м².

Межгодовые колебания биомассы зоопланктона определяются многими факторами и процессами: пищевыми условиями, прессом хищников, температурой и адвекцией зоопланктона из Норвежского моря с Атлантическим течением. Хотя в отдельные периоды наблюдаются значительные межгодовые изменения, в среднем за последние 60 лет биомасса зоопланктона практически не изменилась.

Меропланктон Баренцева моря представлен, в основном, личинками двустворчатых моллюсков, полихет и иглокожих. В прибрежных районах наблюдается массовое развитие личинок усонюгих раков. В продукционный период численность меропланктона достигает 100 экз/м³ в центральной части моря.

В Баренцевом море обычно встречаются четыре вида эуфаузиид, преимущественно растительноядные *Thysanoessa inermis*, *T. raschii*, *T. longicaudata* и хищные *Meganucliphanes norvegica*. Эуфаузииды в основном обитают в атлантической воде и в очень малой степени проникают в арктическую воду в северной части моря. По данным сборов планктонной сетью MOCNESS их среднемноголетняя биомасса составляет около 2 г сырого веса/м², а по сборам пелагическим тралом – ~10 г сырой массы/м². Основными факторами, определяющими количество эуфаузиид, являются температура и пресс хищников.

Из трех обычно встречаемых в Баренцевом море амфипод гиперииды *Themisto abyssorum* и *T. compressa* по происхождению бореальные виды, а *T. libellula* – арктический вид. По осредненным многолетним данным (1984–1996 гг.) в атлантической воде доминирует по численности *Themisto abyssorum* (24 экз/м²), а в арктической – *T. libellula* (17 экз/м²). Межгодовые колебания численности амфипод во всем исследованном районе достигают порядка величин, в среднем составляя 60±38 экз/м². Два основных фактора – пресс хищников и адвекция атлантической воды – оказывают влияние на направление и амплитуду этих колебаний.

В Баренцевом море встречается 36 видов медуз, 4 вида гребневиков и три вида сифонофор. Их объ-

единяют две особенности: высокое содержание воды в теле и высокая активность хищного питания. В 1980–2010 гг. среднемноголетняя биомасса сцифоидных медуз *Aurelia aurita* и *Cyanea cappilata* равнялась 15.6 мг сух. веса/м² с межгодовыми колебаниями от 0.4 до 82 мг/м². Биомасса гидроидных медуз *Aglantha digitale* и *Aeginopsis laurentii* в центральной части моря достигала в летний сезон 39 мг сух. веса/м². Средняя численность гребневиков *Mertensia ovum* составляла – 12 экз/м², а биомасса – 0.2–0.5 г сух. веса/м². Численность *M. ovum* обратно пропорциональна численности *Beroe cucumis* – облигатного хищника других гребневиков.

Величина суммарного потребления фитопланктона зоопланктоном изменяется по мере развития и затухания весеннего цветения. При низкой концентрации фитопланктона в периоды до и после цветения его суточное потребление составляет значительную долю (23 и 32% от общей биомассы фитопланктона соответственно). По мере развития цветения доля потребляемой биомассы фитопланктона за сутки снижается от 10% в начале цветения до 4% в пике цветения. Вклад мелких фитофагов в выедание фитопланктона меняется в пределах 17–34% от общего потребления.

Зоопланктон играет важную роль в формировании вертикального потока органического вещества. В Баренцевом море вклад фекальных пеллет в общий поток органического вещества может достигать 40–42% и составлять до 150 мг·С/м²·сут. Цилиндрические фекальные пеллеты копепод доминируют в вертикальном потоке практически повсеместно, составляя до 95% общей массы. Второй по значению группой являются нитевидные пеллеты эуфаузиид, в то время как эллипсоидные пеллеты аппендикулярный вносят заметный вклад в общую массу потока фекальных пеллет только эпизодически.

Влияние потепления климата на изменение количества зоопланктона, его направление и амплитуду трудно предсказать и интерпретировать, так как оно зависит от трофических условий и экологических взаимодействий. Многолетние данные (1988–2013 гг.) по распределению мезозоопланктона в центрально-западных частях моря, наиболее подверженных влиянию притока атлантической воды, не выявили связи между температурой и биомассой зоопланктона.

Источник финансирования. Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 18-05-60069).