

УДК 574.523

ЗООПЛАНКТОН МОРЯ ЛАПТЕВЫХ: ПРОЯВЛЯЕТСЯ ЛИ “ЭФФЕКТ КОНТИНЕНТАЛЬНОГО СКЛОНА” В РАСПРЕДЕЛЕНИИ, АКТИВНОСТИ ПИТАНИЯ И ВЫЕДАНИИ ФИТОПЛАНКТОНА

© 2025 г. А. В. Дриц*, А. Ф. Пастернак, Е. Г. Арашкевич,
А. А. Недоспасов, Д. Д. Осипова, М. В. Флинт

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

*e-mail: adrits@mail.ru

Поступила в редакцию 16.01.2025 г.

После доработки 25.01.2025 г.

Принята к публикации 04.02.2025 г.

Состав и распределение мезопланктона и его роль в выедании фитопланктона в области континентального склона моря Лаптевых и прилежащих районах внешнего шельфа и глубоководного бассейна исследованы в августе–сентябре 2018 г. в 72-м рейсе НИС “Академик Мстислав Келдыш” на двух квазимеридиональных разрезах. Суммарная биомасса зоопланктона в единицах сухого веса в столбе воды от поверхности до дна увеличивалась с глубиной от $3\text{--}5\text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$ на шельфе до $9\text{--}17\text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$ над склоном и $12\text{--}17\text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$ в глубоководных районах. На шельфе доля *Calanus glacialis* в суммарной биомассе составляла 80%, а в области склона – 45%. В глубоководном районе она снижалась до 32% при увеличении доли *C. hyperboreus* до 39%. Вопреки современным представлениям, пика суммарной биомассы зоопланктона в области континентального склона не выявлено. Сроки освобождения разных районов ото льда были значимыми для развития популяции *C. glacialis* и практически не влияли на *C. hyperboreus* и *Metridia longa*. Суточные рационы при питании фитопланктоном не обеспечивали энергетических затрат на дыхание. Суточное выедание зоопланктоном биомассы фитопланктона размерной фракции $> 3\text{ мкм}$ составляло 0.4–2% на шельфе, 7–10% – над склоном и 1.5–6% – в глубоководном районе.

Ключевые слова: море Лаптевых, зоопланктон, распределение, демография, питание, ледовый режим

DOI: 10.31857/S0030157425030061, EDN: GWEXHX

ВВЕДЕНИЕ

Область перехода между шельфовыми экосистемами и экосистемами глубокого моря в области континентального склона – один из важнейших экотонів в Мировом океане. Специфические свойства среды в области склона, процессы взаимодействия между экосистемами шельфа и прилежащего глубоководного бассейна часто играют важнейшую роль в создании биологической продукции и регулировании потоков вещества. Эти районы, как правило, характеризуются увеличением биомассы планктона, повышенной продуктивностью и интенсификацией трофических взаимодействий на базовых трофических уровнях пелагической экосистемы [9, 12, 17, 27, 43]. Анализ явлений и процессов в пелагической зоне континентального склона и оценка их интенсив-

ности важны повсеместно в океане, поскольку они дают существенный вклад в формирование широтной зональности экосистем и регулируют взаимодействия между экосистемами шельфа и глубокого моря. В Арктике проблема взаимодействий в системе “шельф – глубоководный бассейн” имеет особое значение для оценки влияния процессов на протяженном и широком шельфе, находящимся под воздействием огромного континентального стока, на Центральный Арктический бассейн. Несмотря на существующее представление о поясе повышенной концентрации фито- и зоопланктона в области континентального склона арктических морей, надежные данные для моря Лаптевых на этот счет до настоящего времени отсутствуют.

Море Лаптевых – одно из крупнейших эпиконтинентальных морей в мире площадью око-

ло 500 000 км² со средней глубиной около 50 м [36]. Оно играет существенную роль в ключевых для Арктики процессах взаимодействия суши и океана. Находящийся под мощнейшим влиянием пресноводного стока, годовой объем которого составляет 680 км³ [70], шельф моря Лаптевых является областью трансформации этого стока и переноса вещества в системе шельф — континентальный склон — глубоководные районы Арктического бассейна. Экосистема моря Лаптевых интенсивно исследовалась в последние десятилетия [2, 4, 6, 9, 13, 25, 39, 40, 41, 60, 65]. Большой вклад в изучение этого моря внесли российско-германская программа “Система моря Лаптевых”, начавшаяся в начале 1990-х гг. [8], и многолетняя программа ИО РАН “Экосистемы морей Сибирской Арктики” [10, 11]. Проводимые в рамках этих программ исследования были в основном сосредоточены в эстуариях рек Лены и Хатанги и в области прилежащего к ним шельфа [1, 13, 48, 52, 55].

Имеющиеся данные о сообществах зоопланктона в области континентального склона, прилегающих районов внешнего шельфа и глубоководного бассейна моря Лаптевых крайне немногочисленны. По материалам, собранным в западной и восточной частях моря в августе—сентябре 1993 г., была дана детальная характеристика состава и распределения зоопланктона на разрезах шельф — континентальный склон — бассейн Нансена [41]. По этим данным, увеличение суммарной биомассы зоопланктона в столбе воды вдоль разрезов связано с увеличением глубины, при этом заметной концентрации зоопланктона в районе склона не было обнаружено. Повышение биомассы зоопланктона в слое 0—200 м в области континентального склона по сравнению с шельфом в северо-западной части моря Лаптевых также не проявилось в августе—сентябре 2015 г. [1, 3]. Эти результаты не укладываются в представления о характерном для Арктики выраженном увеличении биомассы зоопланктона в области склона. Следует, однако, отметить, что летом 1993 г. область континентального склона и глубоководный район были полностью покрыты льдом, а в 2015 г. биомасса зоопланктона оценивалась только в слое 0—100 и 0—200 м. Эти обстоятельства могли повлиять на характер распределения биомассы зоопланктона в первом случае (например, из-за задержки сезонного развития популяции массовых видов) и на оценки суммарной биомассы в столбе воды — во втором.

Таким образом, остается открытым вопрос о том, проявляется ли в море Лаптевых, применительно к зоопланктону, феномен обогащения области континентального склона.

Задачей настоящей работы было исследование структурно-функциональных характеристик сообщества зоопланктона на внешнем шельфе, в области континентального склона и прилежащих глубоководных районов моря Лаптевых. Кроме того, учитывая, что исследования проводились в условиях низкой ледовитости [10], мы попытались проследить реакцию популяций массовых видов зоопланктона на раннее освобождение акватории моря Лаптевых ото льда. В рамках основной задачи были проанализированы следующие параметры планктонных сообществ:

1. Состав, обилие и распределение зоопланктона на квазимеридиональных разрезах, охватывающих внешний шельф моря Лаптевых, область континентального склона и прилежащие глубоководные районы котловины Нансена.
2. Возрастная структура популяций доминирующих видов в биотопах, различающихся сроками освобождения ото льда.
3. Активность питания массовых видов и их роль в выедании фитопланктона.

Полученные результаты позволяют проследить влияние гидрофизических процессов в области континентального склона моря Лаптевых на структуру и обилие зоопланктонного сообщества, а также сформировать представление о возможном отклике зоопланктона на сокращение ледового покрова в связи с текущими изменениями климата.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал был собран в 72-м рейсе НИС “Академик Мстислав Келдыш”, проведенном в рамках программы “Экосистемы морей Сибирской Арктики” в августе—сентябре 2018 г. В море Лаптевых в период с 25.08 по 02.09 было выполнено два квазимеридиональных разреза по ~125°45.0' в. д. (“Восточный”) и ~116°05.0' в. д. (“Западный”), пересекающих внешний шельф, область континентального стока и прилежащие глубоководные районы Арктического бассейна (рис. 1). Глубины в районе работ варьировали от 63—180 м на внешнем шельфе до 3000 м в глубоководных районах. Область континентального склона мы выделяли между изобатами 200 и 1500 м. Нижняя граница склона была определена по углу наклона рельефа дна < 1°25' [17].

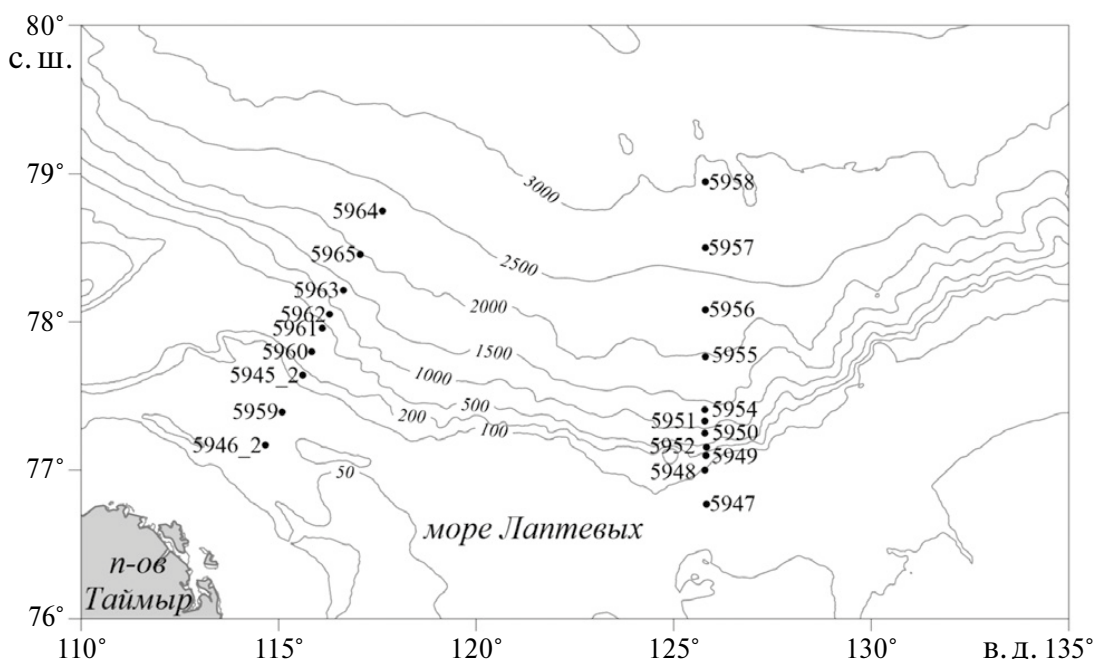


Рис. 1. Положение станций на разрезах “Западный” и “Восточный” в августе–сентябре 2018 г. в море Лаптевых.

Сопутствующие данные по температуре и солености были получены при вертикальном CTD-зондировании комплексом SeaBird 911plus на всех станциях. Ледовая обстановка в районе исследования за июль–сентябрь проанализирована по спутниковым данным (<http://siows.solab.rshu.ru/>).

Сбор зоопланктона. Зоопланктон для определения видового состава и численности на станциях с глубиной менее 100 м собирали с помощью вертикальных ловов сетью Джеди (диаметр входного – отверстия 37 см, ячея фильтрующего конуса – 180 мкм), а на станциях с большими глубинами – многосетевым планктонным пробоотборником Multinet (диаметр входного отверстия – 50 см, ячея фильтрующего конуса – 180 мкм). На станциях с глубиной менее 100 м облавливали 3 слоя: верхний перемешанный слой, слой пикноклина и слой ниже пикноклина. На станциях с большими глубинами помимо 5 слоев, обловленных Multinet, пробы дополнительно отбирали сетью Джеди с горизонтов 0–10 и 10–50 м. Даты и время проведения работ, горизонты облова, концентрация хлорофилла-а (Chl-*a*) и первичная продукция в верхнем перемешанном слое приведены в табл. 1.

Пробы зоопланктона фиксировали 4%-ным нейтральным формалином. Таксономический, размерный и возрастной состав зоопланктона был определен при обработке проб по традиционной методике под бинокляром при увеличении

×40. Копеподитные стадии близкородственных видов *Calanus finmarchicus* и *C. glacialis* различали по морфологическим признакам и длине просомы [44]. Индивидуальный сухой вес животных определяли по [34], содержание углерода в теле массовых видов копепоид (W_C , мкг $C \cdot экз^{-1}$) рассчитывали по уравнению $W_C = 6.983 PL^{3.222}$, где PL – длина просомы, мм [14]. Расчет биомассы зоопланктона проводили без учета желетелых организмов (гребневики и медузы) и представителей макропланктона (декапод и эвфаузиид).

Питание зоопланктона. Интенсивность потребления автотрофного фитопланктона массовыми видами зоопланктона оценивали флуоресцентным методом по содержанию фитопигментов (хлорофилла-а и феопигментов) в кишечнике (G) и времени переваривания пищи (T) [49]. Зоопланктон для анализов собирали сетью Джеди, облавливая слой от дна до поверхности на станциях с глубинами менее 100 м или верхний перемешанный слой при больших глубинах. Детально методика отбора зоопланктеров и измерений G описана в [5]. Для массовых видов были использованы литературные данные по времени переваривания пищи [52], приведенные к средней для слоя поимки животных температуре ($2^\circ C$) с учетом $Q_{10} = 2.2$ [38].

Суточное потребление автотрофного фитопланктона в единицах Chl-*a* (I_{Chl-a} , нг Chl $\cdot экз^{-1} \times сут^{-1}$) рассчитывали как $I = (G_1 t_1 + G_2 t_2) / T$,

Таблица 1. Характеристики станций разрезов “Восточный” и “Западный”. Chl-*a* – концентрация хлорофилла-*a* размерной фракции фитопланктона более 3 мкм в слое фотосинтеза ($\text{мг} \cdot \text{м}^{-2}$). ПП – интегральная первичная продукция размерной фракции фитопланктона более 3 мкм ($\text{мг С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$)

Разрез	Станция	Дата	Время	Глубина, м	Слои отбора, м	Chl- <i>a</i>	ПП*
“Восточный”	5947	26.08	7:40	73	10–0, 50–10, 68–50	14.1	41
	5948	26.08	11:37	98	10–0, 40–10, 95–40	9.4	
	5949	26.08	15:00	500	10–0, 50–10, 100–50, 450–100, 470–450	4.7	25
	5952	27.08	15:45	810	20–0, 50–20, 100–50, 500–100, 780–500	5.0	19
	5950	27.08	1:50	1000	10–0, 50–10, 100–50, 500–100, 980–500	4.7	26
	5954	28.08	12:05	1560	10–0, 50–10, 100–50, 500–100, 1500–500	3.4	20
	5956	29.08	9:15	2400	10–0, 50–10, 100–50, 500–100, 1000–500, 2350–1000	2.5	14
	5958	29.08	23:40	3000	10–0, 50–10, 100–50, 500–100, 1000–500, 2900–1000	3.7	21
	5946-2	31.08	08:43	64	10–0, 40–10, 58–40	5.4	45
	5945-2	31.08	14:30	183	10–0, 50–10, 100–150, 150–100, 175–150	4.6	–
“Западный”	5960	31.08	17:40	356	10–0, 50–10, 100–50, 450–100, 470–450	7.2	59
	5961	01.09	21:35	780	20–0, 50–20, 100–50, 500–100, 750–500	6.8	60
	5962	01.09	0:30	1120	10–0, 50–10, 100–50, 500–100, 1000–500	5.0	63
	5963	01.09	10:00	1480	10–0, 50–10, 100–50, 500–100, 1440–500	2.9	–
	5965	02.09	11:30	2010	10–0, 50–10, 100–50, 500–100, 1000–500, 1940–500	4.8	–
	5964	02.09	04:50	2470	10–0, 50–10, 100–50, 500–100, 1000–500, 2450–1000	3.0	11

* Данные предоставлены А.Б. Демидовым.

где G_1 и G_2 – количество фитопигментов в кишечнике зоопланктеров в дневное и ночное время соответственно ($\text{нг Chl} \cdot \text{экз}^{-1}$), t_1 и t_2 – продолжительность светлого и темного времени суток соответственно (ч). Для пересчета суточного потребления пищи в единицы углерода (I_C , $\text{мкг С} \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$) были использованы данные по биомассе автотрофных водорослей в единицах органического углерода (И.Н. Суханова, лич-

ное сообщение) и концентрации хлорофилла-*a* (А.Б. Демидов, личное сообщение). На основании этих данных было получено соотношение 48 ± 27 ($n = 8$) для разреза “Восточный” и 43 ± 14 ($n = 8$) для разреза “Западный”.

Суммарное потребление биомассы автотрофного фитопланктона популяциями исследованных видов мезозoopланктона ($E_{\text{Chl-}a}$, $\text{мг Chl} \cdot \text{м}^{-2} \times \text{сут}^{-1}$) рассчитывали по формуле

$$E_{Chl-a} = \sum_{i=1}^n I_i N_i,$$

где I_i — суточное потребление Chl-*a* для i вида, N_i — численность i вида в слое ($\text{экз} \cdot \text{м}^{-2}$), n — число видов. Выведение биомассы и продукции фитопланктона оценивали для размерной фракции более 3 мкм, поскольку эффективность потребления копеподами клеток пикофитопланктона существенно снижается [35].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Характеристика района работ. Согласно спутниковым данным (<http://siows.solab.rshu.ru/>) таяние льда в 2018 г. в районе разреза “Восточный” началось в середине июня в области шельфа; в первой декаде июля ото льда освободились районы шельфа и склона как западного, так и восточного разрезов, а к началу августа и глубоководные районы (рис. 2). Пробы зоопланктона были собраны примерно через 50–75 дней после нача-

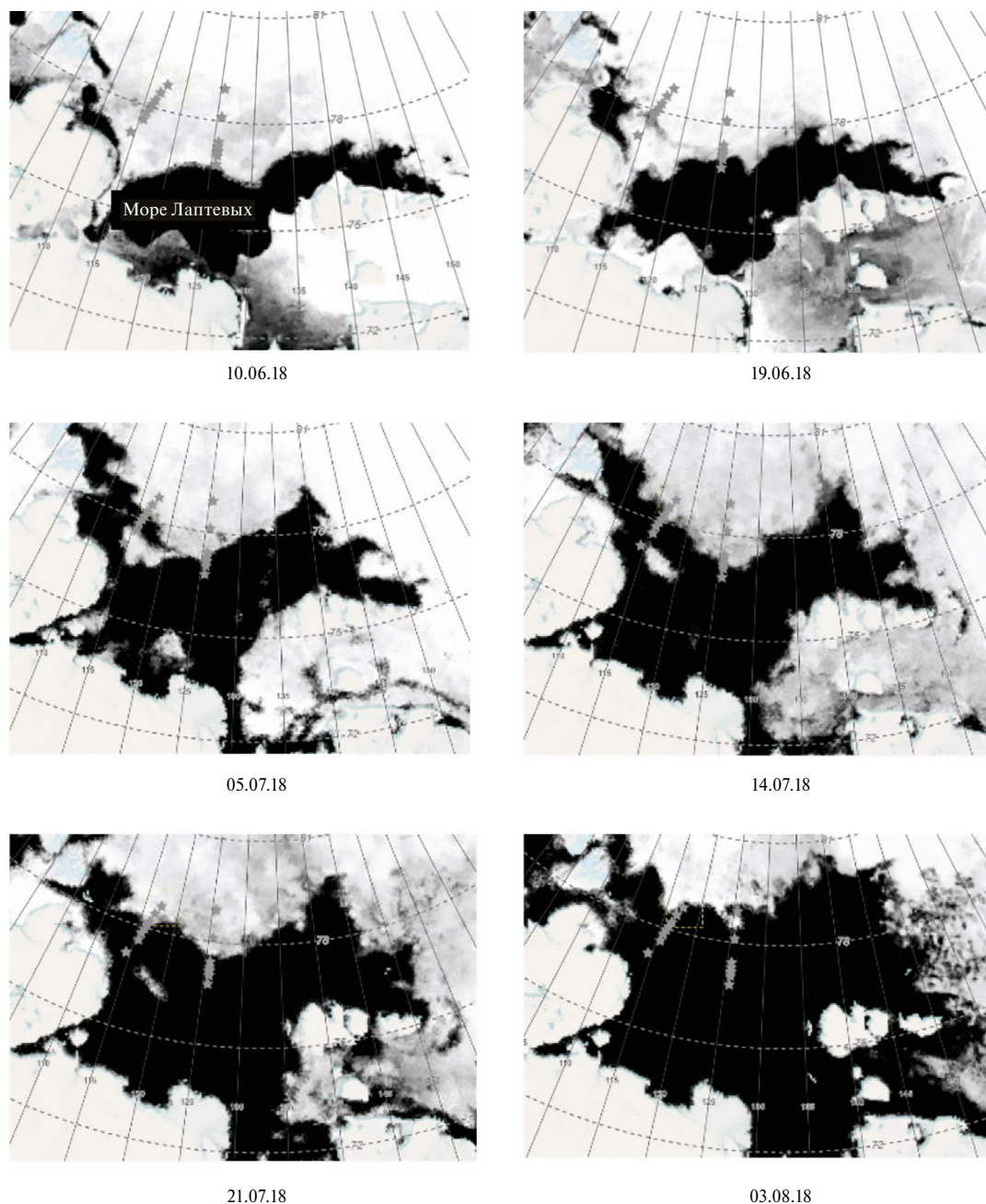


Рис. 2. Спутниковые карты, иллюстрирующие динамику схода сезонного льда в море Лаптевых летом 2018 г., по данным <https://seaice.uni-bremen.de>. ★ — положение станций.

ла схода льда на шельфе и в области склона и через 30 дней — в глубоководных районах.

Распределение температуры и солености на разрезах представлено на рис. 3.

На разрезе “Восточный” верхний 10–20-метровый квазиоднородный слой (ВКС) занимали поверхностные арктические воды с соленостью 31–32 епс. Влияния материкового стока на разрезе практически не наблюдалось, распреснение на 2 епс связано, скорее, с таянием льда. Температура верхнего квазиоднородного слоя понижалась от 4.5°C в южной части разреза до 2.5°C в северной. Ниже располагался выраженный термо-халопикноклин толщиной до нескольких метров. Под

пикноклином в холодном промежуточном слое (ХПС) температура воды достигала минимальных значений от –1.4 до –1.8°C. В области склона и глубокого моря ниже 80 м протяженный по вертикали слой (до 1000 м) занимали теплые воды атлантического происхождения, распространяющиеся на восток вдоль материкового склона [58]. Температура в слое 150–300 м превышала 1.5°C. Ниже ядра фрамовской ветви атлантических вод (Fram Strait Branch Water) при плавном понижении температуры до ~0.4°C соленость практически не изменялась, составляя 34.89 епс. На глубине 800–1000 м наблюдался рост солености до 34.91 епс, что, вероятно, связано

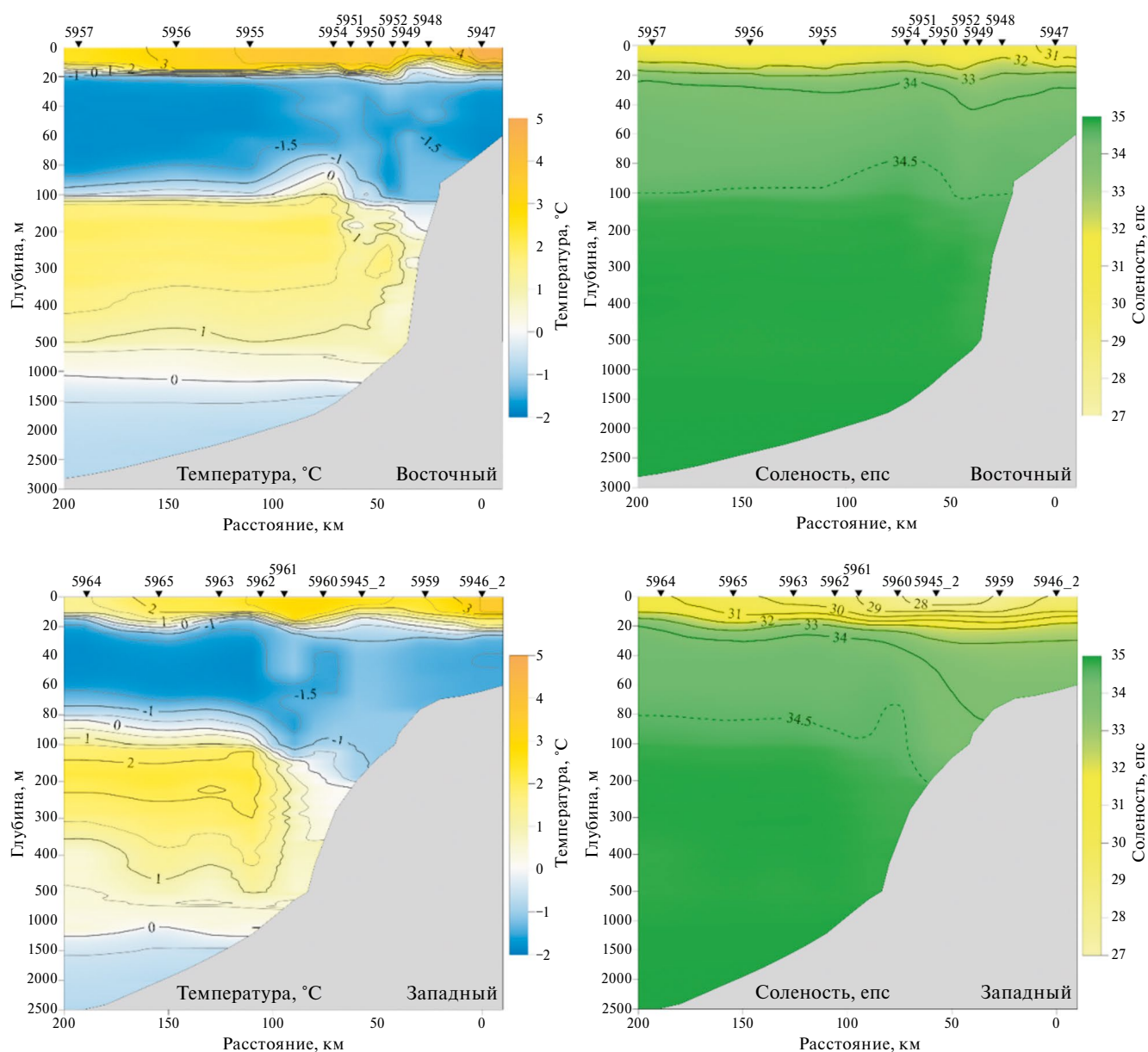


Рис. 3. Распределение температуры и солености на разрезах.

с ядром второй ветви распространения атлантических вод — баренцевоморской (Barents Sea Branch Water). T, S -анализ подтвердил соответствие гидрофизических характеристик двух ветвей атлантических вод характеристикам, ранее описанным в литературе (например, [21]). Глубже 1000 м до дна температура плавно понижалась до -0.8°C .

Сложная динамическая картина в области склона отразилась на последовательном подъеме изолиний в слое 30–100 м над глубиной 1560 м и “сглаживании” холодного промежуточного слоя (ст. 5954). Выше по склону на ст. 5949 происходит опускание изопикн и расширение термо-пикноклина. Вероятнее всего такая картина — проявление расположенной между станциями 5954 и 5948 фронтальной зоны, ассоциированной с контурным течением, топографически привязанным к континентальному склону.

Термохалинная структура на разрезе “Западный” схожа с наблюдаемой на разрезе “Восточный” (см. рис. 3). Наибольшие отличия отмечены в верхнем квазиоднородном слое, который был более холодным (увеличение температуры с севера на юг в диапазоне $1.5\text{--}3.5^{\circ}\text{C}$) и менее соленым. Практически на всем протяжении разреза вплоть до нижней части склона (ст. 5965) соленость на поверхности не превышала 30 епс, что, вероятно, связано с влиянием речного стока. Минимальные значения солености (менее 28 епс) наблюдались в струе шириной около 30 км над верхней частью склона между станциями 5959 и 5961. Понижение солености в этой части разреза может определяться поступлением поверхностных опресненных вод из Карского моря и их распространении вдоль берега в восточном направлении [54]. По данным [10], соленость поверхностного слоя в южной части пролива Вилькицкого, измеренная в ходе этой экспедиции, была ниже 22 епс. Отсутствие столь выраженного опреснения на разрезе “Восточный” может быть связано с тем, что эти воды распространяются южнее акватории, где выполнялся разрез.

Как и на разрезе “Восточный”, под ВКС располагался ХПС. В верхней части склона (станции 5960–5959) во фронтальной зоне контурного течения наблюдалось заглубление изогалин к берегу и их “упирание” в дно, что привело к расширению пикноклина и оттеснению ХПС в мористом направлении. Так же как на разрезе “Восточный”, наблюдался подъем изолиний с мористой стороны склоновой фронтальной зо-

ны. Температура в ядре атлантических вод, занимающих толщу под ХПС, была несколько выше и достигала 2.3°C .

Состав и распределение зоопланктона. Суммарная биомасса зоопланктона в единицах сухого веса в слое 0—дно на разрезе “Восточный” увеличивалась с увеличением глубины от 3–5 г сухого веса $\cdot \text{м}^{-2}$ на шельфе до 12–17 г сухого веса $\cdot \text{м}^{-2}$ на глубоководных станциях (рис. 4).

Минимальные значения средней для столба воды биомассы (4–7 мг сухого веса $\cdot \text{м}^{-3}$) были отмечены в глубоководной области, максимальные (43–55 мг сухого веса $\cdot \text{м}^{-3}$) — на шельфе (станции 5947, 5948). В слое 0—дно/100 м диапазон изменений был значительно меньше: от 2 до 6.4 г сухого веса $\cdot \text{м}^{-2}$; высокие величины были получены как на шельфе (5.4 г сухого веса $\cdot \text{м}^{-2}$), так и в области континентального склона (6.4 г сухого веса $\cdot \text{м}^{-2}$) и глубоководном районе (5.7 г сухого веса $\cdot \text{м}^{-2}$). Основу биомассы повсеместно составляли популяции копепоид рода *Calanus* и *Metridia longa* (в среднем 82% суммарной биомассы). На шельфе и в области склона доминировал *Calanus glacialis* (80 и 45% суммарной биомассы соответственно). В глубоководном районе вклад этого вида снижался до 32% при увеличении роли *C. hyperboreus* до 39%. На станциях с глубиной более 500 м 15% биомассы формировала *M. longa*. *C. finmarchicus* встречался в небольшом количестве на всех станциях, его вклад не превышал 2% суммарной биомассы.

Распределение биомассы зоопланктона на разрезе “Западный” носило сходный характер (см. рис. 4). В слое 0—дно низкие величины отмечены на шельфе (в среднем около 3 г сухого веса $\cdot \text{м}^{-2}$). В области континентального склона и глубоководной части разреза биомасса увеличивалась до 9–18 и 14 г сухого веса $\cdot \text{м}^{-2}$ соответственно. Минимальные значения средней для столба воды биомассы были связаны с глубоководной областью, максимальные — с шельфом. В слое 0–100 м (0—дно для шельфа) самые низкие величины (2–3 г сухого веса $\cdot \text{м}^{-2}$) были приурочены к шельфу, в области склона биомасса составляла 2–8 г сухого веса $\cdot \text{м}^{-2}$, в глубоководном районе — 4–5 г сухого веса $\cdot \text{м}^{-2}$. Состав доминирующих видов в целом был сходен с описанным для разреза “Восточный”. Основное различие связано с увеличением доли *Calanus finmarchicus*, чей вклад изменялся от 13% на шельфе до 19–23% в более глубоководных частях разреза, в среднем составляя 18% суммарной биомассы.

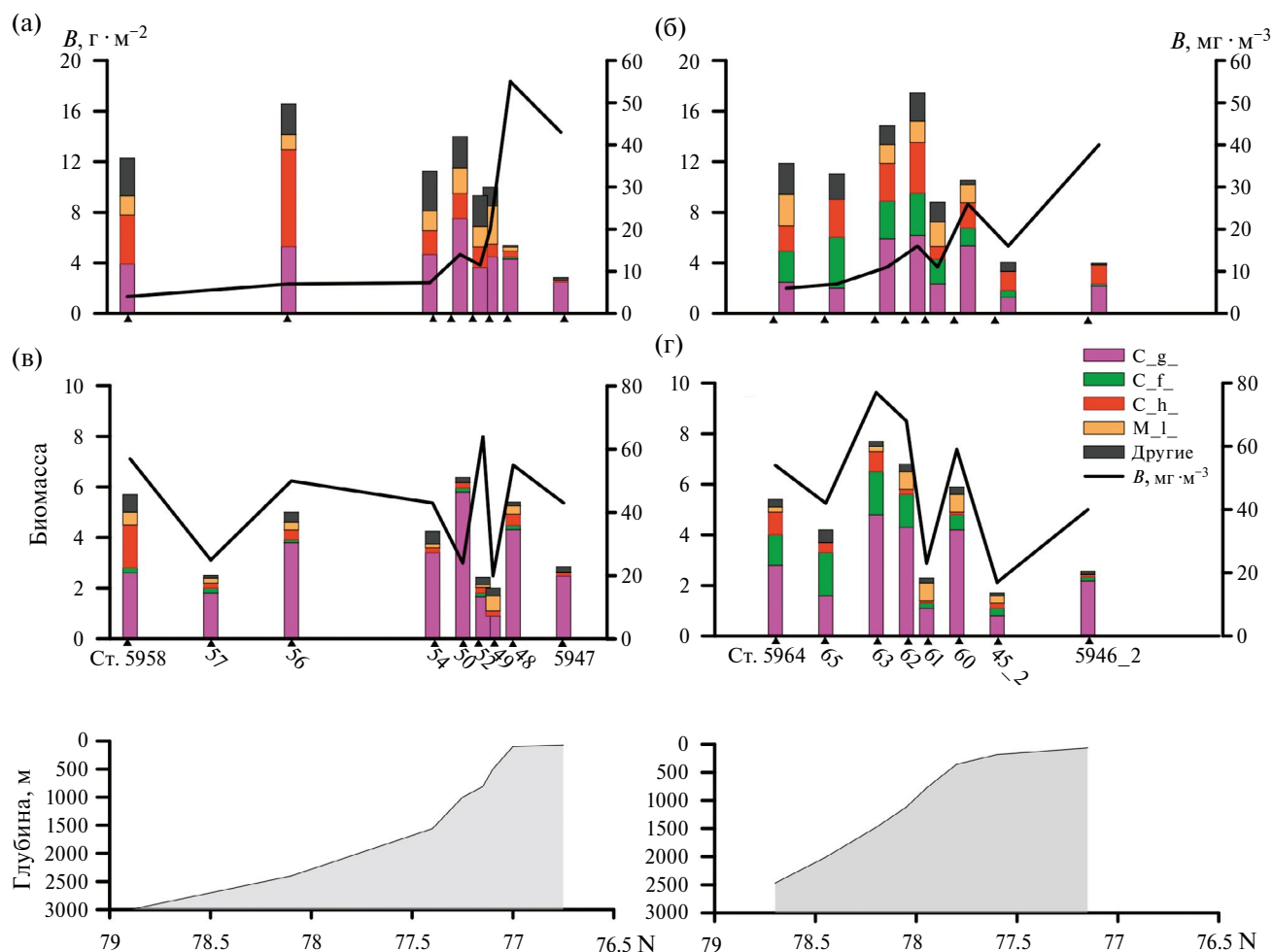


Рис. 4. Состав и распределение биомассы зоопланктона. Разрез “Восточный”: (а) — слой 0–дно, (в) — слой 0–100 м (дно); разрез “Западный”: (б) — слой 0–дно, (г) — слой 0–100 м (дно). Столбцы — биомасса в столбе воды (B , мг сухого веса \cdot м $^{-2}$). $C. g.$ — *Calanus glacialis*, $C. f.$ — *C. finmarchicus*, $C. h.$ — *C. hyperboreus*, $M. l.$ — *Metridia longa*. Линия — средняя биомасса в слое (B , мг сухого веса \cdot м $^{-3}$). Внизу — профиль дна.

Характер вертикального распределения зоопланктона был сходен на двух разрезах и в деталях показан на рис. 5.

На самых южных шельфовых станциях большая часть биомассы зоопланктона была сосредоточена в нижнем слое. На остальных станциях максимальные величины были зафиксированы в верхнем 50-метровом слое. На самых глубоководных станциях в верхнем 10-метровом слое они достигали рекордных для исследованного района величин: 120–180 мг \cdot м $^{-3}$. На станциях, выполненных в темное (ст. 5956, 5958, 5960 и 5961) и светлое время суток (ст. 5948–5954 и 5962–5965), характер вертикального распределения зоопланктона не отличался.

Распределение и возрастная структура популяций массовых видов копепоид. *Calanus glacialis*. Максимальная численность популяции *C. glacialis*

(123 экз \cdot м $^{-3}$) была отмечена на шельфе разреза “Восточный”, где 50% численности популяции составляли младшие копепоидитные стадии (рис. 6).

В области континентального склона и в глубоководной части разреза численность *C. glacialis* снижалась до 17 и 2 экз \cdot м $^{-3}$ соответственно. В популяции этих районов доминировали CV (70%) и самки (24%). На шельфе и над склоном основная часть популяции была сосредоточена в слое 10–50 м, при этом около 20% популяции населяла либо придонные слои, либо слои глубже 100 м. На глубоководных станциях около трети популяции, состоящая из CV, обитала в поверхностном слое, и примерно такая же часть (35 и 32%), но представленная в основном самками, населяла слои 100–50 и 500–100 м соответственно (рис. 7).

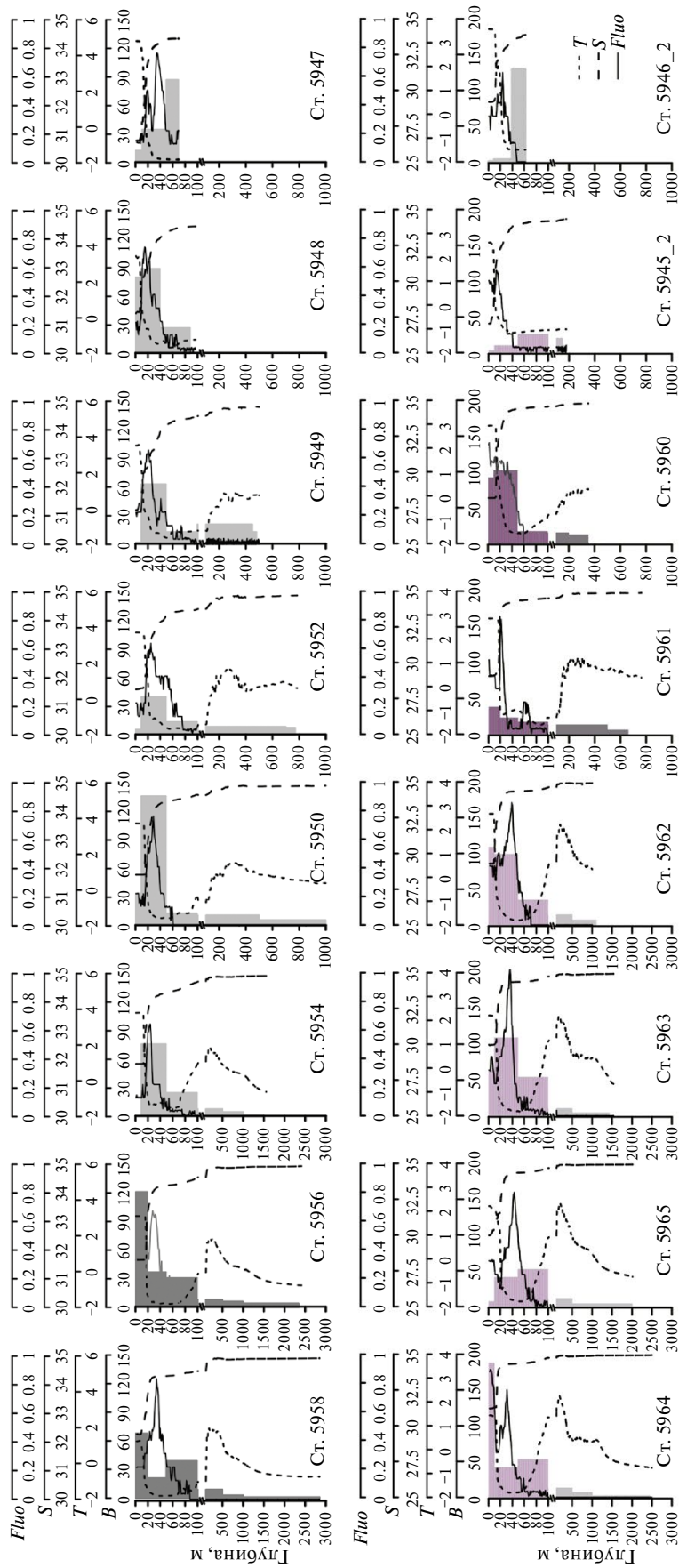


Рис. 5. Вертикальное распределение биомассы зоопланктона (B , мг сухого веса \cdot м $^{-3}$) и вертикальные профили температуры (T , °C), солёности (S , епс) и флуоресценции ($Fluo$) на разрезах. Светлая заливка — распределение в дневное время, темная — в ночное.

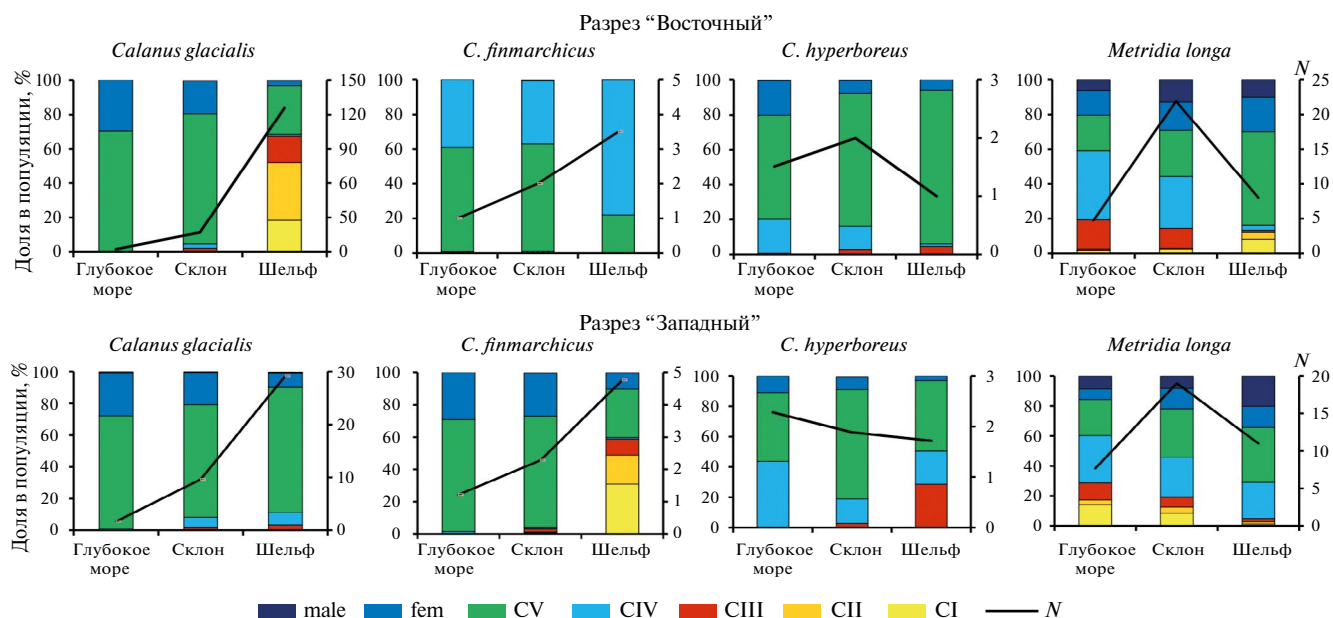


Рис. 6. Возрастная структура (% численности каждой копеподитной стадии от численности всей популяции) и численность популяций (N , экз·м⁻³) массовых видов зоопланктона в разных биотопах на разрезах.

На разрезе “Западный” также происходило уменьшение численности *C. glacialis* с увеличением глубины от 30 экз·м⁻³ на шельфе, до 10 экз·м⁻³ в области склона и 2 экз·м⁻³ в глубоководной части разреза (см. рис. 6). На всех станциях этого разреза основу популяции составляли CV (74%) и самки (19%). Характер вертикального распределения популяции *C. glacialis*, в общих чертах, был сходен с описанным для разреза “Восточный” (рис. 8).

***Calanus finmarchicus*.** Численность *C. finmarchicus* на разрезе “Восточный” не превышала 3 экз·м⁻³, с максимумом в области континентального склона (см. рис. 6). На всех станциях этот вид был представлен исключительно CV и самками. На шельфе почти 80% популяции составляли самки, над склоном и в глубоководной части разреза доминировали CV, составляющие около 60%. Основная часть популяции обитала в слоях под пикноклином, при этом над склоном и в глубоководном районе от 40 до 50% общей численности было сосредоточено в слое 500–100 м (см. рис. 7).

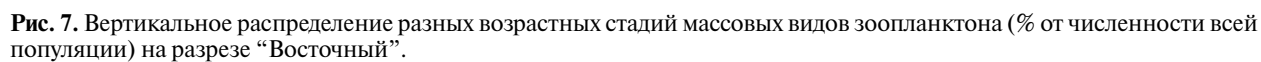
На разрезе “Западный” численность *C. finmarchicus* снижалась с юга на север с 5 экз·м⁻³ на мелководных станциях до 1–2 экз·м⁻³ на станциях в области склона и в глубоководной части разреза (см. рис. 6). Возрастная структура популяции *C. finmarchicus* над склоном и глубоководных станциях была аналогична структуре на разрезе “Восточный” (см. рис. 6). На шельфе, в отличие

от разреза “Восточный”, около 50% популяции составляли младшие (CI–CII) копеподитные стадии. Вертикальное распределение этого вида было таким же, как и на разрезе “Восточный” (см. рис. 8).

***Calanus hyperboreus*.** Численность *C. hyperboreus* во районе работ изменялась от 1 до 2.3 экз·м⁻³ с тенденцией к увеличению по мере удаления от шельфа (см. рис. 6). Возрастная структура популяции над склоном и в глубоководной части, в целом, слабо различалась на двух разрезах и характеризовалась доминированием старших (CIV, CV) возрастных стадий с относительно невысокой (10–14%) долей самок (см. рис. 6). На шельфе разреза “Восточный” в небольшом количестве (5%) присутствовали CIII, на разрезе “Западный” их доля составляла 30%.

На шельфе на обоих разрезах основная часть популяции обитала в слоях под пикноклином, в области склона более 70% популяции населяли слои глубже 100 м, а около 50% — слои глубже 500 м (см. рис. 7, 8). На глубоководных станциях от 40 до 50% популяции были сосредоточены ниже 1000 м.

***Metridia longa*.** Этот вид в заметном количестве встречался лишь на станциях с глубиной более 90 м. Численность *M. longa* на разрезе “Восточный” изменялась от 2 до 22 экз·м⁻³, с максимумом в области континентального склона (см. рис. 6). На шельфе более 80% популяции составляли CV, самки и самцы, доля младших возрастных



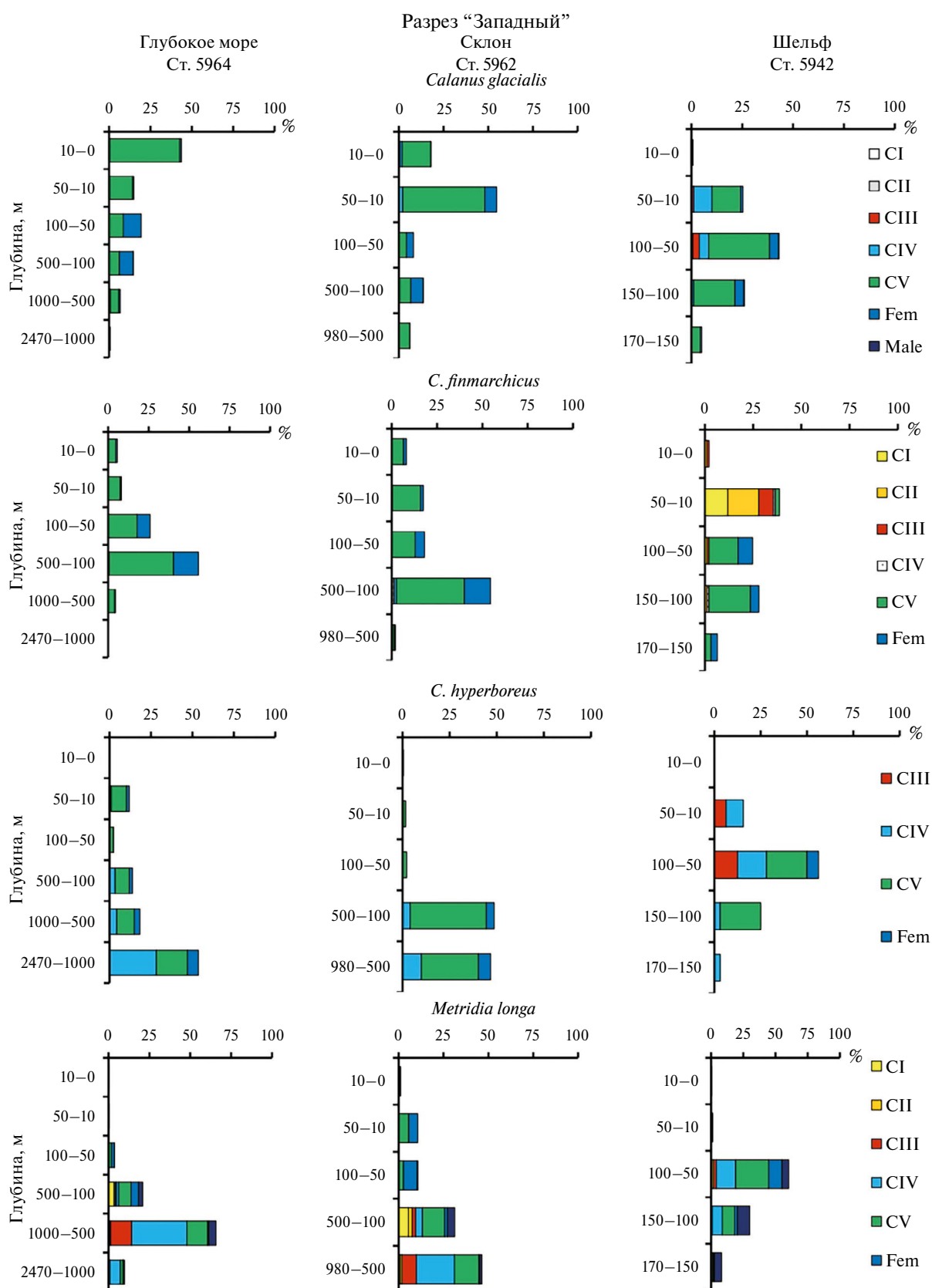


Рис. 8. Вертикальное распределение разных возрастных стадий массовых видов зоопланктона (% от численности всей популяции) на разрезе “Западный”.

стадий была 8%. В области склона и в глубоководной части доминировали CIV и CV, а доля CI и CII, вместе взятых, не превышала 1% (см. рис. 6). На шельфе и в области склона вся популяция *M. longa* была сосредоточена в нижних слоях, в глубоководном районе на ночной станции (ст. 5958) 20% популяции, преимущественно CV и самки, были встречены в верхнем (100 м) слое (см. рис. 7).

На разрезе “Западный” максимальная численность *Metridia longa* ($20 \text{ экз} \cdot \text{м}^{-3}$) была отмечена также над склоном, минимальная ($8 \text{ экз} \cdot \text{м}^{-3}$) — в глубоководной части (см. рис. 6). В популяции доминировали старшие возрастные стадии, включая самок и самцов, младшие стадии состав-

ляли около 15% в районе склона и глубоководной части и 2% — на шельфе (см. рис. 8).

На шельфе популяция обитала в слоях под пикноклином, в области склона более 70% популяции населяла слои глубже 100 м, а около 50% — глубже 500 м (см. рис. 8). На глубоководных станциях 10% популяции была сосредоточена ниже 1000 м.

Питание массовых видов зоопланктона. Содержание растительных пигментов в кишечнике исследованных видов копепод в дневное и ночное время в большинстве случаев достоверно не различалось (U-тест Манна–Уитни, $p > 0.1$, табл. 2). Только у *Metridia longa* в глубоководной части разреза “Восточный” значение *G* было достовер-

Таблица 2. Содержание растительных пигментов в кишечнике ($\text{нг} \cdot \text{экз}^{-1}$) массовых видов зоопланктона днем и ночью. Приведены средние значения $\pm SD$ и число повторности в скобках. нд — нет данных

Вид / стадия	Разрез “Восточный”					Разрез “Западный”					
	Шельф	Склон		Глубокое море		Шельф		Склон		Глубокое море	
	День	День	Ночь	День	Ночь	День	Ночь	День	Ночь	День	Ночь
<i>Calanus glacialis</i> Fem	2.0 ± 1.4 (7)	4.2 ± 2.4 (12)	2.7 ± 0.3 (3)	1.9 ± 0.8 (13)	2.9 ± 1.4 (6)	1.8 ± 0.8 (9)	1.6 ± 1.4 (4)	4.1 ± 4.3 (9)	2.7 ± 0.3 (3)	2.9 ± 1.6 (5)	0.8 ± 0.3 (3)
CV	2.6 ± 1.6 (6)	5.0 ± 1.3 (11)	4.0 ± 0.3 (3)	2.0 ± 0.9 (18)	2.4 ± 0.8 (6)	1.7 ± 1.1 (11)	2.1 ± 1.6 (33)	2.4 ± 1.1 (16)	2.2 ± 1.2 (9)	2.7 ± 0.9 (17)	2.0 ± 0.4 (6)
CIV	0.4 ± 0.0 (2)	0.9 ± 0.4 (7)	0.9 ± 0.5 (2)	0.3 ± 0.1 (2)	нд	0.7 ± 0.5 (9)	0.3 ± 0.1 (2)	0.9 ± 0.5 (6)	0.7 ± 0.2 (2)	нд	нд
CIII	0.7 ± 0.3 (6)	0.3 ± 0.0 (2)	0.3 ± 0.0 (2)	нд	нд	нд	нд	нд	нд	нд	нд
CII	0.5 ± 0.1 (3)	нд	нд	нд	нд	нд	нд	нд	нд	нд	нд
<i>C. hyperboreus</i> Fem	2.2 ± 1.1 (2)	5.1 ± 4.9 (2)	нд	15.5 ± 6.4 (8)	10.9 ± 0.4 (3)	нд	нд	нд	нд	5.1 ± 3.5 (7)	3.1
CV	7.6 ± 6.1 (3)	4.7 ± 2.2 (8)	нд	6.6 ± 4.3 (13)	4.5 ± 1.7 (8)	нд	нд	нд	нд	7.2 ± 2.2 (9)	5.9 ± 4.4 (4)
<i>C. finmarchicus</i> Fem	нд	нд	нд	нд	нд	нд	нд	нд	нд	0.5 ± 0.1 (3)	0.4 ± 0.3 (3)
CV	нд	нд	нд	нд	нд	нд	нд	нд	нд	0.4 ± 0.1 (3)	0.5 ± 0.2 (3)
<i>Metridia longa</i> Fem	нд	1.5 ± 0.4 (3)	1.5 ± 0.4 (3)	1.5 ± 0.5* (4)	3.1 ± 0.5 (8)	1.1 ± 0.5 (7)	0.9 ± 0.3 (3)	1.5 ± 0.4 (2)	1.5 ± 0.4 (3)	нд	2.1 ± 1.1 (7)
CV	нд	0.8 ± 0.1 (2)	0.7 ± 0.1 (2)	0.6 ± 0.3 (6)	2.2 ± 0.1 (2)	0.9 ± 0.7 (4)	0.4 ± 0.1 (3)	0.9 ± 0.4 (3)	0.7 ± 0.1 (2)	нд	1.4 ± 0.2 (6)
<i>Oithona similis</i> CIV–CVI	0.03 ± ± 0.0 (3)	0.05 ± ± 0.01 (5)	0.06 ± ± 0.02 (3)	нд	0.09 ± ± 0.00 (3)	0.03 ± ± 0.0 (3)	0.03 ± ± 0.01(3)	нд	0.04 ± ± 0.03 (6)	0.05 ± ± 0.02 (6)	нд

* Различия достоверны, $p < 0.05$.

но выше в темное время суток (U-тест Манна–Уитни, $p < 0.05$).

Удельный суточный рацион большинства крупных копепод не превышал 0.6% углерода тела, составляя 2–3% у младших копеподитных стадий *Calanus glacialis* на шельфе и 0.8–2.2% у CV этого вида (табл. 3). Для сравнения – в исследованном районе удельный суточный рацион мелких копепод *Oithona similis* изменялся от 3 до 18%.

Суммарное потребление автотрофного фитопланктона массовыми видами зоопланктона на разрезе “Восточный” на большинстве станций изменялось от 0.11 до 0.18 мг $\text{Chl} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ (рис. 9). Максимальная величина E_{Chl} (0.46 мг $\text{Chl} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$) была получена в области континентального склона над глубинами 1000 м (ст. 5950). Суточное выедание биомассы размерной фракции фитопланктона > 3 мкм составляло 1–2% на шельфе, 2–10% над склоном и 4–6% в глубоководной части разреза. Более 70% суммарного потребления фитопланктона обеспечивала популяция *Calanus glacialis*, и только на самой северной станции заметно увеличивалась роль *Calanus hyperboreus*, чей вклад составлял 60% (см. рис. 9).

Доля новосинтезированного органического углерода, ежесуточно потребляемая зоопланктоном, составляла 16% на шельфе, 28–85% в области в области континентального склона и 35–50% в глубоководной части разреза (см. рис. 9).

На шельфе, в области континентального склона и в глубоководной части разреза “Западный” суммарное потребление автотрофного фитопланктона массовыми видами зоопланктона составляло менее 0.1, 0.05–0.2 и 0.07–0.15 мг $\text{Chl} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ соответственно (см. рис. 9). Выедание биомассы фитопланктона заметно различалось на разных станциях, составляя 0.4–7.2% в сутки, с максимумом в области континентального склона над глубинами 1480 м (ст. 5963). Так же как и на разрезе “Восточный”, выедание фитопланктона определялось главным образом популяцией *Calanus glacialis*. В единицах органического углерода суммарное потребление массовых видов зоопланктона в разных районах изменялось от 3 мг $\text{C} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ до 8 мг $\text{C} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$, составляя на шельфе и над склоном 3–13% первичной продукции, в глубоководном районе – около 50%.

Таблица 3. Суточное потребление автотрофного фитопланктона в единицах органического углерода (I_C , мкг $\text{C} \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$) и удельный суточный рацион (I_C / W_C , %) массовых видов копепод. W_C – содержание органического углерода в теле копепод (мкг $\text{C} \cdot \text{экз}^{-1}$); нд – нет данных

Вид / стадия	W_C	Разрез “Восточный”						Разрез “Западный”					
		Шельф		Склон		Глубоководный район		Шельф		Склон		Глубоководный район	
		I_C	I_C / W_C	I_C	I_C / W_C	I_C	I_C / W_C	I_C	I_C / W_C	I_C	I_C / W_C	I_C	I_C / W_C
<i>Calanus glacialis</i> Fem	320	1.2	0.4	2.1	0.7	1.4	0.4	0.9	0.3	1.8	0.6	0.6	0.2
CV	128	1.6	1.2	2.7	2.2	1.3	1.1	1.0	0.8	1.2	0.9	1.3	1.0
CIV	75	0.2	0.3	0.6	0.7	нд	нд	0.3	0.4	0.4	0.6	нд	нд
СIII	21	0.4	2.0	0.2	0.9	нд	нд	нд	нд	нд	нд	нд	нд
СII	10	0.3	3.1	нд	нд	нд	нд	нд	нд	нд	нд	нд	нд
<i>C. finmarchicus</i> Fem	105	нд	нд	нд	нд	нд	нд	нд	нд	нд	нд	0.3	0.2
CV	119	нд	нд	нд	нд	нд	нд	нд	нд	нд	нд	0.2	0.2
<i>C. hyperboreus</i> Fem	1506	4.7	0.3	2.9	0.2	7.9	0.5	нд	нд	нд	нд	2.3	0.2
CV	520	1.3	0.3	3.1	0.6	3.4	0.6	нд	нд	нд	нд	3.2	0.6
<i>Metridia longa</i> Fem	196	нд	нд	0.3	0.2	0.4	0.2	0.2	0.1	0.3	0.2	0.4	0.2
CV	48	нд	нд	0.5	1.0	0.2	0.4	0.1	0.2	0.2	0.3	0.3	0.6
<i>Oithona similis</i> CIV–CVI	0.3	0.01	3.3	0.02	6.0	0.05	18.4	0.01	3.0	0.01	3.8	0.01	5.0

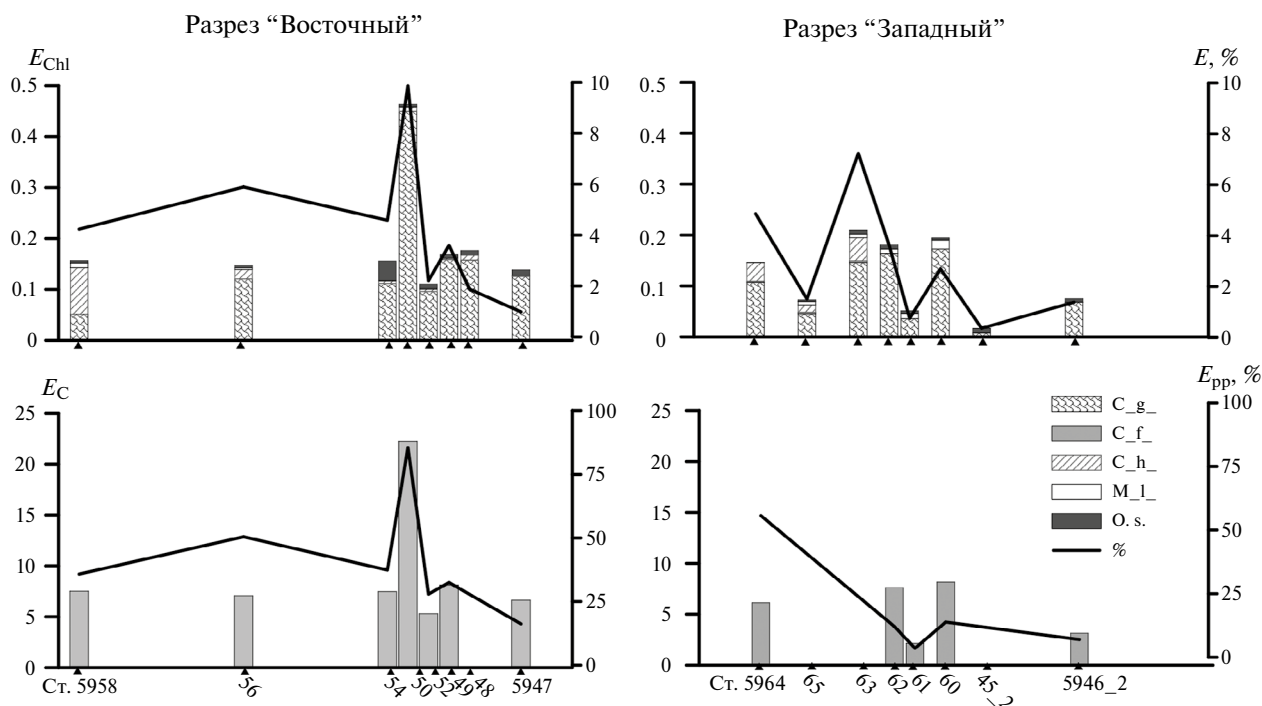


Рис. 9. Суммарное потребление фитопланктона в единицах Chl-*a* (E_{Chl} , $\text{мг} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$, верхняя панель, столбцы) и в единицах углерода (E_C , $\text{мг} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$, нижняя панель, столбцы) и суточное выедание (E , %, верхняя панель, линия) и продукции (E_{pp} , %, нижняя панель, линия) массовыми видами зоопланктона. C. g. — *Calanus glacialis*, C. f. — *C. finmarchicus*, C. h. — *C. hyperboreus*, M. l. — *Metridia longa*, O. s. — *Oithona similis*.

ОБСУЖДЕНИЕ

Биомасса и распределение зоопланктона. Одним из проявлений наблюдаемых в последние десятилетия климатических процессов и “атлантификации” восточно-евразийского бассейна Арктики является уменьшение ледовитости [57]. В настоящее время сезонная кромка льда в морях Сибирской Арктики часто отступает далеко за пределы склона в районы глубоководного бассейна, тогда как всего несколько десятилетий назад свободные ото льда воды в период максимального сокращения ледового покрытия были ограничены прибрежными районами [45, 63]. В связи с этим представляет интерес сравнение наших оценок биомассы зоопланктона с данными, полученными в сентябре 1993 г. [41], когда область континентального склона и глубоководного бассейна моря Лаптевых западнее 130° в. д. была закрыта льдом. Во время наших работ суммарная биомасса мезозоопланктона над склоном (12.1 ± 3.5 г сухого веса $\cdot \text{м}^{-2}$) и в глубоком бассейне (14.4 ± 2.0 г сухого веса $\cdot \text{м}^{-2}$) была более чем в 2 раза выше, чем в 1993 г. (5.1 ± 1.7 и 6.4 ± 0.8 г сухого веса $\cdot \text{м}^{-2}$). Эти результаты согласуются с представлением о том, что уменьшение ледово-

го покрова приводит к увеличению биомассы зоопланктона [22, 46, 50].

Согласно современной парадигме формирование области повышенной продуктивности и концентрации планктона в районе континентального склона арктических морей происходит за счет процессов, ассоциированных со склоновой фронтальной зоной [9, 12, 17, 27], адвекции планктона с атлантическими/тихоокеанскими водами [43, 62, 69] и локальных апвеллингов [26, 66]. Во время наших работ в области склона была обнаружена фронтальная зона, основой которой служило контурное склоновое течение в слое 0–100 м. Глубже 100 м наблюдалась адвекция вод атлантического происхождения, занимающих водную толщу от 100 до 1000 м. Однако сколько-нибудь заметного повышения общей биомассы зоопланктона в столбе воды над склоном обнаружено не было. На выполненных разрезах биомасса увеличивалась с глубиной. Биомасса в верхнем 100-метровом слое, где в основном был сосредоточен зоопланктон, практически не изменялась на разрезе “Восточный”, составляя 3.5 ± 1.7 , 4.3 ± 2.0 , 4.4 ± 1.7 г сухого веса $\cdot \text{м}^{-2}$ на шельфе, склоне, в глубоководном районе соответственно. На разрезе “Западный” средняя биомасса в слое

над склоном (5.6 ± 2.4 г сухого веса $\cdot \text{м}^{-2}$) была выше, чем на шельфе (2.1 ± 0.6 г сухого веса $\cdot \text{м}^{-2}$) и практически не отличалась от величин в глубоководной области (4.8 ± 0.8 г сухого веса $\cdot \text{м}^{-2}$).

В большинстве исследований распределения зоопланктона моря Лаптевых также не было обнаружено заметного повышения концентрации в области склона. Так, в работе [41] увеличение биомассы зоопланктона в столбе воды на четырех разрезах в разных районах моря Лаптевых в августе–сентябре 1993 г. напрямую зависело от глубины. В верхнем 50-метровом слое, где была сосредоточена основная масса зоопланктона, аккумуляции над склоном также не было обнаружено. В северо-западной части моря Лаптевых в 1995 г. биомасса зоопланктона на разрезе внешний шельф – континентальный склон – глубоководный район бассейна Нансена была практически одинакова во всех районах [43, рис. 4, разрез В]. Средняя биомасса, рассчитанная нами с учетом глубины обловленного слоя, уменьшалась от 29 мг сухого веса $\cdot \text{м}^{-3}$ на шельфе до 11 мг сухого веса $\cdot \text{м}^{-3}$ над склоном и 4 мг сухого веса $\cdot \text{м}^{-3}$ в глубоководном районе. В восточной части моря в сентябре 2015 г. максимум биомассы в верхнем 100-метровом слое был над глубинами около 2000 м [1]. В другой экспедиции, проведенной в тот же период в восточной части моря Лаптевых, биомасса зоопланктона на шельфе и в области склона практически не различалась [3]. В западной части моря максимальная величина биомассы в сентябре 2017 г. была найдена на внутреннем шельфе и на станции у кромки шельфа [52]. Следует отметить, что на этой станции двадцатью днями ранее биомасса была почти в 3 раза меньше, что дает представление о масштабах временной изменчивости в этих районах, что в первую очередь свойственно фронтальным областям. Судя по этим данным, повышенной концентрации зоопланктона в области континентального склона в море Лаптевых не наблюдалось.

В других морях Сибирской Арктики феномен концентрации зоопланктона в области континентального склона проявлялся в разной степени. В Карском море на границе с морем Лаптевых на разрезе внешний шельф – континентальный склон – глубоководный район бассейна Нансена, выполненном в августе–сентябре 1995 г., общая биомасса зоопланктона в столбе воды над склоном заметно возрастала [43, рис. 4, разрез А]. Однако средняя биомасса, рассчитанная нами с учетом глубины обловленного слоя, уменьшалась

от 53 на шельфе до 33 мг сухого веса $\cdot \text{м}^{-3}$ над склоном. Выраженный максимум биомассы зоопланктона в сентябре 2007 г. и 2011 г., приуроченный к фронтальной зоне над склоном желоба Св. Анны, описан в работе [12]. Наиболее отчетливо этот максимум проявился в слоях 0–50 м и 0–100 м, где биомасса зоопланктона над склоном в разы превышала величины, измеренные на шельфе и в глубоководных районах желоба. При этом следует отметить, что увеличение биомассы над склоном происходило главным образом за счет мелких ювенильных стадий крылоногих моллюсков *Limacina helicina*, чей вклад в суммарную биомассу зоопланктона составлял 50–90% в слое 0–50 м [12]. По-видимому, выраженные градиенты гидрофизических параметров в склоновой фронтальной зоне способствуют концентрации молоди этого вида, пик размножения которого в Арктике приходится на конец лета [28].

В Восточно-Сибирском море максимальная величина биомассы зоопланктона в сентябре 2015 г. (71 мг сухого веса $\cdot \text{м}^{-3}$) была отмечена на внешнем шельфе, “близко к бровке шельфа”, на глубинах около 150 м [24], что, по мнению авторов, согласуется с представлениями об обогащении зоопланктоном области евразийского континентального склона. На наш взгляд, это утверждение не совсем обосновано, поскольку, исходя из данных цитируемой работы [24], биомасса зоопланктона на бровке шельфа и непосредственно в области склона (глубины ≥ 200 м) была существенно ниже (38 и 22 мг сухого веса $\cdot \text{м}^{-3}$ соответственно).

Таким образом, только в одном из рассмотренных исследований выявлено достоверное повышение биомассы зоопланктона в районе склона [12]. Это говорит о том, что “эффект склона” в морях Сибирской Арктики проявляется далеко не всегда и может быть вызван не только гидрофизическими, но и биологическими причинами. Необходимо также иметь в виду короткопериодную изменчивость (от часов до нескольких суток) распределения и обилия зоопланктона (настоящая работа, [1]), которая может быть обусловлена, в том числе, формированием локальных вихрей в высокоградиентных зонах в области склона и пространственной флуктуацией самих градиентных зон [15, 56].

Распределение и возрастная структура популяций доминирующих видов. *Calanus glacialis*. Этот вид вносил основной вклад в биомассу зоопланктона и в значительной степени определял характер

распределения зоопланктона в исследованном районе, что ранее было показано для разных районов арктического бассейна [20, 29, 41, 59]. В море Лаптевых численность популяции этого вида в столбе воды была максимальной на внешнем шельфе и над склоном, резко снижаясь в глубоководной области [42]. По нашим данным, максимальная численность популяции в столбе воды ($\text{экз} \cdot \text{м}^{-2}$) была также отмечена в области континентального склона, но концентрация ($\text{экз} \cdot \text{м}^{-3}$) была наивысшей на внешнем шельфе (см. рис. 6). По всей вероятности, сходная закономерность была бы получена по данным [42] при расчете концентрации в столбе воды.

Обращают на себя внимание более высокая численность *Calanus glacialis* на шельфе разреза “Восточный”, что связано с высокой долей (> 50%) младших возрастных стадий (C1–CII) в популяции. На разрезе “Западный” популяция была представлена старшими возрастными стадиями (CV–CVI). Сходные различия возрастной структуры на шельфе восточной и западной части моря были описаны [41, 42]. Авторы объясняли это более ранним освобождением ото льда и благоприятными условиями питания *C. glacialis* в восточной части моря. При позднем освобождении ото льда шельфа западной части моря размножение задержалось, или его совсем не было, а популяция была представлена старшими возрастными стадиями.

Во время нашего исследования освобождение шельфа на западе произошло позже, и можно было бы предположить, что в этом районе размножения *Calanus glacialis* еще не было. Следует иметь в виду, что 2018 г. был одним из наиболее теплых в море Лаптевых с начала XXI в., когда большая часть акватории полностью освободилась ото льда к началу августа, а шельф и область склона западной части — в первых числах июля. В типичные годы освобождение ото льда происходило на 20–40 сут позже. Так, в 2017 г. западный шельф и область склона освободились в конце июля — начале августа [52], т. е. на 3–4 недели позже, чем в 2018 г. Несмотря на поздний сход льда, доля младших копеподитных стадий в конце августа 2017 г. превышала 30%, что говорит о прошедшем успешном размножении популяции. Сравнение двух лет позволяет предположить, что в нашем случае к началу сентября популяция *C. glacialis* уже развилась до старших стадий, способных перезимовать. Более ранняя стадия развития популяции на “восточном” шельфе может быть

связана с несовпадением времени размножения *C. glacialis* с периодом обилия корма [46, 61, 68].

Демографическая структура в глубоководной области на разрезе “Восточный” существенно отличается от таковой на шельфе. Эти результаты указывают на то, что в этом районе вынос *C. glacialis* из районов шельфа в глубоководную часть моря незначителен. Отметим, что возрастная структура популяции вида в глубоководной области двух разрезов практически одинакова. Причиной тому может служить адвекция с поверхностными арктическими водами с северо-запада на юго-восток [32]. В пользу этого предположения говорит то, что основная часть популяции над склоном и в глубоководных районах была сосредоточена в поверхностных слоях (см. рис. 7, 8).

C. finmarchicus. По традиционным представлениям, этот вид приносится в море Лаптевых водами атлантического происхождения, является экспатриантом и не размножается [37, 43]. Численность этого вида в тот же сезон (сентябрь) в 90-х годах прошлого века над склоном и в глубоководной области была значительно ниже, чем *C. glacialis* и не превышала $2000 \text{ экз} \cdot \text{м}^{-2}$ [32]. По данным этих авторов, популяция *C. finmarchicus*, представленная особями старших возрастных стадий, была в основном приурочена к верхнему 50-метровому слою. По сравнению с этими данными численность популяции в 2018 г. (в среднем $1800 \text{ экз} \cdot \text{м}^{-2}$) осталась на прежнем уровне, но максимальная концентрация отмечена глубже — в слое 500–100 м. Популяция, как и в работе [32], была составлена из CV и самок во всех исследованных районах, кроме шельфа разреза “Западный”, где младшие стадии (C1–CII) составляли около 50% общей численности. Похожая возрастная структура *C. finmarchicus* была отмечена неделей раньше в проливе Вилькицкого, где около 30% численности популяции составляли особи C1–CII (наши неопубликованные данные). Это дает основание предположить, что один из путей попадания *C. finmarchicus* в море Лаптевых — принос вида на лаптевский шельф из Карского моря через пролив Вилькицкого.

В отличие от шельфа адвекция *C. finmarchicus* в область склона и глубоководные районы моря Лаптевых, вероятно, происходит с водами атлантического происхождения, распространяющимися вдоль материкового склона на глубине от 100 до 1000 м. С этим предположением согласуется нахождение ядра популяции на глубине 500–100 м.

***C. hyperboreus*.** Популяция этого крупного калануса отличалась сравнительно невысокой численностью. Наши оценки суммарной численности популяции в столбе воды ($600\text{--}5500 \text{ экз} \cdot \text{м}^{-2}$) в области склона и глубоководных районах моря Лаптевых практически совпадают с величинами ($900\text{--}5000 \text{ экз} \cdot \text{м}^{-2}$), полученными в глубоководной области центрального арктического бассейна [31]. Распределение этого вида на разрезах характеризовалось заметным повышением вклада в суммарную биомассу зоопланктона в глубоководных районах. Сходные данные были получены в работе [41], согласно которым доля *C. hyperboreus* в биомассе зоопланктона возрастала с 4% на шельфе до 10% над склоном и 28% в глубоководных районах моря Лаптевых. В наших наблюдениях популяция характеризовалась доминированием зимующих стадий (CIV–CVI), что аналогично структуре, описанной для этого вида в море Лаптевых в сентябре 1993 г. [41]. Поскольку *C. hyperboreus* размножается в глубине с ноября по март [33], а максимум численности молоди в арктических морях приходится на май–июнь, популяция к концу августа, как правило, представлена опустившимися в глубокие слои зимующими стадиями [30]. В нашем случае большая часть популяции *C. hyperboreus* также была сосредоточена глубже 500 м.

***Metridia longa*.** В отличие от трех видов каланусов распределение численности этого вида характеризовалось выраженным максимумом над склоном на обоих разрезах, что согласуется с представлениями о характере распределения *Metridia longa* в евразийской части Северного Ледовитого океана [7, 43]. Вклад вида в общую биомассу зоопланктона в области склона достигал 14–20%, снижаясь в глубокой области до 8–10%, а на шельфе до < 2%. В популяции присутствовали все копепоидитные стадии в разных пропорциях, что можно объяснить особенностями жизненного цикла вида: отсутствие диапаузы и растянутый период размножения [7, 18, 64]. Влияние сроков освобождения разных районов ото льда на демографию этого вида не прослеживалось. Младшие копепоидитные стадии присутствовали в районе шельфа на разрезе “Восточный”, рано освободившемся ото льда, и в глубоководных районах разреза “Западный”, освободившихся ото льда на 1–2 месяца позже. Отсутствие влияния ледового режима на сезонное развитие популяции *M. longa* было также показано для восточной части Карского моря [5, 23].

Характер вертикального распределения *M. longa* с максимумом в глубоких слоях воды и суточными миграциями старших стадий согласуется с распределением, описанным в ряде работ [16, 19, 23].

Питание массовых видов зоопланктона и выедание фитопланктона. На фоне низкой концентрации хлорофилла-а ($0.2\text{--}0.45 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$) и высокой доли в нем пикофитопланктона (40–67%) [10] уровень потребления фитопланктона размерной группы > 3 мкм исследованными видами зоопланктона был невысоким и практически не различался в разных районах. Удельный суточный рацион *Calanus hyperboreus*, *C. finmarchicus* и *Metridia longa* был ниже энергетических затрат на метаболизм ($0.6\text{--}0.8\%$ углерода тела), рассчитанных по данным [14] при средней температуре поверхностного 50-метрового слоя (0°C). Удельный суточный рацион младших копепоидитных стадий *C. glacialis* ($2.0\text{--}3.0\%$ углерода тела) с учетом усвояемости фитопланктона 0.6 [51] также не покрывал энергетических затрат на метаболизм ($1.6\text{--}1.9\%$ углерода тела). Недостаток энергии, получаемой с растительной пищей разными видами *Calanus* и *Metridia longa*, также отмечался для районов шельфа и континентального склона западной части моря Лаптевых в сентябре 2017 г. [52]. При этом, по данным этих авторов, популяция *C. glacialis* активно развивалась. Это послужило основанием предположить, что копепоиды успешно использовали альтернативные источники питания [52]. Способность растительноядного зоопланктона активно потреблять простейших и частицы детрита при уменьшении концентрации фитопланктона была показана в ряде работ [47, 67]. По нашим оценкам, эти источники могут составлять до 70% суточного рациона в период с низкой биомассой фитопланктона [53]. В этом случае величина рациона исследованных видов, даже с учетом усвояемости, будет существенно выше затрат на обмен, что обеспечит копеподам возможность расти и накапливать резервные вещества.

Полученные в настоящем исследовании оценки выедания зоопланктоном биомассы и продукции фитопланктона в области шельфа и склона моря Лаптевых (1–8% и 3–85% соответственно) близки к величинам, полученным ранее в этих районах ($0.3\text{--}8\%$ и $3\text{--}80\%$) в 2017 г. [52]. Оценки выедания (4–6% биомассы и 35–50% первичной продукции), полученные впервые для глубоководного района, укладываются в диапазон величин для шельфа и континентального склона.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Вопреки существующему представлению о повышенной биомассе зоопланктона над континентальным склоном Арктических морей, полученные данные по морю Лаптевых, проанализированные вместе с литературными данными, не выявили существенного увеличения биомассы в этой области. Численность доминирующих видов зоопланктона по-разному изменялась при продвижении от шельфа в глубокое море: у *Calanus glacialis* и *C. finmarchicus* она была выше на шельфе, у *C. hyperboreus* наблюдалась тенденция к повышению обилия в глубоководной области, *Metridia longa* была наиболее многочисленна над склоном. Анализ опубликованных данных по другим морям сибирской Арктики предполагает, что феномен концентрации зоопланктона в области континентального склона — явление отнюдь не повсеместное, так как является следствием специфики не только гидрофизических условий, но и жизненных циклов отдельных видов. Увеличение биомассы мезопланктона в области континентального склона и глубоководных районах моря Лаптевых по сравнению с 90-ми годами прошлого века согласуется с представлением о повышении обилия зоопланктона на фоне происходящего в Арктике раннего освобождения ото льда и сокращения ледовитости.

Сроки освобождения ото льда существенно влияли на сезонное развитие популяции *Calanus glacialis* и практически не влияли на популяции *C. hyperboreus* (многолетний жизненный цикл с размножением на глубине) и *Metridia longa* (растянутый период размножения). Считаемся аллохтонным в море Лаптевых вид *C. finmarchicus* может заноситься на шельф с водами Карского моря через пролив Вилькицкого, а на склон и в глубоководные районы — с атлантическими водами с северо-запада.

Величина суточных рационов за счет питания фитопланктоном была невысокой во всех рассматриваемых биотопах и не обеспечивала энергетических трат на дыхание. Однако, если учитывать альтернативные источники питания, которые по нашим предшествующим данным могут составлять 70% рациона, получаемой энергии может хватать не только на метаболизм, но и на рост и аккумуляцию резервов для диапаузы. Межгодовые различия во времени освобождения акватории ото льда практически не отразились на интенсивности питания зоопланктона и роли в выедании фитопланктона.

Благодарности. Авторы благодарят экипаж НИС “Академик Мстислав Келдыш”. Мы выражаем искреннюю признательность А.Б. Демидову и И.Н. Сухановой за предоставленные материалы.

Финансирование работы. Данная работа финансировалась за счет средств Федеральной научно-технической целевой программы: государственное задание FMWE-2024-0021. Экспедиционные исследования проведены при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования РФ (целевое финансирование на проведение морских экспедиционных исследований): государственное задание № 075-00697025-00 от 26.12.2024.

Соблюдение этических стандартов. В данной работе отсутствуют исследования человека или позвоночных животных.

Конфликт интересов. Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Арашкевич Е.Г., Дриц А.В., Пастернак А.Ф. и др. Распределение и питание растительного зоопланктона в море Лаптевых // Океанология. 2018. Т. 58. № 3. С. 404–419. DOI: 10.7868/S0030157418030061.
2. Ветров А.А., Романкевич Е.А., Беляев Н.А. Хлорофилл, первичная продукция, потоки и баланс органического углерода в море Лаптевых // Геохимия. 2008. Т. 10. С. 1122–1130.
3. Горбатенко К.М., Кияшко С.И. Состав зоопланктона и трофический статус гидробионтов моря Лаптевых и Восточно-Сибирского моря // Океанология. 2019. Т. 59. № 6. С. 987–997.
4. Демидов А.Б., Шеберстов С.В., Гагарин В.И. Сезонная изменчивость и оценка годовой величины первичной продукции фитопланктона в море Лаптевых по данным сканера modis-aqua // Исследование Земли из космоса. 2019. Т. 6. С. 48–65. <https://doi.org/10.31857/S0205-96142019648-65>
5. Дриц А.В., Арашкевич Е.Г., Никишина А.Б. и др. Питание массовых видов мезозоопланктона и их роль в выедании фитопланктона в Енисейском эстуарии в осенний сезон // Океанология. 2015. Т. 55. № 4. С. 632–642. DOI: 10.7868/S0030157415040048.
6. Дружкова Е.И., Макаревич П.Р. Исследования фитопланктона моря Лаптевых: история и современность // Труды КНЦ РАН. 2013. Т. 1. № 14. С. 71–79.
7. Кособокова К.Н. Зоопланктон Арктического бассейна. Структура сообществ, экология, закономерности распределения. М.: ГЕОС, 2012. 272 с.
8. Система моря Лаптевых и прилегающих морей Арктики: современное состояние и история разви-

- тия / Ред. Х. Кассенс, А.П. Лисицын, Й. Тиде и др. М.: МГУ, 2009. 605 с.
9. Суханова И.Н., Флинт М.Ф., Дружкова Е.И. и др. Фитопланктон северо-западной части Карского моря // *Океанология*. 2015. Т. 55. № 4. С. 605–619.
10. Флинт М.В., Анисимов И.М., Арашкевич Е.Г. и др. Экосистемы Карского моря и моря Лаптевых. Материалы экспедиционных исследований 2016 и 2018 гг. М.: Издатель Ерохова И.М., 2021. 368 с.
11. Флинт М.В., Арашкевич Е.Г., Артемьев В.А. и др. Экосистемы морей Сибирской Арктики. Материалы экспедиционных исследований 2015 и 2017 гг. М.: АПР, 2018. 232 с.
12. Флинт М.В., Поярков С.Г., Тимонин А.Г. и др. Структура мезопланктонного сообщества в области континентального склона желоба Святой Анны (Карское море) // *Океанология*. 2015. Т. 55. № 4. С. 643–655.
DOI: 10.7868/S0030157415040061.
13. Abramova E., Tuschling K. A 12-year study of the seasonal and interannual dynamics of mesozooplankton in the Laptev Sea: Significance of salinity regime and life cycle patterns // *Glob. Planet. Change*. 2005. V. 48. P. 141–164.
14. Arashkevich E.G., Drits A.V., Pasternak A.F. et al. Relationship between respiration rate and body weight in Arctic copepods at subzero temperature // *Oceanology*. 2024. V. 64. No. 2. P. 267–277.
DOI: 10.1134/S0001437024020024.
15. Atadzhanova O.A., Zimin A.V., Svergun E.I. et al. Sub-mesoscale eddy structures and frontal dynamics in the Barents Sea // *Physic. Oceanogr. [e-journal]*. 2018. V. 25. No. 3. P. 220–228.
DOI: 10.22449/1573-160X-2018-3-220-228.
16. Ashjian C.J., Campbell R.G., Welch H.E. et al. Annual cycle in abundance, distribution, and size in relation to hydrography of important copepod species in the western Arctic Ocean // *Deep-Sea Res. I*. 2003. V. 50. P. 1235–1261.
DOI: 10.1016/S0967-0637(03)00129-8.
17. Bluhm B.A., Janout M.A., Danielson S.L. et al. The Pan-Arctic continental slope: Sharp gradients of physical processes affect pelagic and benthic ecosystems // *Front. Mar. Sci*. 2020. V. 7:544386.
DOI: 10.3389/fmars.2020.544386.
18. Conover R.J., Huntley M. Copepods in ice-covered seas – Distribution, adaptations to seasonally limited food, metabolism, growth patterns and life cycle strategies in polar seas // *J. Mar. Sys.* 1991. V. 2. P. 1–41.
DOI: 10.1016/0924-7963(91)90011-I.
19. Daase M., Eiane K., Aksnes D.L. et al. Vertical distribution of *Calanus* spp. and *Metridia longa* at four Arctic locations // *Mar. Biol. Res.* 2008. V. 4. P. 193–207.
DOI: 10.1080/17451000801907948.
20. Diel S. On the life history of dominant copepod species (*Calanus finmarchicus*, *C. glacialis*, *C. hyperboreus*, *Metridia longa*) in the Fram Strait // *Ber. Polarforsch. (Bremerhaven)*. 1991. V. 88. P. 1–113.
21. Dmitrenko I., Kirillov S., Ivanov V. Seasonal modification of the Arctic Ocean intermediate water layer off the eastern Laptev Sea continental shelf break // *J. Geophys. Res.* 2009. V. 114.
DOI: 10.1029/2008JC005229.
22. Drits A., Pasternak A., Arashkevich E. et al. Timing of ice retreat determines summer state of zooplankton community in the Ob Estuary (the Kara Sea, Siberian Arctic) // *Diversity*. 2023. V. 15. No. 674.
<https://doi.org/10.3390/d15050674>
23. Drits A.V., Pasternak A.F., Arashkevich E.G. et al. Zooplankton of the Eastern Kara Sea: Response to a short ice-free period // *Oceanology*. 2023. V. 63. S. 1. P. S174–S187.
DOI: 10.1134/S0001437023070020 6.
24. Ershova E.A., Kosobokova K.N. Cross-shelf structure and distribution of mesozooplankton communities in the East-Siberian Sea and the adjacent Arctic Ocean // *Pol. Biol.* 2019. V. 42. No. 7. P. 1353–1367.
<https://doi.org/10.1007/s00300-0-019-02523-2>
25. Fahl K., Cremer H., Erlenkeuser H. et al. Sources and pathways of organic carbon in the modern Laptev Sea (Arctic Ocean): implications from biological, geochemical and geological data // *Polarforschung*. 1999. V. 69. P. 193–205.
26. Falk-Petersen S., Pavlov V., Berge J. et al. At the rainbow's end: high productivity fueled by winter upwelling along an Arctic shelf // *Pol. Biol.* 2015. V. 38. P. 5–11.
DOI: 10.1007/s00300-014-1482-1.
27. Flint M.V., Sukhanova I.A., Kopylov A.I. et al. Plankton distribution associated with frontal zones in the vicinity of the Pribilof Islands // *Deep-Sea Res. II*. 2002. V. 49. No. 26. P. 6069–6093.
28. Gannefors C., Böer M., Kattner G. et al. The Arctic sea butterfly *Limacina helicina*: lipids and life strategy // *Mar. Biol.* 2005. V. 147. P. 169–177.
29. Hirche H.J. Distribution of dominant calanoid copepod species in the Greenland Sea during late fall // *Pol. Biol.* 1991. V. 11. P. 351–362.
30. Hirche H.J. Life cycle of the copepod *Calanus hyperboreus* in the Greenland Sea // *Mar. Biol.* 1997. V. 128. P. 607–618.
31. Hirche H.J., Ershova E.A., Kosobokova K.N. et al. From fringe to basin: unravelling the survival strategies of *Calanus hyperboreus* and *C. glacialis* in the Arctic Ocean // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2024. V. 745. P. 41–57.
<https://doi.org/10.3354/meps14665>
32. Hirche H.J., Kosobokova K.N. Distribution of *Calanus finmarchicus* in the northern North Atlantic and Arctic Ocean – expatriation and potential colonization // *Deep-Sea Res. Part II*. 2007. V. 54. P. 2729–2747.
33. Hirche H.J., Niehoff B. Reproduction of the Arctic copepod *Calanus hyperboreus* in the Greenland Sea: Field and laboratory observations // *Pol. Biol.* 1996. V. 16. P. 209–219.
34. Hop H., Wold A., Vihtakari M. et al. Zooplankton in Kongsfjorden (1996–2016) in relation to climate

- change // The Ecosystem of Kongsfjorden, Svalbard. Adv. Pol. Ecol. V. 2 / Eds. H. Hop, C. Wiencke. 2019. https://doi.org/10.1007/978-3-319-46425-1_7
35. Huskin I., Anadón R., Álvarez-Marqués F. et al. Ingestion, faecal pellet and egg production rates of *Calanus helgolandicus* feeding coccolithophorid versus non-coccolithophorid diets // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2000. V. 248. No. 2. P. 239–254. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(00\)00167-2](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(00)00167-2)
 36. Jakobsen M., Grantz A., Kristoffersen Y. et al. “The Arctic ocean: Boundary conditions and background information”, in The organic carbon cycle in the Arctic ocean. Eds. R. Stein, R.W. MacDonald (Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2004), pp. 1–32.
 37. Jaschnov W.A. 1970. Distribution of *Calanus* species in the seas of the Northern Hemisphere // Intern.Rev. Hydrobiologie. V. 55. P. 197–212.
 38. Irigoien X. Gut clearance rate constant, temperature and initial gut contents: a review // J. Plank. Res. 1998. V. 20. No. 5. P. 997–1003. DOI: 10.1093/plankt/20.5.997.
 39. Kassens H., Dmitrenko I.A., Rachold V. et al. Russian and German scientists explore the Arctic’s Laptev Sea and its climate system // EOS, Trans., Am. Geophys. Union. 1998. V. 79. P. 317–323.
 40. Kassens H., Volkmann-Lark K. Russian-German co-operation. Laptev-Sea System: Expedition TRANS-DRIFT XV, March 15 – April 28, 2009. Cruise report. 2010. <https://oceanrep.geomar.de/id/eprint/28438/1/FB-TRANSDRIFT-XV>
 41. Kosobokova R.N., Hanssen H., Hirche H.-J. et al. Composition and distribution of zooplankton in the Laptev Sea and adjacent Nansen Basin during summer, 1993 // Pol. Biol. 1998. V. 19. P. 63–76.
 42. Kosobokova K.N., Hirche H.-J. Reproduction of *Calanus glacialis* in the Laptev Sea, Arctic Ocean // Pol. Biol. 2001. V. 24. P. 33–43.
 43. Kosobokova K.N., Hirche H.-J. Biomass of zooplankton in the eastern Arctic Ocean – A baseline study // Prog. Oceanogr. 2009. V. 82. P. 265–280.
 44. Kwasniewski S., Hop H., Falk-Petersen S. et al. Distribution of *Calanus* species in Kongsfjorden, a glacial fjord in Svalbard // J. Plank. Res. 2003. V. 25. P. 1–20. DOI: 10.1093/plankt/25.1.1.
 45. Kwok R., Markus T., Kurtz N.T. et al. Surface height and sea ice freeboard of the Arctic Ocean from ICESat-2: Characteristics and early results // J. Geophys. Res. Oceans. 2019. V. 124. P. 6942–6959.
 46. Leu E., Søreide J.E., Hessen D.O. et al. Consequences of changing sea-ice cover for primary and secondary producers in the European Arctic shelf seas: timing, quantity, and quality // Prog. Oceanogr. 2011. V. 90. P. 18–32. DOI: 10.1016/j.pocean.2011.02.004.
 47. Levinsen H., Turner J.T., Nielsen T.G. et al. On the trophic coupling between protists and copepods in arctic marine ecosystems // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2000. V. 204. P. 65–77. DOI: 10.3354/meps204065.
 48. Lischka S., Knickmeier K., Hagen W. Mesozooplankton assemblages in the shallow Arctic Laptev Sea // Pol. Biol. 2001. V. 24. P. 186–199.
 49. Mackas D.L., Bohrer R.N. Fluorescence analysis of zooplankton gut contents and investigation of diel feeding patterns // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1976. V. 25. P. 77–85.
 50. Matsuno K., Yamaguchi A., Hirawake T. et al. Year-to-year changes of the mesozooplankton community in the Chukchi Sea during summers of 1991, 1992 and 2007, 2008 // Pol. Biol. 2011. V. 34. P. 1349–1360.
 51. Mauchline J. The Biology of Calanoid Copepods; Academic Press: San Diego, CA, USA, 1998.
 52. Pasternak A., Drits A., Arashkevich E. et al. Differential impact of the Khatanga and Lena (Laptev Sea) runoff on the distribution and grazing of zooplankton // Front. Mar. Sci. 2022. V. 9. 881383. DOI: 10.3389/fmars.2022.881383.
 53. Pasternak A., Drits A., Arashkevich E. et al. Zooplankton of the Kara Sea in early spring: abundance, demography, feeding and reproduction of dominant copepods *Calanus* spp. and *Metridia longa* in relation to ice retreat // Cont. Shelf Res. (in press).
 54. Pavlov V.K., Timokhov L.A., Baskakov G.A. et al. Hydrometeorological regime of the Kara, Laptev, and East-Siberian seas / Technical Memorandum, APL-UW TM 1-96. St. Seattle, WA: Applied Physics Laboratory, University of Washington, 1996.
 55. Peters J., Tuschling K., Brandt A. Zooplankton in the Arctic Laptev Sea – Feeding ecology as indicated by fatty acid composition // J. Plank. Res. 2004. V. 26. P. 227–234. DOI: 10.1093/plankt/fbh017.
 56. Pnyushkov A.V., Polyakov I.V., Padman L. et al. Structure and dynamics of mesoscale eddies over the Laptev Sea continental slope in the Arctic Ocean // Ocean Sci. 2018. V. 14. P. 1329–1347. <https://doi.org/10.5194/os-14-1329-2018>
 57. Polyakov I.V., Pnyushkov A.V., Alkire M.B. et al. Greater role for Atlantic inflows on sea-ice loss in the Eurasian Basin of the Arctic Ocean // Science. 2017. V. 356. P. 285–291. DOI: 10.1126/science.aai8204.
 58. Rudels B. Arctic Ocean circulation, processes and water masses: A description of observations and ideas with focus on the period prior to the International Polar Year 2007–2009 // Prog. Oceanogr. 2015. V. 132. P. 22–67. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2013.11.006>
 59. Smith S.L. Copepods in Fram Strait in summer: distribution, feeding and metabolism // J. mar. Res. 1988. V. 46. P. 145–181.
 60. Sorokin Yu.I., Sorokin P.Yu. Plankton and primary production in the Lena river estuary and in the south-

- eastern Laptev Sea // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 1996. V. 43. P. 399–418.
61. Søreide J.E., Falk-Petersen S., Hegseth E.N. et al. Seasonal feeding strategies of *Calanus* in the high-Arctic Svalbard region // Deep-Sea Res. II. 2008. V. 55. P. 2225–2244.
DOI: 10.1016/j.dsr2.2008.05.024.
 62. Springer A.M., McRoy C.P., Flint M.V. The Bering Sea Green Belt: shelf-edge processes and ecosystem production // Fish. Oceanogr. 1996. V. 5. P. 205–223.
 63. Stroeve J.C., Kattsov V., Barrett A.P. et al. Trends in Arctic sea ice extent from CMIP5, CMIP3 and observations // Geophys. Res. Lett. 2012. V. 39: L16502.
DOI: 10.1029/2012GL052676.
 64. Tande K.S., Grønvik S. Ecological investigations on the zooplankton community of Balsfjorden, northern Norway: sex ratio and gonad maturation cycle in the copepod *Metridia longa* (Lubbock) // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1983. V. 71. P. 43–54.
[https://doi.org/ 10.1016/0022-0981\(83\)90103-X](https://doi.org/10.1016/0022-0981(83)90103-X)
 65. Timofeev S.P. The Laptev Sea zooplankton: a Review (1996) // Ber. Polarforsch. 1998. V. 287. P. 80–99.
 66. Tremblay T.E., Raimbault P., Garcia N. et al. Impact of river discharge, upwelling and vertical mixing on the nutrient loading and productivity of the Canadian Beaufort shelf // Biogeoscience. 2014. V. 11. P. 4853–4868.
 67. van der Jagt H., Wiedmann I., Hildebrandt N. et al. Aggregate feeding by the copepods *Calanus* and *Pseudocalanus* controls carbon flux attenuation in the Arctic shelf sea during the productive period // Front. Mar. Sci. 2020. V. 7.
DOI: 10.3389/fmars.2020.543124.
 68. Varpe Ø. Fitness and phenology: annual routines and zooplankton adaptations to seasonal cycles // J. Plankt. Res. 2012. V. 34. P. 267–276.
[https://doi.org/ 10.1093/plankt/fbr108](https://doi.org/10.1093/plankt/fbr108)
 69. Wassmann P., Carmack E., Kosobokova K.N. et al. The contiguous domains of Arctic Ocean advection: trails of life and death // Prog. Oceanogr. 2015. V. 139. P. 42–65.
DOI: 10.1016/j.pocan.2015.06.011.
 70. Williams W.J., Carmack E.C. The ‘interior’ shelves of the Arctic Ocean: Physical oceanographic setting, climatology and effects of sea-ice retreat on cross-shelf exchange // Progr. Oceanogr. 2015. V. 139. P. 24–31.
DOI: 10.1016/j.pocan.

ZOOPLANKTON OF THE LAPTEV SEA: IS THE “EFFECT OF THE CONTINENTAL SLOPE” MANIFESTED IN THE DISTRIBUTION, FEEDING ACTIVITY AND GRAZING IMPACT ON PHYTOPLANKTON?

A. V. Drits*, A. F. Pasternak, E. G. Arashkevich, A. A. Nedospasov,
D. D. Osipova, M. V. Flint

Shirshov Institute of Oceanology Russian Academy of Science, Moscow, Russia

*e-mail: adrits@mail.ru

Mesozooplankton composition, distribution, and grazing in the areas of the continental slope, outer shelf and deep basin of the Laptev Sea were studied. Data were obtained in August–September 2018 during the cruise # 72 of the RV Akademik Mstislav Keldysh at two quasi-meridional sections. Zooplankton biomass (DW) in the 0–bottom layer increased with depth from 3–5 g·m⁻² on the shelf to 9–17 g·m⁻² above the slope and 12–17 g·m⁻² in deep-water areas. Over the shelf and slope, the share of *Calanus glacialis* in the total biomass was 80% and 45%, and it decreased to 32% in the deep-water area while *C. hyperboreus* increased to 39%. Contrary to the present concept of an of increased plankton concentration “belt” over the continental slope, no increase in the total zooplankton biomass was found in this area. Difference in the timing of the seasonal ice retreat was significant for the development of the *C. glacialis* and had virtually no effect on the population dynamics of *C. hyperboreus* and *Metridia longa*. Daily rations through herbivory did not cover metabolic expenditures. Daily zooplankton grazing impact on phytoplankton of the size fraction > 3 μm was 0.4–2% of phytoplankton biomass on the shelf, 7–10% above the slope, and 1.5–6% in the deep-water area.

Keywords: Laptev sea, zooplankton, distribution, demography, grazing, ice regime