

УДК 591.524.11 + 591.524.12 (268.45)

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЗООБЕНТОСА И ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ ПЛАНКТОНА В БАРЕНЦЕВОМ МОРЕ

© 2003 г. С. Г. Денисенко¹, О. В. Титов²¹Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург²Полярный научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии им. Н.М. Книповича, Мурманск

Поступила в редакцию 19.07.1999 г., после доработки 24.09.2001 г.

На основе статистического анализа количественных данных о биомассе зообентоса и первичной продукции планктона делается попытка объяснить закономерности пространственного распределения зообентоса в Баренцевом море. Построены компьютерные карты распределения зообентоса по материалам бентосных съемок 1924–1932 и 1968–1970 гг. Уточнены интегральные величины средней биомассы зообентоса для этих периодов исследований. Смоделировано распределение вертикального потока органического детрита в Баренцевом море при допущении, что седиментация органического вещества является функцией годовых величин первичной продукции и глубины моря. Годовые величины первичной продукции рассчитывались по данным о сезонной динамике содержания минерального фосфора и температуры воды. Показана зависимость распределения биомассы от интенсивности потока детрита. Рассчитано, что содержание органического углерода в зообентосе Баренцева моря составляет 4.5–5.5% от влажной фиксированной биомассы, Р/В-соотношение – 0.30 год⁻¹. Энергия, ежегодно утилизируемая донными сообществами Баренцева моря, не превышает 20–40% от вертикального потока органического детрита.

Поиск закономерностей количественного распределения зообентоса в Баренцевом море был начат вскоре после успешного внедрения отечественными гидробиологами в практику морских исследований количественных орудий лова. Высказывались мнения об обратной связи глубины места и биомассы донных животных, о зависимости последней от интенсивности вентиляции придонных слоев воды, о важной роли седиментации органического вещества в развитии зообентоса и т.п. [6, 18, 35].

Эти положения, однако, не были подкреплены статистическими выкладками. Отсутствовали сведения о распределении первичной продукции и интенсивности процессов седиментации органического вещества. Все это обуславливало дискуссионность и неоднозначность выводов, которыми завершалась попытка решения этой проблемы.

В настоящей работе исследуются закономерности количественного распределения зообентоса в Баренцевом море с использованием статистического анализа данных о биомассе зообентоса и расчетных величин первичной продукции планктона.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

К анализу были привлечены архивные материалы ЗИН РАН, ПИНРО и ИО РАН по количественному учету донной фауны Баренцева моря, собранные экспедициями ПЛАВМОРНИИа, ГОИИа и ПИНРО в 1924–1932 гг. на 550 станциях

(рис. 1а) и в 1968–1970 гг. на 417 станциях (рис. 1б). В обоих случаях результаты бентосной съемки характеризуют в основном распределение зообентоса в периоды, близкие к среднемноголетним по температуре воды в Баренцевом море. Основываясь на данных В.В. Терещенко [31] по разрезу “Кольский меридиан”, который наиболее часто используется для характеристики морского климата Баренцева моря, средняя аномалия температуры воды в 1924–1932 гг. составляла минус 0.05°C, в 1968–1970 гг. – минус 0.08°C. Орудия лова и методика отбора проб в обоих случаях были одинаковые [2].

Существующие другие многочисленные материалы по количественному учету донной фауны Баренцева моря не включены в анализ, поскольку были получены для отдельных локальных районов и значительно отстоящих друг от друга временных интервалов.

Среднемноголетние величины годовой первичной продукции рассчитаны по стехиометрической модели трансформации минерального фосфора в живое органическое вещество с использованием схемы, учитывающей регенерацию фосфора и его транспорт постоянными течениями [32–34]. При этом были использованы данные около 15000 вертикальных профилей содержания фосфатов и температуры, полученных в 1957–1998 гг. в более чем 300 экспедициях ПИНРО. В течение 1957–1998 гг. имели место как теплые, так и холодные климатические периоды, и можно пола-

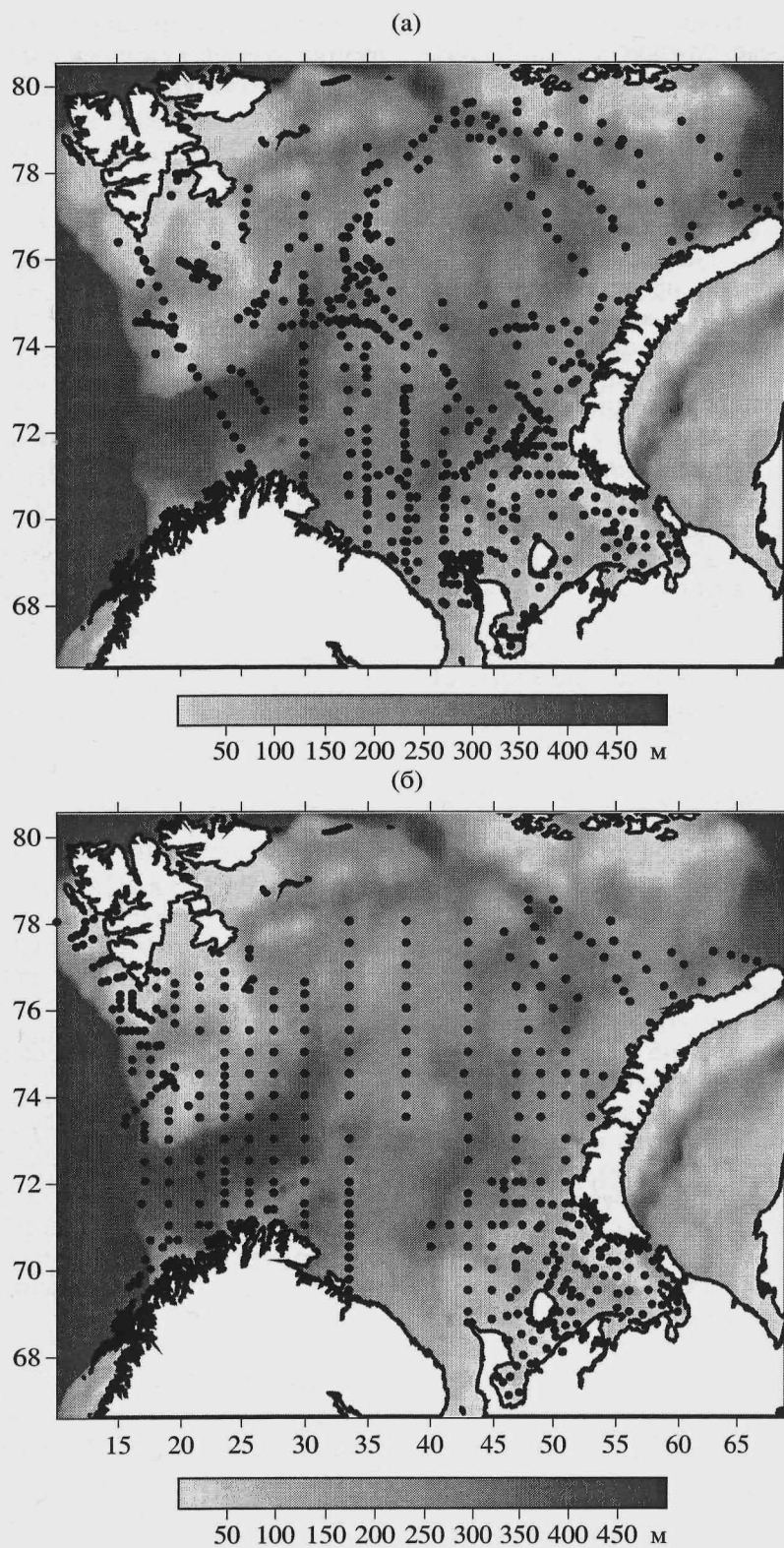


Рис. 1. Станции количественного учета зообентоса в 1924–1932 гг. (а) и в 1968–1970 гг. (б). Изолиниями и заливкой показана батиметрия, м.

гать, что исходная база данных характеризует сезонные изменения в среде, близкие к среднегодовым по климатическому критерию. Поэтому, совместный анализ пространственного распределения расчетных среднегодовых величин годовой первичной продукции и биомассы зообентоса представляется нам достаточно корректным. В пользу правомерности такого подхода свидетельствует и достаточно большая продолжительность жизни (до 10 и более лет) большинства представителей арктической донной фауны, которая если и реагирует на температурные изменения понижением или повышением биомассы, то только со значительным запаздыванием, равным средней продолжительности жизни поколения.

В отличие от схемы вычислений, представленной в предыдущих публикациях [32–34], в настоящей работе введен вероятностный учет положения ледовой кромки. Вероятность начала вегетационного периода в каждом узле регулярной сетки отождествлялась с вероятностью освобождения соответствующего участка акватории моря от ледового покрова. Данные о среднегодовой вероятности распространения границы плавающих льдов на акватории Баренцева моря заимствованы из публикаций [8, 48]. Такой учет ледовитости, по нашему мнению, улучшил оценку среднегодовых величин первичной продукции в районах, находящихся под ледовым покровом часть вегетационного периода. Конечные формулы для расчета годовых величин первичной продукции имеют вид:

$$PP_{new_i} = (\Delta F_{obs_i} + \Delta F_{adv_i}) \times 1.27;$$

$$\tau_i = 61.05 \times 0.95^{t_i};$$

$$k_i = v_i / \tau_i;$$

$$\sum_{n=1}^i PP_{tot_i} = (PP_{new_i}(1 - 0.92^{k_i}) + PP_{new_{i-1}}(1 - 0.92^{k_i + k_{i-1}}) + \dots + PP_{new_1}(1 - 0.92^{k_i + k_{i-1} + \dots + k_1}))/0.08;$$

$$PP_{tot_i} = \sum_{n=1}^i PP_{tot_i} - \sum_{n=1}^{i-1} PP_{tot_i};$$

$$PP_{tot_{year}} = \sum PP_{tot_i}, |PP_{tot_i} > 0,$$

где i – порядковый номер месяца от начала вегетационного периода; ΔF_{obs_i} – разница в концентрации фосфатов в столбе воды на начало и конец месяца, мМ/м^2 ; ΔF_{adv_i} – изменение концентраций фосфатов в столбе воды в течение месяца за счет горизонтального переноса постоянными течениями, мМ/м^2 ; t_i – средняя за месяц температура вод-

ной толщи; τ_i – время регенерации фосфатов при температуре t_i , сут; v_i – количество дней в месяце, сут; k_i – коэффициент “оборачиваемости” фосфатов; PP_{new_i} – “новая” первичная продукция, гС/м^2 месяц; PP_{tot_i} – валовая первичная продукция, гС/м^2 месяц; $PP_{tot_{year}}$ – валовая первичная продукция, гС/м^2 год.

Вертикальный поток детрита, образуемый отмирающим и потребляемым фитопланктоном, рассчитан по эмпирической модели, построенной на основе результатов регрессионного анализа данных о содержании органической взвеси в водах Баренцева, Карского, Норвежского и Гренландского морей на различных горизонтах [23, 26, 27, 41, 42, 43, 44, 51, 59]. Значимость всех регрессий оценивалась по допустимому минимальному значению коэффициентов корреляции для уровня доверительной вероятности – 0.005 [9].

Было найдено, что уменьшение концентрации взвешенного в воде органического вещества в процессе его седиментации и биологической деградации может быть аппроксимировано следующим эмпирическим уравнением ($r = 0.77$ при минимально допустимом значении – 0.49 для $n = 28$):

$$C_h = c_{\Delta t} 24.85 C_p (D_h - D_p + 21.90)^{-1.041}, \quad (1)$$

где C_h – содержание взвешенного органического вещества (гС/м^3) в воде на горизонте h , $c_{\Delta t}$ – температурная поправка для скоростей биологических процессов [6] как функция отклонения среднегодовой температуры водного столба в конкретной точке от соответствующего среднегодового значения в апреле–октябре для всего моря в целом ($+2.45^\circ\text{C}$), C_p – содержание взвешенного органического вещества в воде у верхней границы пикноклина (гС/м^3), D_h – глубина горизонта (м), D_p – глубина залегания сезонного пикноклина (м). Значение переменной D_p , связанной с глубиной моря (D_s) в конкретной точке [8], вычислялось по формуле обратной экспоненты ($r = 0.96$ при минимально допустимом значении – 0.135 для $n = 400$):

$$D_p = 65.17(1 - \exp(-0.00807 D_s)). \quad (2)$$

При выводе обоих уравнений были использованы многолетние эмпирические данные, по среднесезонной термохалинной структуре водных масс Баренцева моря в вегетационный период [25].

Конечная формула для расчета ежегодного потока детрита на дно (S_s , гС/м^2 год) после подстановки (2) в (1), замены C_p на $PP_{tot_{year}}$ и допущении, что слой фотосинтеза преимущественно ограничивается пикноклином, имеет следующий вид:

$$S_s = c_{\Delta t} 24.85 PP_{tot_{year}} \times [D_s - 39.14 + 65.17 \exp(-0.00807 D_s)]^{-1.041}, \quad (3)$$

где $PP_{tot, year}$ – первичная продукция планктона ($гС/м^2$ год). В целом полученное выражение отображает обратно экспоненциальную зависимость концентрации взвешенного органического вещества от глубины, свойственную и другим районам Мирового океана [27], но входящие в него константы, по-видимому, достаточно специфичны для Баренцева моря.

Пересчет влажной фиксированной массы зообентоса в органический углерод осуществлялся на основе эквивалентов для 45 таксономических групп в ранге от семейства до класса, которые были заимствованы нами из литературных источников или рассчитаны по опубликованным результатам инструментальных определений для нескольких сотен видов животных [10, 37, 38, 47, 50, 52].

На основе числовой информации для конкретных точек моря интерполяционным методом [24] в узлах регулярной решетки с помощью компьютера были рассчитаны значения, по которым методом GIS-технологии построены карты распределения биомассы зообентоса, годовых величин первичной продукции и вертикального потока детрита. При этом в качестве картографической основы использована электронная карта Баренцева моря цилиндрической проекции масштаба 1 : 1000000.

Сопоставление полученных карт выполнялось визуально и путем оценки скоррелированности значений в интерполяционных узлах [3]. В последнем случае, для устранения значительных погрешностей, обусловленных линейным искажением пространства в картах цилиндрической проекции, использовались значения в узлах регулярной интерполяционной решетки (сторона прямоугольной ячейки – 55 км) специально построенных карт конической проекции.

Средние величины биомассы зообентоса, первичной продукции и потока детрита для всего Баренцева моря также были рассчитаны по значениям в интерполяционных узлах карт конической проекции, поскольку распределение станций по акватории моря не было равномерным, особенно в 1924–1932 гг.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Построенные карты распределения биомассы зообентоса для разных периодов исследований (рис. 2) различаются в основном деталями и абсолютными интегральными значениями удельной биомассы, но в целом отражают одинаковые закономерности генерального распределения донной фауны в Баренцевом море. На них отчетливо выделяются зоны повышенной биомассы в районе Медвежинско-Шпицбергенского и Надеждинского мелководий, вдоль побережья Новой Земли, в Печорском море, Чешской губе, к северу от Лофотенских островов и на Центральной возвы-

шенности. Карта, построенная по материалам 1968–1970 гг., практически не отличается от карты, опубликованной Антиповой [2] по этим же материалам, но рассчитанное нами значение средней биомассы составляет $59.5 г/м^2$, а не $80 г/м^2$ [2]¹. Рассчитанное среднее значение биомассы по материалам 1924–1932 гг. ($147 г/м^2$) практически совпадает с опубликованным ранее [14]. Однако карта, построенная по тем же материалам, отличается от карты, опубликованной Бродской и Зенкевичем [6], что объясняется игнорированием названными авторами некоторых материалов по северо-западной, западной и юго-западной частям моря [5, 17, 22, 35]. В своих более поздних работах Зенкевич устраняет этот недостаток.

Различия в абсолютных значениях на обеих картах в конкретных точках могут обуславливаться как различиями в методах пробоотбора и обработки фаунистического материала, так и многолетними флуктуациями донных экосистем. Кроме того, сетки станций количественного учета в разные периоды исследований были неодинаковыми (рис. 1). Более равномерно и компактно во времени работы выполнялись в 1968–1970 гг., однако в результате утраты материалов 1-го рейса НИС “Н. Маслов” (1968) данные по южно-центральной части моря для этого периода отсутствуют. Сетка станций в 1924–1932 гг. менее равномерна и компактна во времени. Основные работы в этот период в открытой части моря были выполнены в 1927–1932 гг.

Несмотря на имеющиеся различия, распределение биомассы зообентоса на обеих картах явно демонстрирует обратную зависимость от глубины моря (рис. 1, 2). Одной из вероятных причин этого явления Идельсон [18] считал “уменьшение количества органического вещества в придонном слое воды и в грунте”. Наряду с этим Бродская и Зенкевич [6] объясняли снижение биомассы зообентоса с глубиной уменьшением “вентиляции придонных слоев воды”. Позднее, Зенкевич [13] однозначно признал ведущую роль обилия пищи в распределении зообентоса и пришел к выводу, что “общий уровень плотности поселений зообентоса обуславливается количеством питательных ресурсов” [15].

Распределение величин первичной продукции (рис. 3а) на построенной нами карте практически никак не коррелирует с распределением биомассы зообентоса и указывает лишь на то, что юго-западные районы Баренцева моря более продуктивны, нежели северо-восточные. Впрочем, такой же вывод можно сделать и при анализе карт

¹ Факт снижения биомассы в 1968–1970 гг. по сравнению с 1924–1932 гг. объясняется разными исследователями по-разному, и мы не обсуждаем существующие точки зрения в настоящей статье, поскольку этому целесообразнее посвятить отдельную публикацию.

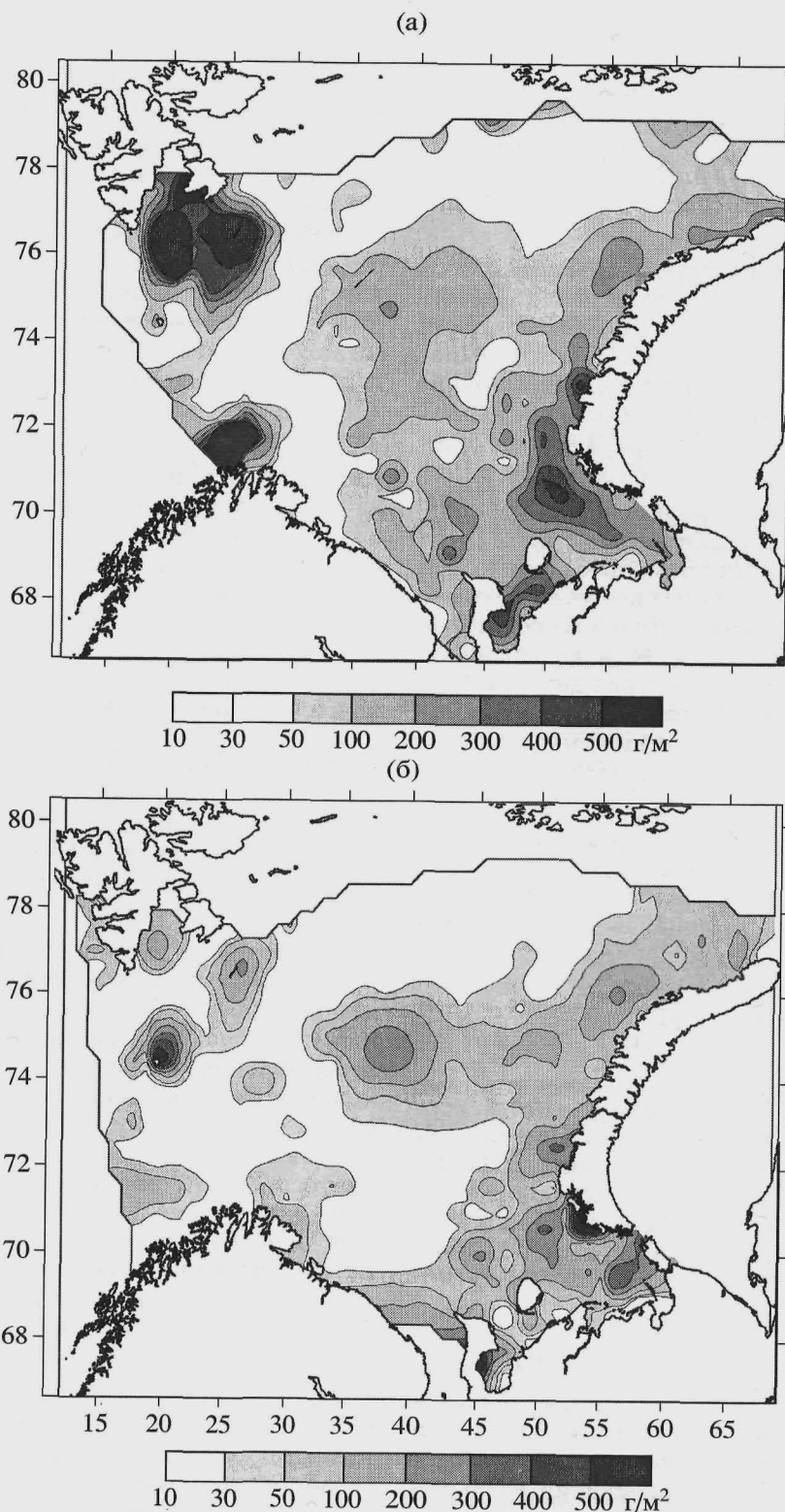


Рис. 2. Распределение биомассы зообентоса, г/м^2 , в 1924–1932 гг. (а) и в 1968–1970 гг. (б).

распределения первичной продукции по данным из литературных источников [7, 19, 53].

Несмотря на то, что оценки годовых величин первичной продукции, представленные в настоя-

щей работе превышают оценки, приводимые в других публикациях [7, 19, 53], общие тенденции пространственного распределения первичной продукции на акватории Баренцева моря схожи. Ранее постро-

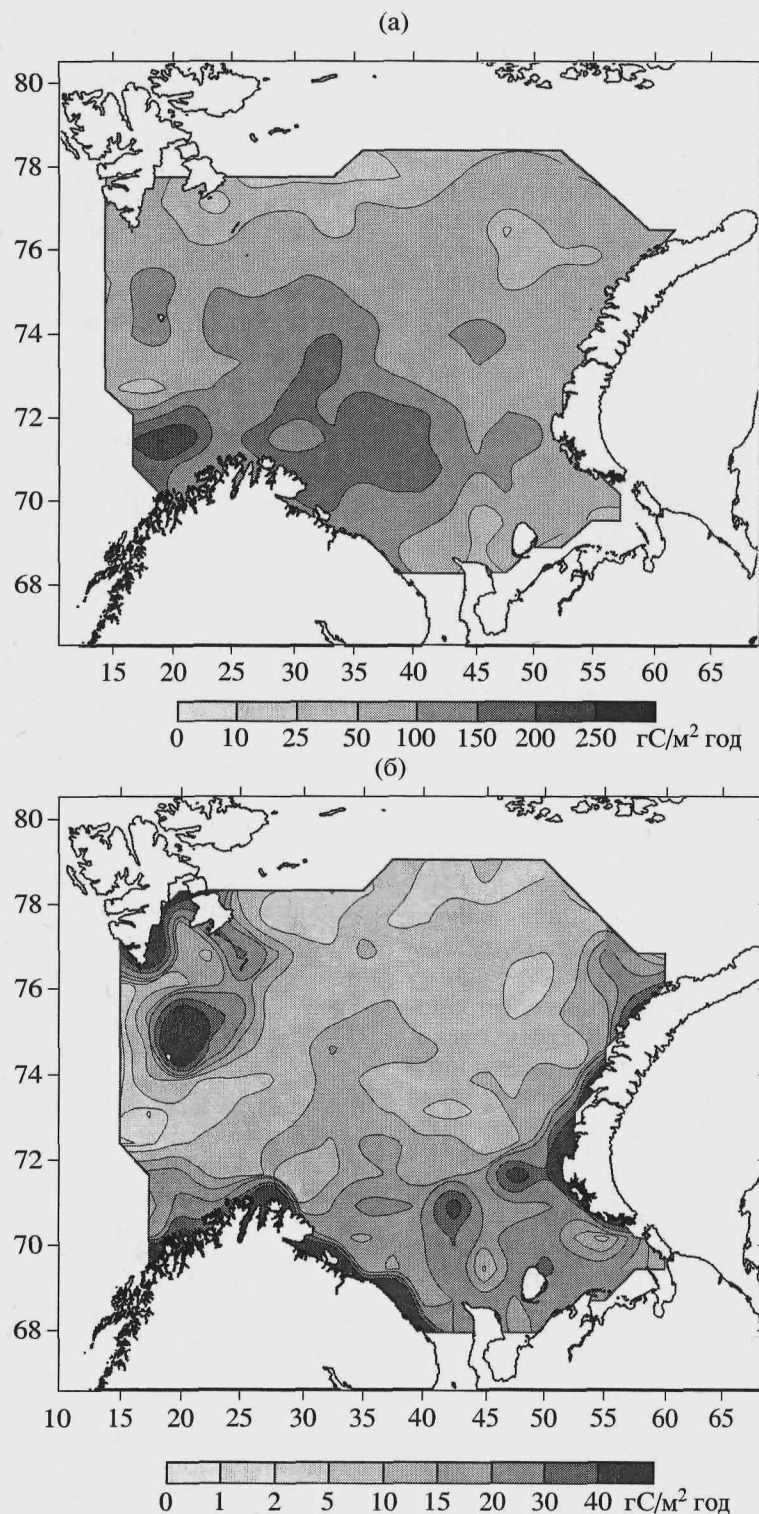


Рис. 3. Среднегодовое распределение первичной продукции, гС/м^2 год, (а) и величин потока детрита на дно, гС/м^2 год, (б) в 1957–1998 гг.

енная карта пространственного распределения среднеголетних величин первичной продукции в южной части моря по данным за отдельные месяцы [32] неплохо согласуется с полями значений,

полученных по результатам натурных наблюдений [4, 28, 29, 36], выполненных разными методами в районах, свободных от ледового покрова. При этом величины продукции, полученные по

данным об изменении содержания фосфатов, в целом, также превышают данные натурных наблюдений.

Вместе с тем не только результаты математического моделирования [49, 53], но и инструментальные полевые наблюдения с параллельным использованием различных методов могут давать существенно различающиеся величины первичной продукции *in situ* [30]. При этом часто отмечают, что радиоуглеродные измерения, или измерения другими методами, откалиброванными по радиоуглеродным, могут занижать величины первичной продукции по сравнению с гидрохимическими методами [19, 30, 39].

Учитывая допущения, сделанные при балансовых расчетах годовых величин первичной продукции в Баренцевом море, мы не рассматриваем оценки, использованные в настоящей работе, как претендующие на большую достоверность, по сравнению с другими, но подчеркиваем существенное преимущество полученных результатов, в статистической основе которых лежит многолетний массив данных инструментальных измерений по всей водной толще.

Отсутствие видимой корреляции распределения величин первичной продукции с распределением биомассы зообентоса в Баренцевом море противоречит результатам, полученным для Чукотского моря, где обнаружена явная зависимость распределения зообентоса от биомассы фитопланктона [40]. Причина этого, по нашему мнению, связана с различиями в характере донного рельефа сравниваемых морей. Дно Чукотского моря представляет собой уплощенную равнину с незначительным уклоном к центру при средней глубине немногим более 80 м. Дно Баренцева моря сильно расчленено и для него характерны перепады глубин в сотни метров при средней глубине – 200 м. Благодаря этому в различных районах моря, за счет биологической деградации, дна достигают разные доли органического вещества, продуцируемого фитопланктоном. В Чукотском море вследствие значительно меньших перепадов глубин эти доли в разных районах моря могут быть вполне сопоставимы. Поэтому связь количественного распределения зообентоса с распределением биомассы фитопланктона (пропорциональной величине первичной продукции) там не маскируется фактором глубины и проявляется весьма отчетливо.

Распределение величин потока детрита на дно в Баренцевом море (рис. 3б), в отличие от величин первичной продукции, демонстрирует большее сходство с распределением биомассы зообентоса. При этом четко выделяются три зоны интенсивной седиментации органического вещества: на северо-западе моря, в центре, в южной, юго-восточной и восточной частях.

Несмотря на большую разницу в энергетической ценности разных животных, связь энергетического эквивалента суммарной биомассы зообентоса с его влажной фиксированной массой, как и предполагалось, близка к функциональной ($r = 0.99$ при минимально допустимом значении – 0.16 для $n = 417$). По этой причине карты распределения биомассы зообентоса в единицах энергетического эквивалента очень сходны с картами распределения влажной биомассы (рис. 4а). Соответствующая линия регрессии для эмпирических данных может быть аппроксимирована следующим уравнением:

$$C_{\text{орг}} = 0.056 \pm 0.002 M_w^{0.906 \pm 0.007},$$

а для интерполяционных узлов карты конической проекции:

$$C_{\text{орг}} = 0.045 \pm 0.003 M_w^{0.944 \pm 0.012},$$

где M_w – влажная фиксированная биомасса зообентоса. В обоих уравнениях² значение константы – сомножителя – свидетельствует о более низкой калорийности морского зообентоса по сравнению с приводимой [1] для пресноводного. Это может быть обусловлено преобладанием в фауне Баренцева моря двустворчатых моллюсков и иглокожих, в теле которых велика доля карбоната кальция. Заметное отличие показателя степени от 1 также может объясняться тем, что области с максимальными значениями биомассы в водоеме заселены в основном двустворчатыми моллюсками и усообразными ракообразными.

Значимая корреляция величин потока детрита и энергетического эквивалента биомассы зообентоса возрастает при уменьшении числа узлов интерполяционной решетки. Для 450 равноотстоящих узлов на полной карте Баренцева моря конической проекции коэффициент линейной корреляции составляет 0.38 при минимальном допустимом значении – 0.16, для 176 узлов на полной карте – 0.41 при минимальном допустимом значении – 0.25, для 40 узлов – 0.57 при минимальном допустимом значении – 0.49 и для 18 узлов – 0.75 при минимальном значении – 0.68. Данное явление мы объясняем сглаживанием случайных и неслучайных погрешностей в исходной информации, которые неизбежно возникают по целому ряду причин. Ими могут быть ошибки в координатной привязке местоположения станций (особенно в 20–30-е гг.), неодинаковое качество работы орудий лова на разных донных осадках, незначительные неисправности орудий лова, потери части

² Параметры уравнений рассчитаны с помощью профессионального статистического пакета "Startistica-5.1-C". Применение для этого общепользовательской программы "Excel-97" дает несколько иные результаты.

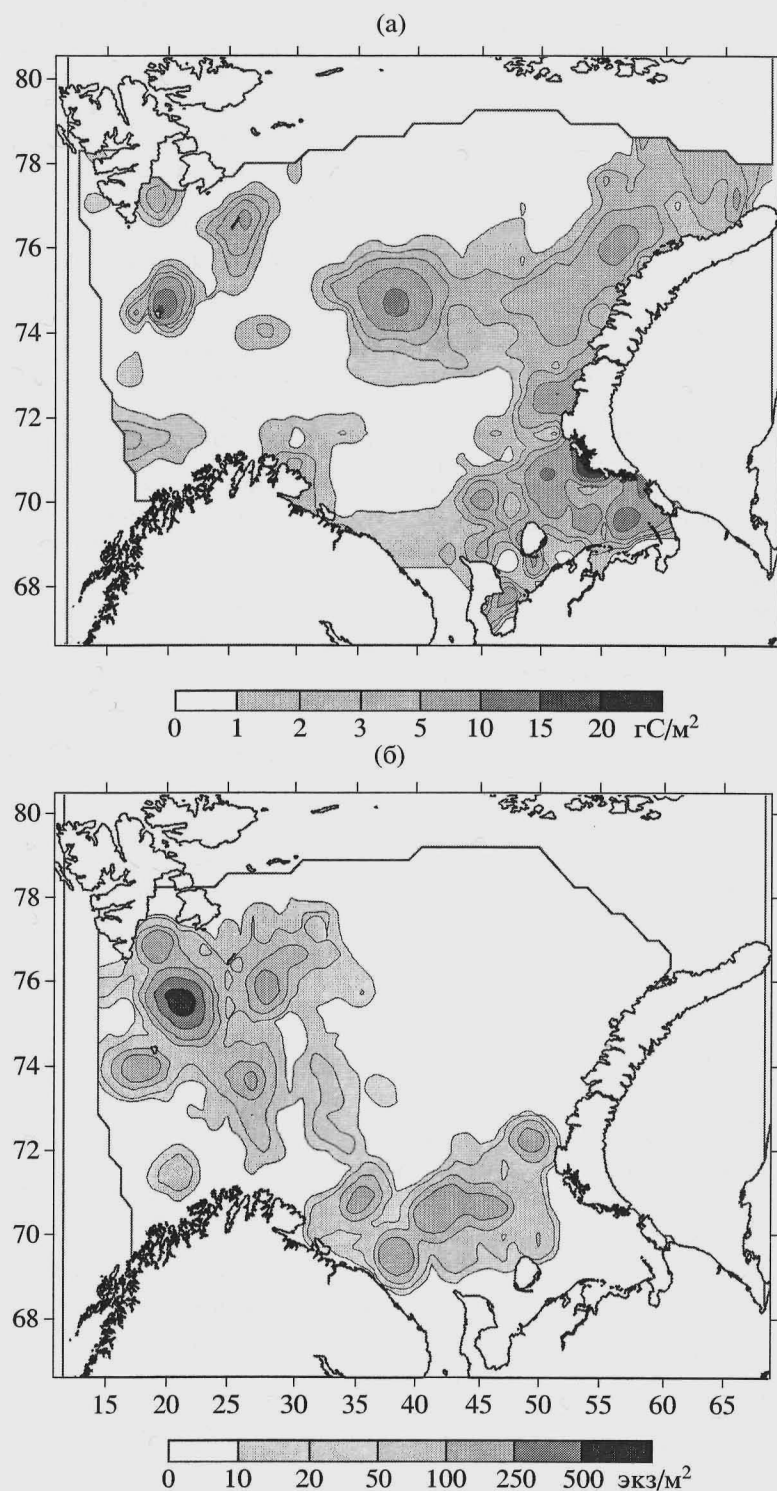


Рис. 4. Распределение органического углерода зообентоса, гС/м^2 , в 1968–1970 гг. (а) и среднегодовое распределение численности эвфаузиид, экз/м^2 , в 1957–1987 гг. (б).

проб при работе в штормовых условиях, различия в методах промывки и сортировки зообентоса и т.п.

Несоответствие небольших значений потока детрита и высокой биомассы зообентоса в Печорском море, наряду с причинами, обсуждаемыми ни-

же, может объясняться возможными погрешностями работы модели расчета первичной продукции в относительно мелководных районах, где рециклинг биогенов всегда интенсивнее, чем в глубоководных. Последнее происходит благодаря

штормовому перемешиванию и многочисленным мелкомасштабным явлениям подъема глубинных вод вследствие ветрового сгона и горизонтальных циклонических завихрений приливно-отливных и постоянных течений.

Необходимо отметить, что рассчитанные величины потока детрита не претендуют на абсолютную точность, но в целом соответствуют необходимым для обеспечения жизнедеятельности донной фауны количествам органического вещества. Соотношение ежегодного рациона и биомассы зообентоса, вычисленное нами для северо-западной части моря по экспериментальным данным [45] и уравнениям связи биомассы, рациона, продукции и энергетических трат в популяциях консументов [1], составляет 1.53 при Р/В коэффициенте -0.30 год^{-1} . При среднемноголетних для Баренцева моря значениях потока детрита на дно -18.95 гС/м^2 в год и средней биомассе в 20–30-е гг. -147 г/м^2 (5.04 гС/м^2) поток энергии через донные сообщества составлял $5.04 \times 1.53 = 7.71 \text{ гС/м}^2$ в год или немногим более 41% от потока детрита. При аналогичных значениях потока детрита и средней биомассе зообентоса в 60-е гг. -59.5 г/м^2 (2.06 гС/м^2) поток энергии через донные сообщества составлял $2.06 \times 1.53 = 3.15 \text{ гС/м}^2$ в год или около 17% от потока детрита. Таким образом, 60–80% оседающего на дно органического вещества утилизируется бактериями, мейобентосом и захоранивается в донных осадках. Последняя составляющая, по-видимому, не превышает 1% от величины первичной продукции планктона [21].

Несовпадение мелких деталей в распределении биомассы и величин потока детрита, по нашему мнению, обуславливается в основном тем, что на картах биомассы (особенно по материалам 20–30-х гг.) обобщены данные для локальных районов моря, полученные в разные годы, в то время как оценка величин первичной продукции была проведена по обобщенным многолетним данным для всей акватории моря. По-видимому, следует помнить и о том, что вследствие особенностей сезонной динамики продукционных процессов в различных районах Баренцева моря в различные климатические периоды доля первичной продукции, остающейся в пелагиали, может изменяться [46]. Кроме того, наша модель расчета потока детрита не учитывает возможного горизонтального транспорта органической взвеси и пространственной неоднородности полей зоопланктона – одного из основных потребителей фитопланктона. Многолетние данные о распределении зоопланктона по всей акватории Баренцева моря не существуют, а использование информации, полученной в отдельные годы даже для достаточно обширных районов, представляется нам некорректным по причине эфемерности планктонных сообществ.

В то же время оцифровка и картирование нами данных [12] по распределению в Баренцевом море таких представителей макрозоопланктона как эвфаузииды, которые имеют смешанный характер питания и продолжительность жизни – до 2 лет, дало весьма неожиданный результат (рис. 46). Среднемноголетнее за 1957–1987 гг. распределение этих рачков показывает гораздо большее сходство с распределением величин потока детрита, нежели с распределением первичной продукции. Последнее может свидетельствовать о преобладании детритофагии в питании эвфаузиид, что представляется весьма реальным, поскольку значительная часть их жизненного цикла проходит в придонных слоях воды.

Заметное снижение биомассы зообентоса в области больших значений потока детрита относительно общего тренда на линиях регрессии является отражением ситуации лишь в одном локальном районе с координатами центра 71° с. ш. и 43° в. д. Здесь отмечена высокая численность эвфаузиид и низкая биомасса бентоса, что, вероятно, может указывать на существование пищевой конкуренции между рачками и истинно донными животными.

Неутилизированный донными беспозвоночными детрит захоранивается в донных осадках. Наиболее интенсивно накопление органического углерода происходит в мелкозернистых осадках в зонах с пониженной придонной гидродинамикой. Крупнозернистые осадки, располагающиеся обычно в зонах с повышенной придонной гидродинамикой, накапливают в себе органический углерод в гораздо меньшей степени. Вместе с тем, сопоставление карты-схемы содержания органического углерода в донных осадках Баренцева моря [11] с картой величин вертикального потока детрита показывает, что основные зоны максимальных концентраций $C_{\text{орг}}$ (северная часть Медвежинского желоба, Центральная впадина, Приновоземельский желоб) совпадают с зонами минимальных величин потока. Здесь в донных сообществах, имеющих сравнительно низкую биомассу, преобладают грунтоеды и собирающие детритофаги [20]. Данный факт, по нашему мнению, может объясняться горизонтальным транспортом из близлежащих районов и аккумуляцией в донных осадках впадин сильно гумифицированного и мало пригодного для питания зообентоса органического вещества. Переход последнего во взвесь легко происходит вследствие меняющейся турбулентности придонных течений и жизнедеятельности гидробионтов. Результаты расширяющихся в последнее время исследований придонного нефелоидного слоя свидетельствуют в пользу именно такого объяснения.

В функционировании сообществ зообентоса роль горизонтального транспорта органического вещества пока остается неясной, хотя для сесто-

нофагов данный фактор, безусловно, значим. Экспериментальные данные и мнения о том, как далеко может транспортироваться взвешенное в воде органическое вещество, весьма противоречивы по причине сложности механизмов, регулирующих этот процесс. Отмирающие клетки фитопланктона, вопреки силе гравитации, могут оставаться на одном и том же горизонте и, даже, подниматься в поверхностные слои воды при образовании так называемого морского "снега". Нам довелось наблюдать это явление именно в Печорском море, где так высоки значения биомассы зообентоса и относительно низки значения вертикального потока детрита на дно. Если образование морского "снега" происходит там достаточно регулярно, то высокая продуктивность местного зообентоса, наряду с ускоренным рециклингом биогенов, должна объясняться и горизонтальным транспортом органического вещества постоянными течениями из близлежащих высокопродуктивных районов к северо-западу от Печорского моря.

Таким образом, можно констатировать, что количественное распределение зообентоса и детритоядных форм макрозоопланктона в открытых частях Баренцева моря зависит, в основном, от интенсивности вертикального потока детрита, продуцируемого фитопланктоном. Интенсивность этого потока, помимо величины первичной продукции, обуславливается глубиной моря в конкретной точке, скоростью биологической деградаци и возможностями горизонтального транспорта.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алимов А.Ф. Введение в продукционную гидробиологию. Л.: Гидрометеиздат, 1989. 151 с.
2. Антипова Т.В. Распределение биомассы бентоса Баренцева моря // Тр. ПИНРО. 1975. Вып. 35. С. 121–124.
3. Берлянт А.М. Образ пространства: карта и информация. М.: Мысль, 1986. 240 с.
4. Бобров Ю.А. Первичная продукция фитопланктона Белого и прибрежной зоны Баренцева моря / Планктон прибрежных вод Восточного Мурмана. Апатиты: Изд. КФ АН СССР, 1982. С. 3–24.
5. Броцкая В.А. Материалы по количественному учету донной фауны Стурфиорда (Восточный Шпицберген) // Тр. Морск. научн. ин-та. 1930. Т. 4. Вып. 3. С. 49–59.
6. Броцкая В.А., Зенкевич Л.А. Количественный учет донной фауны Баренцева моря // Тр. ВНИРО. 1939. Т. 4. С. 3–150.
7. Виноградов М.Е., Ведерников В.И., Романкевич Е.А., Ветров А.А. Компоненты цикла углерода в арктических морях России. Первичная продукция и поток Сорг. из фотического слоя // Океанология. 2000. Т. 40. № 2. С. 221–233.
8. Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Т. 1. Баренцево море. Вып. 1. Гидрометеорологические условия / Под ред. Терзиева Ф. С. и др. Л.: Гидрометеиздат, МУТКС, 1990. 280 с.
9. Глотов Н.В., Животовский Л.А., Хованов Н.В., Хромов-Борисов Н.Н. Биометрия: Учебное пособие. Л.: Изд. ЛГУ, 1982. 264 с.
10. Голиков А.Н., Скарлато О.А., Аверинцев В.Г. и др. Экосистемы Новосибирского мелководья и некоторые закономерности их распределения и функционирования // Исследования фауны морей. Л.: Наука, 1990. Т. 35(45). С. 4–79.
11. Горшкова Т.И. Органическое вещество современных шельфовых осадков северных морей СССР / Проблемы геологии шельфа. М.: Наука, 1975. С. 66–72.
12. Дробышева С.С. Поля летнего откорма тресковых рыб в Баренцевом море (справочный материал). Мурманск: Изд. ПИНРО, 1990. 39 с.
13. Зенкевич Л.А. Проблемы, связанные с изучением глубин океана // Океанология. 1961. Т. 1. Вып. 3. С. 382–398.
14. Зенкевич Л.А. Биология морей СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 739 с.
15. Зенкевич Л.А. Донная фауна океана / Программа и методика изучения биогеоценозов водной среды. Биогеоценозы морей и океанов. М.: Наука, 1970. С. 213–227.
16. Ивлева И.В. Температура среды и скорость энергетического обмена у водных животных. Киев: Наук. думка, 1981. 251 с.
17. Идельсон М.С. Материалы по количественному учету донной фауны Шпицбергенской банки (Баренцево море) // Тр. Морск. научн. ин-та. 1930. Т. 4. Вып. 3. С. 27–43.
18. Идельсон М.С. Распределение биомассы бентоса в южной части Баренцева моря // Тр. ГОИН. 1933. Т. 3. Вып. 4. С. 49–62.
19. Кобленц-Мишке О. И., Ведерников В. И. Первичная продукция // Океанология. Биология океана. Т. 2. Биологическая продукция океана. М.: Наука, 1977. С. 183–209.
20. Кузнецов А.П. Закономерности распределения пищевых группировок донных беспозвоночных в Баренцевом море // Тр. ИОАН. 1970. Вып. 88. С. 5–81.
21. Кузнецов А.П., Троцюк В.Я. О масштабах бассейновых "захоронений" органического вещества в морских осадках // Изв. РАН. Серия биол. 1995. № 2. С. 606–611.
22. Лейбсон Р.Г. Количественный учет донной фауны Мотовского залива // Тр. ВНИРО. 1939. Т. 4. С. 127–192.
23. Лисицын А.П., Шевченко В.П., Виноградов М.Е. и др. Потоки осадочного вещества в Карском море и в эстуариях Оби и Енисея // Океанология. 1994. Т. 34. № 5. С. 748–758.
24. Матерон Ж. Основы прикладной геостатистики. М.: Мир, 1968. 408 с.
25. Матишов Г.Г., Зуев А.Н., Голубев В.А. и др. Климатический атлас Баренцева моря 1998: температура, соленость, кислород. NOAA ATLAS NESDIS 26. Silver spring. 1998. + CD-ROM.
26. Незлин Н.П., Шушкина Э.А. Поток детрита в пелагиали Норвежского моря / Океанологические ис-

- следования и подводно-технические работы на месте гибели атомной подводной лодки "Комсомолец". М.: Наука, 1996. С. 194–197.
27. Романкевич Е.А., Данюшевская А.И., Беляева А.Н., Русанов В.П. Биогеохимия органического вещества арктических морей. М.: Наука, 1982. 240 с.
 28. Савинов В.М., Бобров Ю.А. Пространственные неоднородности распределения первичной продукции Баренцева моря / Экология и биологическая продуктивность Баренцева моря. М.: Наука, 1990. С. 9–17.
 29. Савинов В.М., Бобров Ю.А. Хлорофилл и первичная продукция / Среда обитания и экосистемы Новой Земли (архипелаг и шельф). Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 1995. С. 41–46.
 30. Сапожников В.В., Горюнова В.Б., Левенко Б.А. и др. Сравнительное исследование первичной продукции в Норвежском море разными методами // Океанология. 2000. Т. 40. № 2. С. 234–240.
 31. Терещенко В.В. Сезонные и межгодовые изменения температуры и солености воды основных течений на разрезе "Кольский меридиан" в Баренцевом море. Мурманск: Изд. ПИНРО, 1997. 71 с.
 32. Титов О.В. Первичная продуктивность Баренцева моря (справочный материал). Мурманск: Изд. ПИНРО, 1994. 73 с.
 33. Титов О.В. Сезонная динамика первичной продукции в водных массах Баренцева моря / Проблемы рыбохозяйственной науки в творчестве молодых: Сб. докл. конф.-конкурса мол. ученых и спец. Мурманск: Изд. ПИНРО, 1995. С. 156–168.
 34. Титов О.В. Трансформация фосфатов и первичная продукция в Баренцевом море. Автореф. дис. ... канд. географ. наук. С-Петербург: Рос. гос. гидромет. ин-т, 1995. 19 с.
 35. Филатова З.А. Количественный учет донной фауны юго-западной части Баренцева моря // Тр. ПИНРО, 1938. Вып. 2. С. 3–58.
 36. Хромов В.М. Первичная продукция органического вещества в восточной части Баренцева моря // Тез. докл. IV съезда ВГБО. Ч. 1. Киев. 1981. С. 163, 164.
 37. Brawn V.M., Peer D.L., Bentley R.J. Caloric content of the standing crop of benthic and epibenthic invertebrates of St. Margaret Bay, Nova Scotia // J. of Fish. Res. Board of Canada. 1968. V. 25. № 9. P. 1803–1811.
 38. Dauvin J.-C., Joncourt M. Energy values of marine benthic invertebrates from the western English Channel // J. Mar. Biol. Ass. U. K. 1989. V. 69. P. 589–595.
 39. Falkowski P., Kiefer D. A. Chlorophyll "a" fluorescence in phytoplankton: relation ship to photosynthesis and biomass // Plant Res. 1985. V. 5. № 2. P. 715–731.
 40. Grebmeier J.M. Studies of pelagic-benthic coupling extended onto the Soviet continental shelf in the northern Bering and Chukchi seas // Continental Shelf Res. 1993. V. 13. № 5–6. P. 653–658.
 41. Keck A., Wassmann P. Temporal and spatial patterns of sedimentation in the subarctic fjord Malangen northern Norway // Sarsia. 1996. V. 80. № 4. P. 259–276.
 42. Legendre L., Gosselin M., Hirche H.-J. et al. Environmental control and potential fate of size-fractionated phytoplankton production in the Greenland Sea (75°N) // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1993. V. 98. P. 297–313.
 43. Lochte K. Bacterial standing stock and consumption of organic carbon in the benthic boundary layer of the abyssal North Atlantic // Proceeding of NATO advanced research workshop "Deep-Sea food chains and the global carbon cycle". 1992. P.1–10.
 44. Lochte K., Ducklow H., Fasham M., Stienen C. Plankton succession and carbon cycling at 47°N 20°W during the JGOFS North Atlantic Bloom Experiment // Deep-Sea Research. 1993. V. 40. № 52. P. 91–114.
 45. Piepenburg D., Blackburn T.H., Vondorrien C.F. et al. Partitioning of benthic community respiration in the Arctic (northwestern Barents Sea) // Marine Ecology Prog. Ser. 1995. V. 118. № 1–3. P. 199–213.
 46. Rey F., Skjoldal H. R., Slagstad D. Primary production in relation to climatic changes in the Barents Sea // Proceeding of the third Soviet-Norwegian Symposium, Murmansk 26–28 May, 1986, Murmansk, 1987. P. 13–27.
 47. Rumohr H., Brey T., Ankar S. A compilation of biometric conversion factors for benthic invertebrates of the Baltic Sea // The Baltic Marine Biologists. 1987. № 9. 56 p.
 48. Schlitzer R. Ocean Data View // <http://www.awi-bremerhaven.de / GEO / ODV>, 2000.
 49. Slagstad D., Tande K. S., Wassman P. Modelled carbon fluxes as validated by field data on the North Norwegian shelf during the productive period in 1994 // Sarsia. 1999. № 84. P. 303–317.
 50. Tyler A.V. Caloric values of some North Atlantic invertebrates // Marine Biology. 1973. V. 19. № 3. P. 258–261.
 51. V. Bodungen B., Bathmann Ur., Vob M., Wunsch M. Vertical particle flux in the Norwegian Sea – resuspension and interannual variability / Proceedings of the symposium "Sediment traps in marine ecological research and monitoring". Fiskebackskil, 1990. P.116–136.
 52. Wacasey J.W., Atkinson E.G. Energy values of marine benthic invertebrates from the Canadian Arctic // Marine Ecology. Prog. Ser. 1987. V. 39. № 3. P. 243–250.
 53. Wassmann P., Slagstad D. Seasonal and annual dynamics of particle carbon flux in the Barents Sea. A model approach // Polar Biology. 1993. V. 13. P. 363–372.

Distribution of Zoobenthos and Primary Plankton Production in the Barents Sea

S. G. Denisenko, O. V. Titov

The allocation of zoobenthos and average multiannual values of primary production in the Barents Sea is considered. It is shown that the vertical flow of organic carbon is mostly depended on the primary production and depth of the sea. The allocation of zoobenthos biomass correlates with the vertical flow of organic carbon. The content of organic carbon in the Barents Sea zoobenthos ranged between 4.5 and 5.5 % of the wet preserved biomass. The annual flow of energy through the bottom communities, at the P/B ratio – 0.30 y^{-1} , not exceed more than 20–40% of the total organic carbon flow to the bottom.