

УДК 574.523

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ПИТАНИЕ РАСТИТЕЛЬНОЯДНОГО ЗООПЛАНКТОНА В МОРЕ ЛАПТЕВЫХ

© 2018 г. Е. Г. Арашкевич, А. В. Дриц, А. Ф. Пастернак, М. В. Флинт, А. Б. Демидов,
А. Б. Амелина, М. Д. Кравчишина, И. Н. Суханова, С. А. Щука

Институт океанологии им. П.П. Шишова РАН, Москва, Россия
e-mail: aelena@ocean.ru

Поступила в редакцию 01.12.2016 г.

Материал собран в сентябре 2015 г. на квази-меридиональном разрезе по 130° в.д. от дельты р. Лена до глубоководных районов на севере моря Лаптевых. Широтная зональность, связанная с воздействием речного стока, проявилась в распределении температуры и солености, концентрации взвешенного органического вещества, структуре планктонных сообществ. Различия в концентрации Chl-a и величинах первичной продукции вдоль разреза были незначительны. Флуоресцентным методом получены оценки скорости потребления пищи растительноядными видами мезозoopланктона. На основании данных о скорости питания, численности зоопланктонных видов и их суточных миграциях, рассчитано суммарное потребление биомассы фитопланктона и первичной продукции. Суточное выедание биомассы автотрофного фитопланктона зоопланктоном возрастало от 2% на внутреннем шельфе до 3% на срединном шельфе, 5% на внешнем шельфе и 10% в глубоководной части бассейна. Параллельно возрастало выедание первичной продукции: 1, 4.5, 5.7 и 13.9%, соответственно. Показано, что потребление только растительной пищи в осенний сезон не покрывает энергетических затрат животных на дыхание. Широтная зональность в море Лаптевых проявляется не только в физических свойствах воды и структуре планктонных сообществ, но и в их функциональных характеристиках.

DOI: 10.7868/S0030157418030061

Условия пелагической среды в море Лаптевых, как и в других морях Сибирской Арктики, определяются мощным сезонным выхолаживанием, ледовым режимом и масштабным воздействием речного стока и характеризуются высокой сезонной и межгодовой изменчивостью [15]. Годовой сток реки Лены, второй по величине после Енисея, составляет 525 км³ и на август–сентябрь приходится около 26% этого объема [12, 21]. В нескольких работах отмечается тенденция к увеличению речного стока в последние годы, что связывают с потеплением климата [16, 17, 20]. В последние два десятилетия экосистема моря Лаптевых интенсивно исследовалась, главным образом, с целью анализа воздействия речного стока на арктическую экосистему [26]. По результатам нескольких экспедиций было дано описание состава и пространственного распределения фито- и зоопланктона, получены оценки первичной и бактериальной продукции в некоторых районах бассейна [4, 11, 19, 27, 28, 35, 38, 39].

Вместе с тем, целый ряд аспектов структуры и функционирования экосистемы пелагиали моря Лаптевых остается малоизученным. Недостаточно исследованы особенности распределения фито- и зоопланктона в разных биотопах моря, кросс-шельфовая зональность пелагической экосистемы, формирующаяся под воздействием стока р. Лена. Отсутствуют

оценки важнейших функциональных характеристик экосистемы – трансформации органического вещества в пелагической пищевой цепи.

Целью данной работы было исследование структурно-функциональных характеристик зоопланктонного сообщества в разных биотопах моря Лаптевых и их связи с гидрофизическими и трофическими условиями. В рамках основной задачи были проанализированы следующие параметры планктонных сообществ:

1. Пространственная изменчивость состава и распределения растительноядного мезозoopланктона в зависимости от особенностей гидрофизического режима.
2. Характеристики интенсивности питания растительноядного зоопланктона и его роль в процессе биотрансформации органического вещества в разных пелагических биотопах.
3. Обеспеченность пищей массовых видов растительноядного зоопланктона.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа была выполнена в сентябре 2015 г. в 69-м рейсе НИС “Академик Мстислав Келдыш” на

разрезу по 130° в.д. от прибрежной области, примыкающей к дельте р. Лена до глубоководных районов на севере моря Лаптевых (рис. 1).

На каждой станции разреза было выполнено СТД-зондирование зондом SeaBird SBE-55, оснащенным датчиком флуоресценции. Пробы воды для анализа фитопланктона и определения концентрации хлорофилла "а" (Chl-a) были собраны батометрами Нискина комплекса *Rosett*. Горизонты отбора проб выбирались с учетом данных о распределении флуоресценции и структуре поля плотности. Отбор проб проводили с 2–3 горизонтов в верхнем перемешанном слое, с 1–2 горизонтов в слое скачка плотности и/или в слое максимума флуоресценции и с 1–2 горизонтов под пикноклином до глубины 40 м (дно).

Для анализа фитопланктона 2 л морской воды профильтровывали через ядерные фильтры с размером ячеек 1 мкм методом мягкой обратной фильтрации [7]. Пробы фитопланктона обработаны в живом состоянии в течение 1–2 дней под световым микроскопом в камере Ножотта (0.085 мл) и Наумана (1 мл). Для пересчета сырой биомассы фитопланктона в единицы углерода использовали уравнение [33].

Для измерения концентрации Chl-a 0.5 л воды фильтровали через стекло-волоконистые фильтры GF/F. Экстракцию проводили 90% ацетоном при температуре +4 °С в темноте в течение 24 ч. Флуоресценция экстрактов была измерена на флуориметре Trilogy Turner Design (США). Концентрацию рассчитывали по формуле [37], для "in vitro" флуориметрии.

Первичная продукция (ПП) измерялась при помощи радиоуглеродной модификации скляночного метода [36]. Расчет ПП в столбе воды проводился на основе данных о скорости фотосинтеза в поверхностной пробе, вертикальных профилей Chl-a, распределения подводной облученности и зависимости ассимиляционного числа от подводной облученности, полученной на основе экспериментов "in situ" [3].

Для определения содержания взвешенного органического вещества (ВОУ) пробы воды фильтровали под вакуумом 200 мбар через стекловолоконистые фильтры GF/F фирмы Whatman. Содержание ВОУ определяли автоматическим кулонометрическим методом на анализаторе углерода АН 7560 (аналитик Л.В. Демина, ИО РАН). При концентрации 30–100 мкг С/л точность составляет ±15%, пределы измерений 5–500 мкг С/л.

Мезозoopланктон был собран сетью Джели (площадь входного отверстия 0.1 м², ячейка фильтрующего конуса 180 мкм) на шельфе, и многосетевым комплексом Multinet (площадь входного отверстия

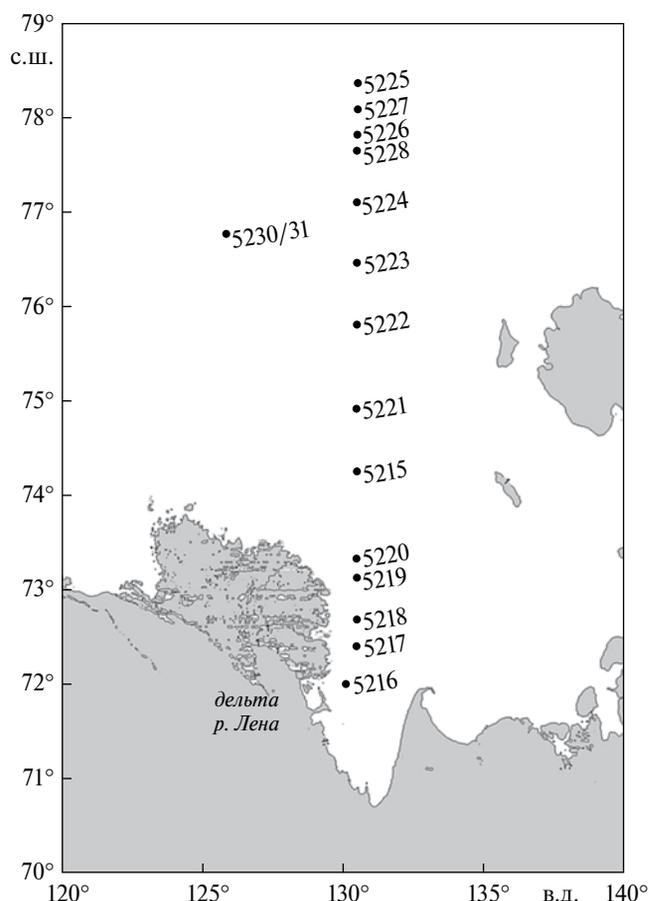


Рис. 1. Карта станций.

0.125 м², ячейка фильтрующего конуса 180 мкм) в глубоководных районах. Сбор зоопланктона проводили вертикальными послойными ловами. На шельфе при выраженной стратификации водной толщи пробы были взяты от пикноклина до поверхности и от дна до пикноклина. На глубоководных станциях отбор проводили из слоев 30–0 м и 100–30 м. Пробы фиксировали нейтральным 4% формалином. Пробы зоопланктона обрабатывали под бинокулярным микроскопом в камере Богорова. Индивидуальный сырой вес (WW) животных определяли по номограммам [9]; для перехода от сырой биомассы к единицам углерода (C) использовали коэффициент, рекомендованный [24] – C:WW = 0.1.

Зоопланктон для определения скорости питания собирали вертикальными ловами сетью Джели от дна до поверхности на внутреннем шельфе и с глубины, выбранной на основании показаний датчика флуоресценции, в остальных районах. При этом полагали, что основное питание растительноядного зоопланктона происходит в хлорофилл-содержащем слое и ограничили отбор проб для анализов глубиной, на которой существенно снижался сигнал флуоресценции. На срединном

и внешнем шельфе это наблюдалось на глубинах 15–20 м, в глубоководных районах – на ~30 м. Питание зоопланктона оценивали флуоресцентным методом [32] по содержанию фитопигментов (Chl-а и феофитина) в кишечнике и опубликованным данным по скорости прохождения пищи через кишечник [1, 2, 18].

Общее потребление биомассы фитопланктона всеми растительными видами в столбе воды (Gr , мг пигментов/м² сут.) рассчитывали по формуле:

$$Gr = \sum_{i=1}^n I_i Z_i,$$

где I_i – суточное потребление Chl-а для i вида/стадии (I , мг пигментов/экз сутки), Z_i – численность i вида/стадии в слое (экз/м²), n – число видов и стадий. Для видов, совершающих суточные вертикальные миграции (*Calanus spp.* и *Metridia longa*) и имеющих различную скорость питания в ночное и дневное время, суммарное суточное потребление пищи рассчитывали по формуле: $Gr = T_n^*(I_n^*Z_n) + T_d^*(I_d^*Z_d)$, где T_n и T_d – продолжительность темного и светлого времени суток в данном районе, соответственно; I_n и I_d – скорость питания в ночное и дневное время; Z_n и Z_d – численность вида в поверхностном 30-м слое.

Для определения скорости дыхания зоопланктонов использовали зависимость скорости метаболизма от массы тела и температуры [25]. Перевод количества потребленного кислорода в единицы углерода проводили по формуле: 1 мкл O₂ = 0.458 мкг С [24].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Характеристика района. Исследованный район моря Лаптевых охватывал область широтной протяженностью 6.4 градусов (от 72° до 78.4° с.ш.), и за исключением станций 5230 и 5231 все остальные станции были выполнены на квази-меридиональном разрезе (рис. 1). Для удобства сравнительного анализа нами в соответствии с батиметрией были выделены четыре района: внутренний шельф, срединный шельф, внешний шельф и глубоководное море (табл. 1).

Распределение температуры и солёности на разрезе показаны на рис. 2. В целом, солёность верхнего слоя возрастала, а температура снижалась по мере удаления от берега. Исключение представляла ст. 5215, где температура была ниже, а солёность выше по сравнению с соседними станциями. На четырех прибрежных станциях слой опресненной воды (<10 psu) занимал верхние 3–4 м и был отделен от нижележащей толщи жестким халоклином. На срединном и внешнем шельфе халоклин располагался на глубине 10–15 м, заглубляясь с юга на север по мере возрастания поверхностной солёности. На всех шельфовых станциях изохалина 28 psu располагалась на глубине 12–15 м, а вышележащий слой был занят менее соленой водой. На глубоководных станциях солёность верхнего перемешанного 15-м слоя возрастала до 28–30 psu.

Станции, расположенные в каждом из выделенных нами районов имели близкие значения солёности и температуры воды в верхнем перемешанном слое, а также содержания Chl-а в столбе воды (табл. 1). Исключение представляли ст. 5215

Таблица 1. Характеристика выделенных районов

Район	№ станции	Дата наблюдений	Глубина, м	$T^{\circ}C$	S	PP	Chl-a	$C_{ph}:Chl-a$	$POC:Chl-a$
Внутренний шельф	5216–5219	08.09.15	11–22	7.1–8.3	2.7–9.6	26–34	5.9 ± 1.3	11.1	386
Срединный шельф	5215–2	09.09.15	26	3.4–3.5	21.1–22.2	11	9.9 ± 2.6	10.6	219
	5220–5222	08–09.09.15	23–46	3.7–5.1	15.9–17.7	13–17			
Внешний шельф	5223–5224	10.09.15	54–56	3.6–3.7	17.2–20.6	8–12	6.4 ± 1.3	13.1	105
	5230/31	15.09.15	71	2.8–3.0	27.1–27.4	13			
Глубоководный район	5225–5228	11–14.09.15	100–2400	2.0–3.0	28.0–30.1	5–7	8.6 ± 0.7	18.6	144

Примечание. $T^{\circ}C$ – температура поверхностного слоя; S – солёность поверхностного слоя, psu; PP – первичная продукция в поверхностном слое, мг С/м³; Chl-a – концентрация хлорофилла “а” в слое 0–30 м (дно), мг/м²; С:Chl-a – отношение органического углерода фитопланктона к хлорофиллу “а”; $POC:Chl-a$ – отношение взвешенного органического углерода к хлорофиллу “а”.

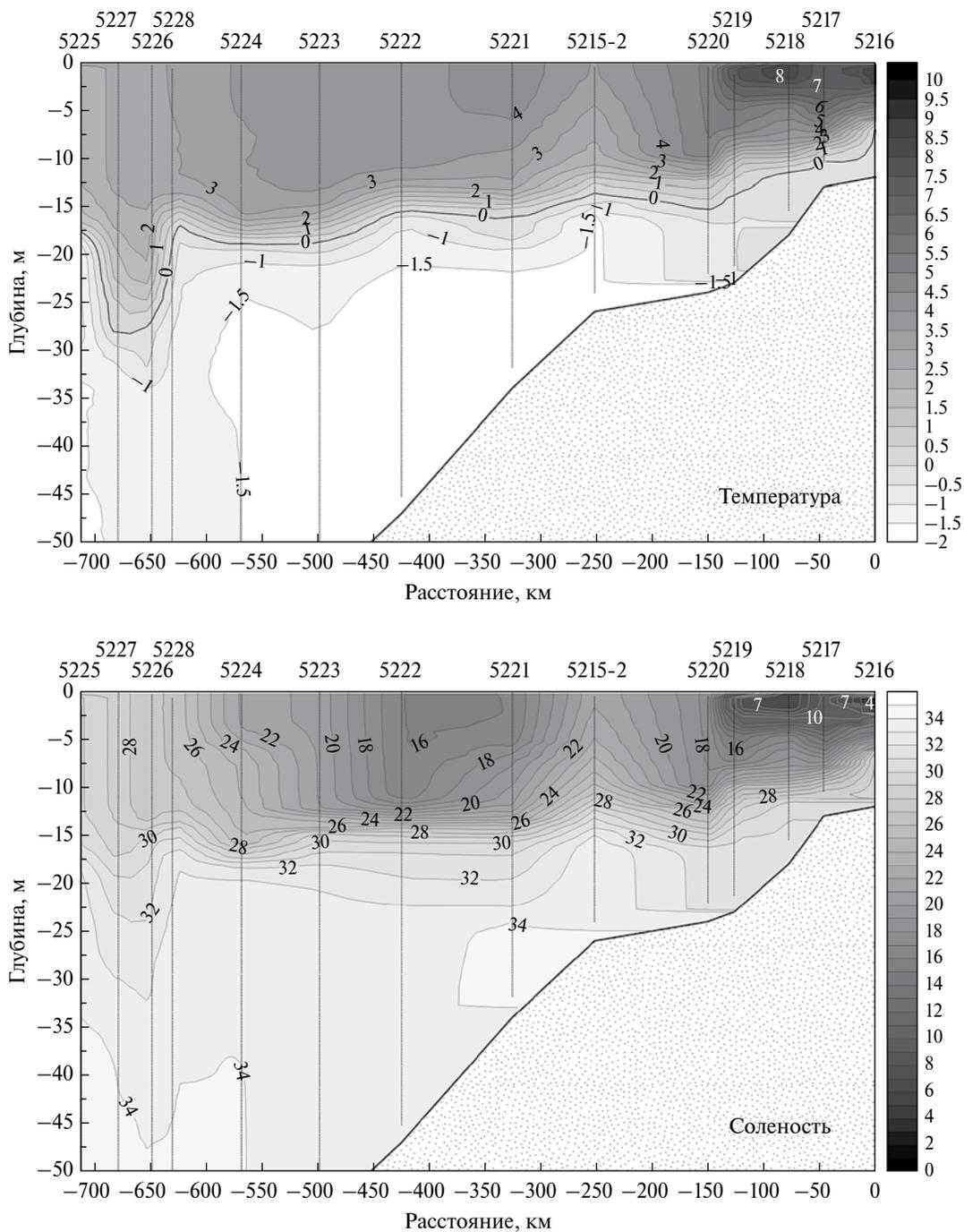


Рис. 2. Распределение температуры и солености на разрезе по 130° в.д. в сентябре 2015 г.

(срединный шельф), а также станции 5230 и 5231 (внешний шельф), которые находились западнее разреза и вне области значительного влияния речного стока. При том, что выделенные районы отличались по степени удаленности от берега, глубине, солености и температуре, они характеризовались сходными значениями концентрации Chl-a в столбе воды. Средние значения отношения органического углерода фитопланктона к концентрации

Chl-a во всех шельфовых районах также практически не отличались и составляли 11–13 (табл. 1). В глубоководном районе это отношение возрастало до 18.6 за счет увеличения биомассы фитопланктона. Величины первичной продукции в поверхностном слое снижались по разрезу от 26–34 мгС/м³ на внутреннем шельфе до 5–7 мгС/м³ в глубоком море. Среднее отношение взвешенного органического углерода к Chl-a в шельфовой зоне

снижалось по мере удаления от берега от 386 до 105, но в глубоководной части разреза возрастало до 144 (табл. 1).

Вертикальное распределение Chl-a. Профили вертикального распределения Chl-a, как правило, имели сходный характер на станциях, расположенных в пределах каждого выделенного района (рис. 3). Максимальная концентрация хлорофилла наблюдалась в поверхностном слое. Ее значения уменьшались от 0.8–1.2 мг Chl/м³ на внутреннем шельфе (рис. 3а) до 0.4–0.6 мг Chl/м³ в районах внешнего шельфа и глубокого бассейна (рис. 3в, 3г). Характер вертикального распределения Chl-a менялся по разрезу. Чем ниже была соленость верхнего слоя, тем резче снижалась концентрация Chl-a с глубиной. На внутреннем шельфе, где поверхностная соленость была < 10 psu, наблюдалось двух- трехкратное снижение концентрации хлорофилла ниже верхнего четырехметрового слоя (рис. 3а). На срединном шельфе снижение концентрации Chl-a с глубиной было менее резким (рис. 3б). В этом районе выделяется ст. 5215, где концентрация Chl-a практически не менялась в верхнем 10-метровом слое. Локальный район, где

была выполнена эта станция, в отличие от районов южнее и севернее был в меньшей степени подвержен влиянию речного стока (рис. 2, табл. 1). Сходные вертикальные профили Chl-a отмечены для станций 5230 и 5231 (рис. 3в), также отличавшихся от других станций внешнего шельфа повышенной соленостью и отсутствием выраженного халоклина.

Биомасса и структура растительного зоопланктона. Таксономический состав и обилие зоопланктона существенно изменялись вдоль по разрезу (рис. 4). Самая высокая биомасса наблюдалась на внутреннем шельфе (236 ± 68 мг/м³). Здесь доминировали копеподы семейств Pseudocalanidae и Clausocalanidae, которые составляли от 50 до 90% всей биомассы растительного зоопланктона. На долю характерной для опресненных районов копеподы *Limnocalanus macrurus* приходилось от 10 до 45% биомассы. Максимум – 320 мг/м³ был зарегистрирован на ст. 5219. На срединном шельфе также доминировали Pseudocalanidae и Clausocalanidae (~80% общей биомассы), роль *L. macrurus* заметно уменьшилась до 2–12%, а средняя общая биомасса зоопланктона снизилась почти вдвое до 122 ± 42 мг/м³. Максимальные значения – 184 мг/м³

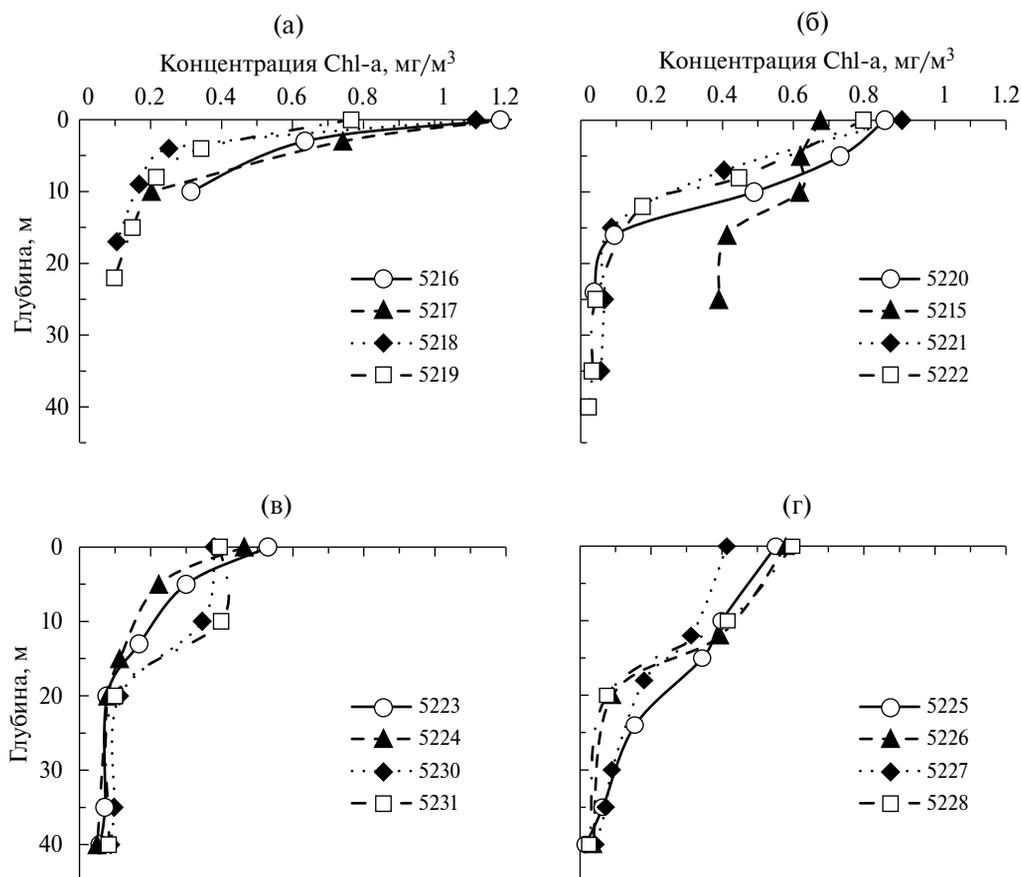


Рис. 3. Вертикальное распределение Chl-a на станциях внутреннего шельфа (а), срединного шельфа (б), внешнего шельфа (в), и глубоководного района моря (г).

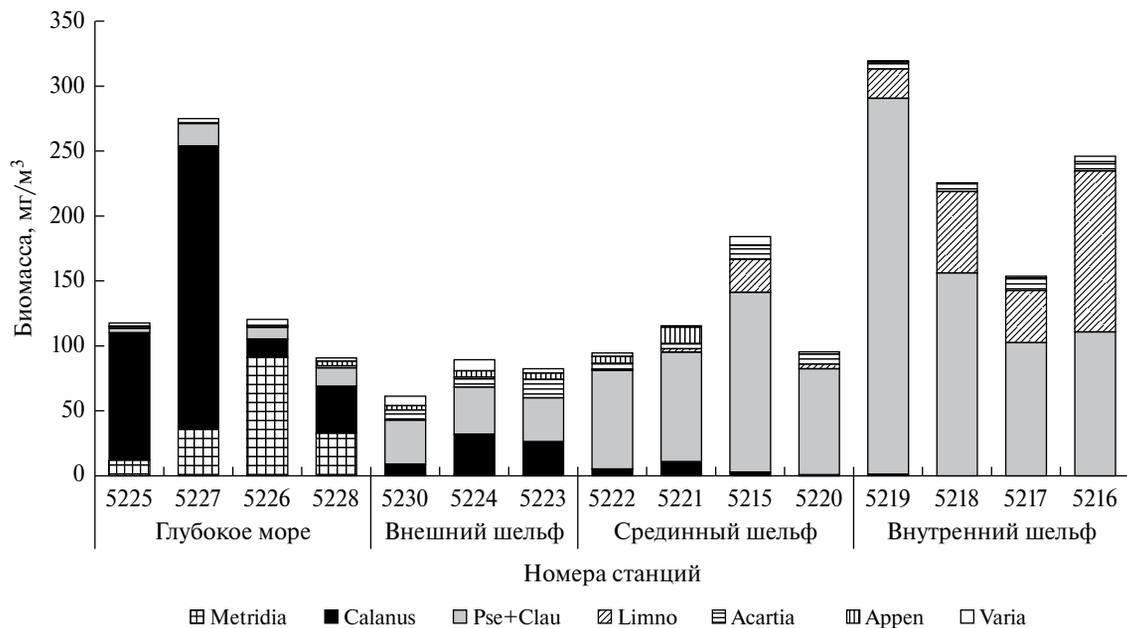


Рис. 4. Биомасса и состав растительноядного зоопланктона в разных районах моря Лаптевых в слое 0–100 м (дно) в сентябре 2015 г. *Metridia* – *Metridia longa*; *Calanus* – *Calanus* spp.; Pse+Clau – Pseudocalanidae+ Clausocalanidae; *Acartia* – *Acartia longiremis*; Appen – Appendicularia; Varia – другие группы.

в этом районе наблюдались на ст. 5215. На внешнем шельфе средняя биомасса снижалась до 78 ± 15 мг/м³, вклад Pseudocalanidae и Clausocalanidae уменьшался до 45%, и заметно увеличивалась доля *Calanus* spp. На глубоководных станциях биомасса возрастала до 90–120 мг/м³. На этом фоне выделялась ст. 5227 над континентальным склоном, где отмечено значение биомассы 275 мг/м³. В глубоководном районе доминировали копеподы *Calanus* spp. и *Metridia longa*; их совместный вклад достигал 75–95% общей биомассы растительноядного зоопланктона.

Вертикальное распределение зоопланктона. На внутреннем шельфе основная масса зоопланктона находилась ниже опресненного поверхностного слоя (рис. 5а). Хотя у нас не было ночных ловов зоопланктона в этом районе, можно предположить, что такое распределение сохраняется в течение суток. Подтверждением этому может служить отсутствие суточных миграций у тех же видов на срединном шельфе (рис. 5б).

Возрастание доли Pseudocalanidae в верхнем 25-м слое на станциях 5230 и 5231 (внешний шельф) ночью (рис. 5в) было связано с восьмикратным увеличением концентрации этих копепоид ночью по сравнению с дневным временем (118 и 14 мг/м³, соответственно), при том, что их концентрация в нижнем слое в течение суток существенно не изменялась (15 и 10 мг/м³, соответственно). Хорошо выраженные суточные миграции

наблюдались у копепоид *Calanus* spp. и *Metridia longa* (рис. 5г).

Питание зоопланктона. У большинства исследованных видов не наблюдалось достоверного различия между содержанием пигментов в кишечнике в дневное и ночное время (табл. 2). Исключение представляли виды *Calanus* spp., у которых ночное содержание пигментов в 4–6 раз превышало дневное, и *Metridia longa*, находившейся в поверхностном 30-м слое только ночью и мигрирующей в нижележащие слои моря в дневное время. Как правило, содержание фитопигментов в кишечнике одного и того же вида/стадии в разных районах моря различались незначительно (табл. 2). Только на внутреннем шельфе было отмечено заметное уменьшение наполненности кишечника у копепоид *Pseudocalanus* spp., CV–CVI, *Acartia longiremis*, CV–CVI и младших стадий Pseudocalanidae и Clausocalanidae по сравнению с другими районами шельфа.

В общих чертах, такие же закономерности наблюдаются при сравнении величин суточной скорости потребления хлорофилла, биомассы фитопланктона и взвешенного органического углерода в разных районах моря (табл. 3). Для того, чтобы определить, достаточно ли количество потребленной пищи для покрытия энергетических затрат, мы сравнили относительные скорости питания и дыхания зоопланктеров (табл. 4). В районах внутреннего и срединного шельфа потребление фитопланктона покрывает менее 25% энергетических

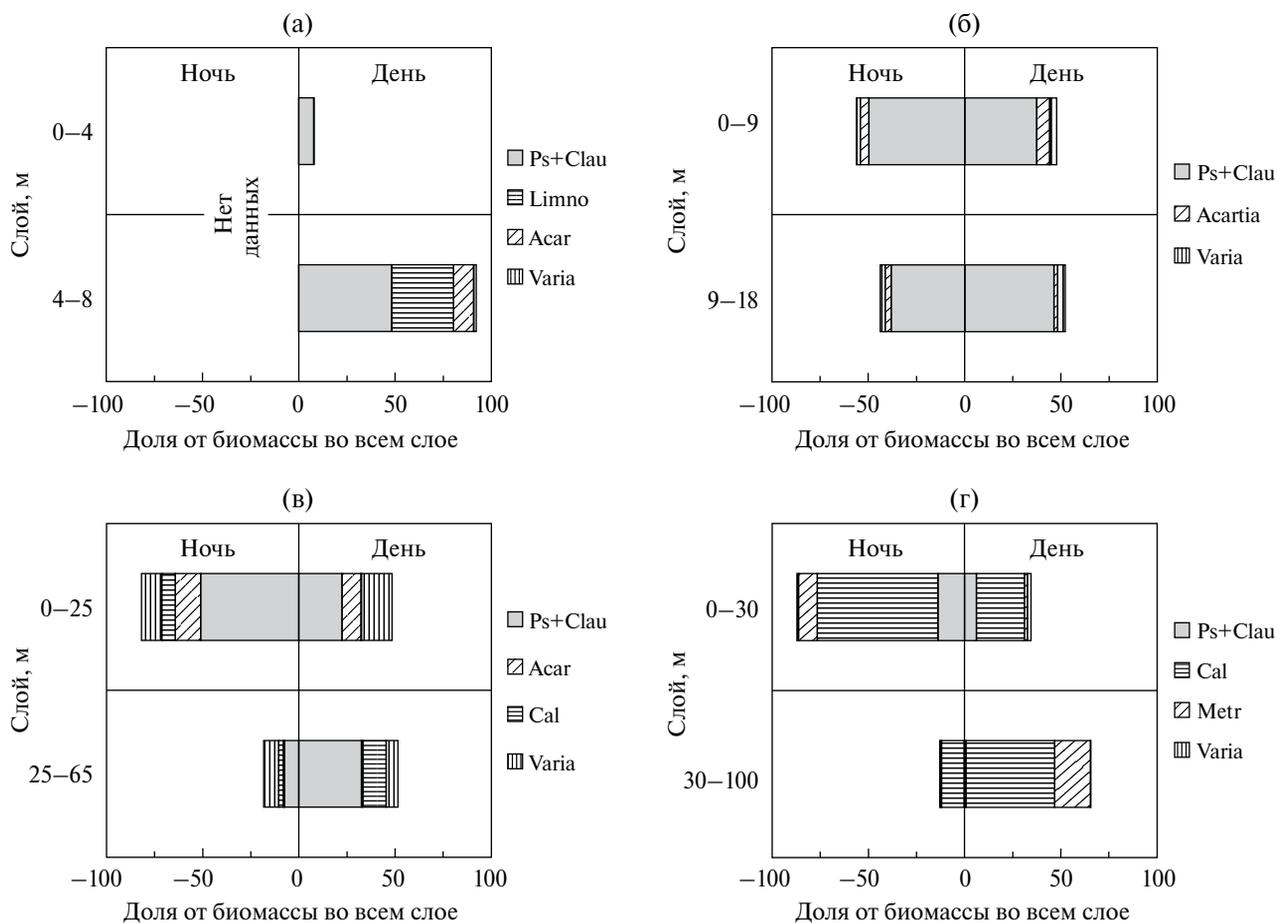


Рис. 5. Характер ночного и дневного вертикального распределения биомассы растительноядного зоопланктона: (а) ст. 5217 (внутренний шельф), (б) ст. 5220 (срединный шельф), (в) ст. 5230/31 (внешний шельф), (г) ст. 5225 (глубоководный район).

Ps+Clau – Pseudocalanidae+ Clausocalanidae; Limno – *Limnocalanus macrurus*; Acar – *Acartia longiremis*; Cal – *Calanus* spp.; Metr – *Metridia longa*; Varia – другие группы.

потребностей животных на дыхание. На внешнем шельфе и в глубоководных районах у видов родов *Pseudocalanus*, *Oithona* и *Calanus* количество потребленного фитопланктона покрывает от 50 до 99% трат на дыхание. При потреблении взвешенного органического углерода величины рационов у большинства видов в 1.5–4 раза превышают их энергетические потребности на дыхание. Исключение представляют копеподы *Limnocalanus macrurus* у которых максимальные рационы на $C_{орг}$ ниже трат на дыхание.

Выедание зоопланктоном биомассы фитопланктона и первичной продукции. Доля биомассы автотрофного фитопланктона в единицах Chl-a, выедаемого зоопланктоном за сутки, различалась в разных районах моря, возрастая от прибрежных районов по направлению к глубокому морю (рис. 6). На внутреннем и срединном шельфе выедание составляло всего 2 и 3% от количества Chl-a в столбе воды, соответственно, при этом 80–85%

потребления приходилось на долю представителей семейств Pseudocalanidae и Clausocalanidae (рис. 6а, рис. 6б). На внешнем шельфе зоопланктон выедал за сутки 5% наличного количества Chl-a. При этом роль Pseudocalanidae и Clausocalanidae оставалась лидирующей, но существенно возрастал вклад в суммарное выедание копепод *Calanus* spp. и *Acartia longiremis* (рис. 6в). В глубоководной области бассейна доля потребленного Chl-a возрастала до 10%, а основной вклад в потребление вносили виды *Calanus* spp. и *Metridia longa* – 56 и 21% суммарного выедания, соответственно (рис. 6г).

Величина суточного потребления фитопланктона зоопланктоном, оцененная в единицах органического углерода, возрастала на порядок величин по направлению от района внутреннего шельфа, прилегающего к дельте р. Лена к глубоководным районам. Первичная продукция в столбе воды в разных районах различалась незначительно, при этом наибольшие средние значения наблюдались

Таблица 2. Содержание фитопигментов (нг пигмента/экз) в желудках массовых видов растительного зоопланктона в разных районах моря в дневное и ночное время (среднее \pm стандартное отклонение)

Таксон	Внутренний шельф		Срединный шельф		Внешний шельф		Глубоководный район	
	день	ночь	день	ночь	день	ночь	день	ночь
<i>Limnocalanus macrurus</i> , CIV-fem	0.34 \pm 0.14	0.44 \pm 0.46		0.36 \pm 0.15				
<i>Drepanopus bungei</i> , CV-fem	0.14 \pm 0.04	0.30 \pm 0.23	0.14 \pm 0.08	0.14 \pm 0.05				
<i>Pseudocalanus major</i> , CV		0.48 \pm 0.28	0.56 \pm 0.41	0.57 \pm 0.31				
<i>Pseudocalanus</i> spp. CV-fem	0.18 \pm 0.09		0.30 \pm 0.15	0.28 \pm 0.13	0.20 \pm 0.05	1.08 \pm 0.98	0.36 \pm 0.05	0.29 \pm 0.05
Pseudo+Clausocalanidae, CII-CIV	0.05 \pm 0.01		0.13 \pm 0.08	0.17 \pm 0.06	0.06 \pm 0.03	0.17 \pm 0.12		
<i>Acartia longiremis</i> , CIV-fem	0.10 \pm 0.07		0.28 \pm 0.22	0.28 \pm 0.20	0.16 \pm 0.03	0.20 \pm 0.09		
<i>A. longiremis</i> , CIII-IV					0.11 \pm 0.03		0.06 \pm 0.01	0.09 \pm 0.03
<i>Oithona similis</i>				0.06 \pm 0.05	0.11 \pm 0.03	0.05 \pm 0.04	0.06 \pm 0.04	0.11 \pm 0.07
<i>Oikopleura vanhoeffeni</i> , 0.8–1.2 mm			0.58 \pm 0.32		0.47 \pm 0.43			
<i>Limacina helicina</i> , 0.2–0.5 mm			0.36 \pm 0.11	0.57 \pm 0.06	1.13 \pm 0.43	1.15 \pm 0.50	2.12	
<i>Calanus glacialis</i> , fem							2.77 \pm 0.97	17.1 \pm 10.8
<i>C. glacialis</i> , CV						26.4 \pm 13.4	3.72 \pm 1.12	14.8 \pm 4.91
<i>C. glacialis</i> , CIV						5.62 \pm 1.10	0.72 \pm 0.24	3.15 \pm 0.61
<i>C. glacialis</i> , CIII						1.78 \pm 0.22	0.30 \pm 0.05	1.39 \pm 0.32
<i>C. hyperboreus</i> , CV-fem							15.9	37.0 \pm 13.8
<i>Metridia longa</i> , fem								11.3 \pm 6.41
<i>Metridia longa</i> , CV								8.17 \pm 4.79
<i>Metridia longa</i> , CIV								3.54 \pm 1.12

Примечание. Жирным шрифтом выделены значения с достоверным различием между дневным и ночным потреблением пищи.

на внутреннем шельфе, а наименьшие в глубоководных районах моря (табл. 5). На этом фоне доля суточного потребления первичной продукции зоопланктоном возрастала от 1% на внутреннем шельфе, 4–5% на срединном и внешнем шельфе и до 14% в глубоководном районе (табл. 5).

ОБСУЖДЕНИЕ

Структурные и функциональные особенности пелагического сообщества моря Лаптевых, как

и других морей сибирской Арктики, в значительной мере определяется воздействием масштабного речного стока, выносящего огромные объемы аллохтонных материалов и формирующего вертикальную стратификацию водной толщи и горизонтальные градиентные зоны [6, 10, 30, 35]. Пространственное распределение опресненного поверхностного плюма в арктических морях зависит, главным образом, от ветрового режима [14, 17, 29, 41]. В период нашего исследования распределение солёности поверхностного слоя по разрезу вдоль

Таблица 3. Скорость потребления пищи массовыми видами зоопланктона в разных районах моря

Таксон	W	Внутренний шельф			Срединный шельф			Внешний шельф			Глубоководный район		
		I_{pig}	I_{ph}	I_{roc}	I_{pig}	I_{ph}	I_{roc}	I_{pig}	I_{ph}	I_{roc}	I_{pig}	I_{ph}	I_{roc}
<i>Limnocalanus macrurus</i> , CIV-fem	96	8.3	0.09	3.20	6.7	0.07	1.47						
<i>Drepanopus bungei</i> , CV-VI	5	6.5	0.07	2.51	3.4	0.04	0.74						
<i>Pseudocalanus major</i> , CV	23	11	0.12	4.25	14	0.15	3.07						
<i>Pseudocalanus</i> spp. CV-fem	7	3.7	0.04	1.43	7.6	0.08	1.66	18.9	0.25	1.98	7.47	0.14	1.08
Pseudo+ Clausocalanidae, CII-CIV	3	1.3	0.01	0.50	3.9	0.04	0.85	2.39	0.03	0.25			
<i>Acartia longiremis</i> , CV-fem	4.6	1.8	0.02	0.69	5.3	0.06	1.16	3.23	0.04	0.34			
<i>A. longiremis</i> , CIII-CIV	1.3							1.94	0.03	0.20	1.38	0.03	0.20
<i>Oithona similis</i>	0.5				0.9	0.01	0.20	1.26	0.02	0.13	1.31	0.02	0.19
<i>O. vanhoeffeni</i> , 0.8–1.2 mm	6				7	0.07	1.53	5.61	0.07	0.59			
<i>Limacina helicina</i> , 0.2–0.5 mm	3				0.5	0.01	0.11	1.19	0.02	0.12	2.21	0.04	0.32
<i>Calanus glacialis</i> , fem	320										204	3.79	29.4
<i>C. glacialis</i> , CV	215							317	4.15	33.29	201	3.74	28.9
<i>C. glacialis</i> , CIV	80							67.4	0.88	7.08	41.6	0.77	5.99
<i>C. glacialis</i> , CIII	22							21.4	0.28	2.25	18.1	0.34	2.61
<i>C. hyperboreus</i> , CV-fem	1500										358	6.66	51.6
<i>Metridia longa</i> , fem	193										37.8	0.70	5.44
<i>Metridia longa</i> , CV	75										27.2	0.51	3.92
<i>Metridia longa</i> , CIV	25										11.8	0.21	1.71

Примечание. W – индивидуальный вес животного (мкг С/экз), I_{pig} – потребление Chl-a (нг пигментов/экз сут), I_{ph} – потребление углерода фитопланктона (мкг С/экз сут), I_{roc} – потребление взвешенного органического углерода (мкг С/экз сут)

130° в.д. хорошо совпадало со среднегодовыми значениями за период 1950–1990 гг. [34], что может свидетельствовать о том, что мы застали наиболее типичную для района гидрофизическую ситуацию. Исключение представляла ст. 5215–2 (74.3° с.ш.), где поверхностная температура была на 1–1.5 °C ниже, а соленость на 4–6 psu выше, чем на соседних станциях (рис. 2).

В период исследований наблюдалась хорошо выраженная вертикальная стратификация водной толщи с халоклином на глубине между 4–5 м в районе внутреннего шельфа и на глубине 10–15 м на

остальной части шельфа. Резкий халоклин отделял поверхностный слой теплой опресненной воды от соленой и холодной глубинной воды, что характерно для большинства районов арктического шельфа [28, 30, 35]. Двуслойная структура водной толщи определяла характер вертикального распределения Chl-a, с максимумом в поверхностном слое и резким падением с глубиной (рис. 3). Подтверждением существенного влияния плотностной стратификации на характер вертикального распределения Chl-a служат соответствующие профили на станциях без выраженной вертикальной

Таблица 4. Относительные величины скорости питания и дыхания (% от веса тела) у массовых видов зоопланктона в разных районах

Таксон	<i>W</i>	Внутренний шельф			Срединный шельф			Внешний шельф			Глубоководный район		
		<i>I_{ph}</i>	<i>I_{roc}</i>	<i>Resp</i>									
<i>Limnocalanus macrurus</i> , CIV-fem	96	0.10	3.3	3.0	0.07	1.53	2.59						
<i>Drepanopus bungei</i> , CV–VI	5	1.44	50.2	5.8	0.72	14.89	4.97						
<i>Pseudocalanus major</i> , CV	23	0.53	18.5	4.1	0.65	13.33	3.55						
<i>Pseudocalanus</i> spp. CV-fem	7	0.59	20.4	5.3	1.15	23.78	4.61	3.54	28.35	4.61	1.98	15.4	4.3
<i>Pseudocalanidae</i> CII–CIV	3	0.48	16.7	6.4	1.38	28.47	5.56	1.04	8.37	5.56			
<i>Acartia longiremis</i> , CV-fem	4.6	0.43	15.1	5.9	1.22	25.23	5.06	0.92	7.37	5.06			
<i>A. longiremis</i> , CIII–CIV	1.3							1.95	15.67	6.68	1.97	15.3	6.2
<i>Oithona similis</i>	0.5				1.91	39.42	8.25	3.30	26.46	8.25	4.87	37.7	7.7
<i>O. vanhoeffeni</i> , 0.8–1.2 mm	6				1.24	25.55	4.77	1.22	9.82	4.77			
<i>Limacina helicina</i> , 0.2–0.5 mm	3				0.18	3.65	5.56	0.52	4.17	5.56	1.37	10.6	5.2
<i>Calanus glacialis</i> , fem	320										1.19	9.2	1.6
<i>C. glacialis</i> , CV	215							1.93	15.48	2.17	1.74	13.5	1.8
<i>C. glacialis</i> , CIV	80							1.10	8.85	2.70	0.97	7.5	2.2
<i>C. glacialis</i> , CIII	22							1.27	10.21	3.59	1.53	11.8	2.9
<i>C. hyperboreus</i> , CV-fem	1500										0.44	3.4	1.1
<i>Metridia longa</i> , fem	193										0.36	2.8	1.8
<i>Metridia longa</i> , CV	75										0.67	5.2	2.2
<i>Metridia longa</i> , CIV	25										0.87	6.9	2.8

Примечание. *W* – индивидуальный вес животного (мкг С/экз), *I_{ph}* (%) – относительное потребление фитопланктона, *I_{roc}* (%) – относительное потребление взвешенного органического вещества, *Resp* (%) – относительная скорость дыхания.

стратификации (станции 5215, 5230, 5231, и все глубоководные станции). Здесь концентрация Chl-а на поверхности была ниже, а его распределение относительно равномерным в верхнем 10–15 м слое. Сходная картина распределения Chl-а в зависимости от степени выраженности халоклина, приведена в работах [23, 35]. Вертикальное распределение зоопланктона на внутреннем шельфе при опреснении поверхностного слоя до 4–7 psu характеризовалось повышенной концентрацией животных под халоклином (рис. 5), что приводило

к вертикальной разобоченности фитопланктона и растительноядного зоопланктона, и, в результате, к слабому использованию имеющейся биомассы фитопланктона (рис. 6).

Воздействие речного стока на пелагическую экосистему шельфа проявлялась в четко выраженной кросс-шельфовой зональности распределения структурно-функциональных характеристик фитопланктона, концентрации взвешенного органического углерода (ВОУ) и видового состава зоопланктона. По мере удаления от берега и ослабления

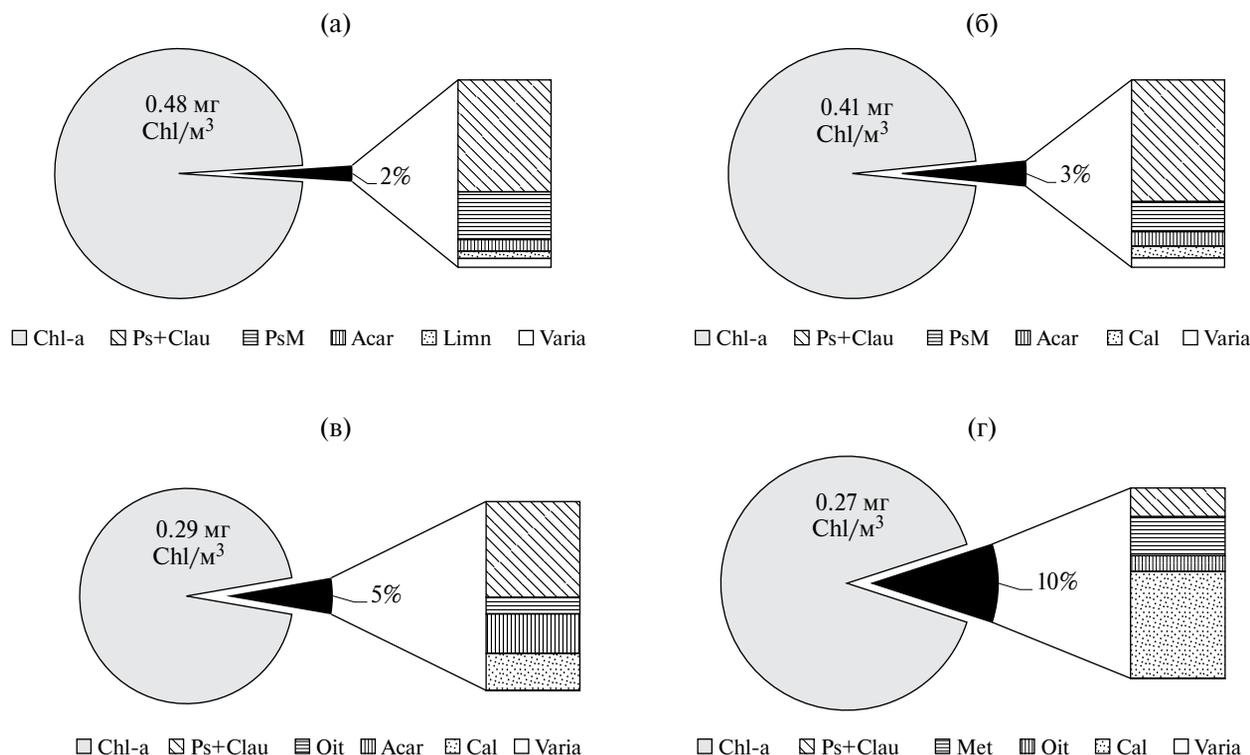


Рис. 6. Выведание биомассы автотрофного фитопланктона (% от содержания *Chl-a*) в слое 0–40 м (дно) и роль массовых видов мезопланктона в общем выедании в разных районах моря. Внутренний шельф (а), срединный шельф (б), внешний шельф (в), глубоководный район (г).

Chl-a – средняя концентрация хлорофилла “а” в столбе воды; *Ps+Clau* – *Pseudocalanidae*+*Clausocalanidae*; *PsM* – *Pseudocalanus major*; *Acar* – *Acartia longiremis*; *Limn* – *Limnocalanus macrurus*; *Cal* – *Calanus* spp.; *Oit* – *Oithona similis*; *Met* – *Metridia longa*; *Varia* – другие группы.

влияния речного стока средний размер клеток фитопланктона увеличивался от $\sim 500 \text{ мкм}^3$ до 6000 мкм^3 , а отношение углерода фитопланктона к хлорофиллу ($C_{\text{phyto}} : \text{Chl-a}$) возрастало вдвое – от ~ 11 на внутреннем шельфе до 19 в глубоком море (табл. 1).

Самая высокая концентрация взвешенного органического вещества (РОС) наблюдалась в районе наибольшего влияния речного стока (0.3–0.7 мг/л). В северном направлении она постепенно снижалась и в глубоководном районе значения

не превышали 0.1 мг/л. Такое распределение хорошо согласуется с наблюдениями [12, 19] для сентября 1989 и 1991 гг. Отношение РОС: *Chl-a* уменьшалось по мере удаления от прибрежных районов (табл. 1), а величины этого отношения хорошо совпадают с данными, полученными в начале августа 1998 г, то есть в более ранний сезон [39]. Оба параметра – $C_{\text{phyto}} : \text{Chl-a}$ и РОС : *Chl-a*, также как размерный состав фитопланктона, важны для оценки трофических условий и определения обеспеченности пищей растительноядного зоопланктона в конкретном районе.

Таблица 5. Величина общей первичной продукции (*PP*, мг $\text{C}/\text{м}^2$ сут), потребление органического углерода фитопланктона зоопланктоном в столбе воды (*Gr*, мг $\text{C}/\text{м}^2$ сут) и доля потребленной первичной продукции (*Gr/PP*, %) в различных районах моря Лаптевых. Данные представлены как среднее \pm стандартная ошибка

	Внутренний шельф	Срединный шельф	Внешний шельф	Глубоководный район
<i>PP</i>	89.7 ± 13.04	62.0 ± 5.85	73.7 ± 27.3	56.5 ± 0.96
<i>Gr</i>	0.78 ± 0.29	2.45 ± 0.67	3.67 ± 0.85	7.87 ± 1.15
<i>Gr/PP</i>	1.01 ± 0.52	4.46 ± 1.78	5.64 ± 1.17	13.9 ± 2.0

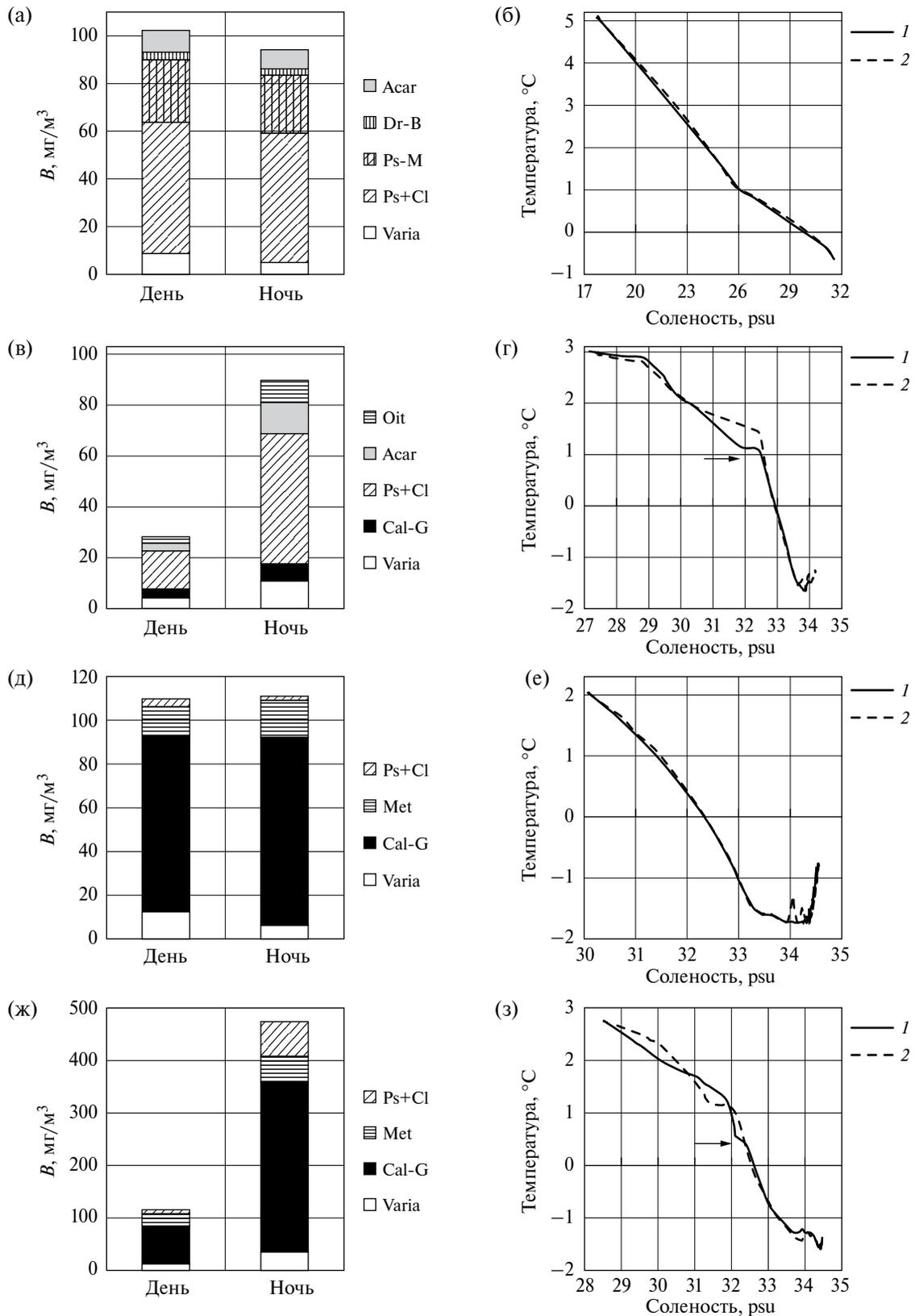


Рис. 7. Состав и биомасса зоопланктона (левая часть рисунка) и *TS*-кривые (правая часть рисунка) в дневное и ночное время на станциях 5220 (а, б), 5230/31 (в, г), 5225 (д, е), 5227 (ж, з). *Acar* – *Acartia longiremis*; *Dr-B* – *Drepanopus bungei*, CV–CIV; *Ps-M* – *Pseudocalanus major*, CV–CIV; *Ps+Cl* – *Pseudocalanidae*+*Clausocalanidae*, CI–CIV; *Oit* – *Oithona similis*; *Cal-G* – *Calanus glacialis*; *Met* – *Metridia longa*; *Varia* – другие группы; ночные наблюдения (1); дневные наблюдения (2). Стрелками показана глубина 30 м.

Другой важной характеристикой трофических условий для фитофагов является содержание Chl-а как показателя наличной биомассы автотрофного фитопланктона. Хотя концентрация Chl-а в поверхностном слое заметно уменьшалась от берега к океану (от 1.2 до 0.4 мг/м³), его общее количество в слое не отличалось в разных районах моря (ANOVA, $p=0.13$), составляя 6–10 мг Chl/м². Такая же картина наблюдалась в распределении величины первичной продукции (ПП): ее средние значения для выделенных районов изменялись в пределах 56–84 мг С/м²/сут. и достоверно не различались (ANOVA, $p=0.26$). Об относительно равномерном распределении Chl-а и ПП в исследованном районе свидетельствуют также низкие коэффициенты вариации – 27 и 32%, соответственно.

Видовой состав зоопланктона существенно отличался по мере продвижения от прибрежных к глубоководным районам. На внутреннем шельфе в зоне наибольшего опреснения преобладали солоноватоводные виды *Pseudocalanus major*, *Drepanopus bungii* и *Limnocalanus macrurus*, на среднем шельфе увеличивалась роль шельфово-неритических видов *Pseudocalanus acuspes*, *Acartia longiremis* и *Oithona similis*, на внешнем шельфе значительную долю в сообществе составляли морские copepodы *Calanus glacialis*, аппендикулярии *Oikopleura vanhoffeni* и *Fritillaria borealis*, а в районе глубокого моря доминировали copepodы *Calanus* spp. и *Metridia longa*. Подобная смена видового состава зоопланктона по мере удаления от берега и уменьшения влияния речного стока описана для моря Лаптевых во многих работах [11, 27, 31, 35, 38] и является типичной для Сибирских арктических морей [5, 10, 13].

Широтная зональность в распределении биомассы растительноядного зоопланктона слабо проявлялась в исследуемый период. Самые высокие средние значения – 236 мг/м³ были отмечены на внутреннем шельфе, а в остальных районах колебались в пределах от 80 до 120 мг/м³. Следует заметить, что эти величины характеризуют зоопланктон в слое 0–30 (дно) м, где в основном происходит питание фитофагов.

Во многих работах, посвященных исследованию зоопланктона в море Лаптевых, отмечается значительная пространственная гетерогенность распределения численности и биомассы зоопланктона [22, 27, 35, 38]. Наши данные показали, что внутри каждого района, только одна из четырех станций заметно отличалась от других станций по составу и количеству растительноядного зоопланктона. В большинстве случаев, эти отличия были обусловлены гидрофизическими причинами. Так, например, ст. 5219 располагалась на внутренней периферии фронтальной зоны, а ст. 5215 находилась

в меандре более соленой воды. Влияние гидрофизической неоднородности, и, в частности, фронтальных зон на распределение зоопланктона в Карском море хорошо документировано [2, 10, 18]. Мы проанализировали дневное и ночное распределение зоопланктона на суточных станциях с меняющимися гидрофизическими характеристиками (рис. 7). На станциях 5220 (рис. 7а, 7б) и 5225 (рис. 7д, 7е), где совпадение хода *TS*-кривых в дневное и ночное время свидетельствовало об устойчивости гидрофизических условий, количество зоопланктона и его состав практически не менялись в течение суток. Обратная картина наблюдалась на станциях 5230, 5231 (рис. 7в, 7г), и 5227 (рис. 7ж, 7з), где различие *TS*-кривых, полученных днем и ночью, указывает на адвективный перенос воды в слое 0–30 м, что, в свою очередь, определяет почти четырехкратное различие значений дневной и ночной биомассы зоопланктона.

Количественные данные по питанию зоопланктонных видов в море Лаптевых до настоящего времени отсутствовали. Интенсивность питания растительноядного зоопланктона во многом зависит от количества и состава кормовых объектов. Хотя видовой и размерный состав фитопланктона менялся по разрезу [8], содержание Chl-а в столбе воды оставалось на близком уровне в разных районах моря. На этом фоне скорость питания одного и того же вида/стадии в разных районах моря также различалась незначительно. Исключение представлял район внутреннего шельфа, где отмечалось снижение скорости питания у нескольких массовых видов. Мы предполагаем, что это связано с расхождением по вертикали пищи и ее потребителей, что, как уже говорилось выше, определялось жесткой стратификацией водной толщи.

Измеренные нами низкие скорости потребления фитопланктона, не покрывающие энергетические затраты животных на дыхание, могут быть связаны с низкой концентрацией Chl-а в период осенней стадии сукцессии. Сходные величины концентрации Chl-а наблюдались на шельфе моря Лаптевых в сентябре 1991 г. [35, 39].

Альтернативной пищей для планктонных фитофагов может служить детрит, обогащенный бактериями, и микрозоопланктон. Полученное нами отношение РОС:Chl-а, до некоторой степени, дает представление о количестве дополнительных источников питания в период исследований.

При учете потребления взвешенного органического вещества суточные рационы всех исследованных видов превышали их энергетические затраты на дыхание, при этом оставалась часть энергии для роста и накопления резервных веществ. Единственное исключение касалось copepod *Limnocalanus macrurus*, которые при недостатке

растительной пищи переходят на хищничество, в частности на потребление молоди копепоид *Drepanopus bungii* [40].

Парадоксально, что хотя потребление фитопланктона не удовлетворяло энергетические потребности зоопланктона, большая часть его биомассы оставалась неиспользованной. В районах внутреннего и срединного шельфа зоопланктон выедал 2–3% от доступной биомассы фитопланктона, на внешнем шельфе и в глубоководной части бассейна – 5 и 10%, соответственно. Аналогичная тенденция возрастания доли потребленной биомассы фитопланктона по направлению от Обского эстуария к глубоководным районам была описана для осеннего сезона в Карском море [1]. Существенно, что в отличие от Карского моря, где уровень первичной продукции в некоторых районах был недостаточным для покрытия суточных рационах растительноядного зоопланктона [1], в море Лаптевых первичная продукция в большой степени недоиспользовалась – доля суточного потребления первичной продукции не превышала 5% на шельфе, увеличиваясь до 15% в северных глубоководных районах.

Кросс-шельфовая зональность, связанная с воздействием масштабного речного стока на поверхностный слой – одна из важнейших черт пелагических экосистем моря Лаптевых [22, 35, 39] и других арктических морей [5, 10, 13]. Широтная зональность в море Лаптевых проявляется не только в физических свойствах воды и структуре планктонных сообществ, но и в их функциональных характеристиках.

Работа выполнена в рамках Государственного задания ФАНО РФ (тема № 0149-2018-0035). Полевые исследования и эксперименты проводились за счет средств РНФ (Проект № 14-50-00095). Анализ данных по определению концентрации фитопигментов, ВОВ и функциональных характеристик фито- и зоопланктонных сообществ выполнен при финансовой поддержке РФФИ (Проекты № 17-05-00799, № 16-05-00037, № 16-04-00064, № 16-05-00045 и № 16-05-00055).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Арашкевич Е.Г., Флинт М.В., Никишина А.Б. и др. Роль зоопланктона в трансформации органического вещества в Обском эстуарии, шельфовых и глубоководных районах Карского моря // *Океанология*. 2010. Т. 50. № 5. С. 823–836.
2. Дриц А.В., Никишина А.Б., Семенова Т.Н. и др. Пространственное распределение и питание массовых видов зоопланктона в эстуарии реки Обь // *Океанология*. 2016. Т. 56 № 3. С. 414–428.
3. Ведерников В.И., Демидов А.Б., Судьбин А.И. Первичная продукция и хлорофилл в Карском море в сентябре 1993 г. // *Океанология*. 1994. Т. 34. № 5. С. 693–703.
4. Ветров А.А., Романкевич Е.А., Беляев Н.А. Хлорофилл, первичная продукция, потоки и баланс органического углерода в море Лаптевых // *Геохимия*. 2008. № 10. С. 1122–1130.
5. Виноградов М.Е., Шушкина Э.А., Лебедева Л.П. и др. Мезопланктон восточной части Карского моря и эстуариев Оби и Енисея // *Океанология*. 1994. Т. 34. № 5. С. 716–723.
6. Зацепин А.Г., Кременецкий В.В., Кубряков А.А. и др. Распространение и трансформация вод поверхностного опресненного слоя в Карском море // *Океанология*. 2015. Т. 55. № 4. С. 502–513.
7. Суханова И.Н., Флинт М.В., Мошаров С.А., Сергеева В.М. Структура сообществ фитопланктона и первичная продукция в Обском эстуарии и на прилежащем Карском шельфе // *Океанология*. 2010. Т. 50. № 5. С. 785–800.
8. Суханова И.Н., Флинт М.В., Георгиева Е.Ю. и др. Структура сообществ фитопланктона в восточной части моря Лаптевых // *Океанология*. 2017. Т. 57. № 1. С. 86–102.
9. Численко Л.Л. Номограммы для определения веса водных организмов по размерам и форме тела. Л.: Наука, 1968. 106 с.
10. Флинт М.В., Семенова Т.Н., Арашкевич Е.Г. и др. Структура планктонных сообществ в области эстуарной фронтальной зоны реки Оби // *Океанология*. 2010. Т. 50. № 5. С. 809–822.
11. 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 // *Global and Planetary Change*. 2005. V. 48. P. 141–164.
12. Cauwet G., Sidorov I. The biochemistry of Lena River: organic carbon and nutrients distribution // *Marine Chemistry*. 1996. V. 53. P. 211–227.
13. Deubel H., Engel M., Fetzer I. et al. The southern Kara Sea ecosystem: Phytoplankton, zooplankton and benthos communities influenced by river run-off // *Siberian river run-off in the Kara Sea. Proceedings in Marine Science*, 6 / Eds. Stein R. et al. Amsterdam: Elsevier Science B.V., 2003. P. 237–265.
14. Dmitrenko I.A., Kirillov S.A., Krumpfen T. et al. Wind-driven diversion of summer river runoff preconditions the Laptev Sea coastal polynya hydrography: Evidence from summer-to-winter hydrographic records of 2007–2009 // *Continental Shelf Res.* 2010. V. 30 P. 1656–1664.
15. Dmitrenko I.A., Polyakov, Alexeev V.A. et al. Arctic Ocean freshwater changes over the past 100 years and their causes // *J. of Climate*. 2008. V. 21. Issue 2. P. 364–384.

16. *Dmitrienko I.A., Kirillov S.A., Tremblay L.B.* The long-term and interannual variability of summer fresh water storage over the eastern Siberian shelf: implication for climatic change // *J. Geophysical Res.* 2008. V. 113. № C03007. Doi: 10.1029/2007JC004304.
17. *Dmitrienko I., Kirillov S., Eicken H., Markova N.* Wind-driven summer surface hydrography of the eastern Siberian shelf // *Geophysical Res. Letters.* 2005. V. 32. Issue 14. L14613.
18. *Drits A.V., Pasternak A.F., Nikishina A.B. et al.* The dominant copepods *Senecella siberica* and *Limnocalanus macrurus* in the Ob Estuary: ecology in a high-gradient environment // *Polar Biol.* 2016. V. 39. P. 1527–1538.
19. *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.
20. *Fedorova I., Chetverova A., Bolshiyarov D. et al.* Lena Delta hydrology and geochemistry: long-term hydrological data and recent field observations // *Biogeosciences.* 2015. V. 12. P. 345–363.
21. *Gordeev V.V., Sidorov I.S.* Concentrations of major elements and their outflow into the Laptev Sea by the Lena River // *Marine Chemistry.* 1993. V. 43. P. 33–46.
22. *Heim B., Abramova E., Doerffer R. et al.* Ocean Colour remote sensing in the Southern Laptev Sea: evaluation and applications // *Biogeosciences.* 2014. V. 11. P. 4191–4210.
23. *Heiskanen A.-S., Keck A.* Distribution and sinking rates of phytoplankton, detritus, and particulate biogenic silica in the Laptev Sea and Lena River (Arctic Siberia) // *Marine Chemistry.* 1996. V. 53. P. 229–245.
24. ICES Zooplankton Methodology Manual / Eds. Harris R. et al. London: Academic Press, 2000. 684 p.
25. *Ikeda T., Kanno Y., Ozaki K., Shinada A.* Metabolic rates of epipelagic marine copepods as a function of body mass and temperature // *Marine Biology.* 2001. V. 139. P. 587–596.
26. *Kassens H., Dmitrienko I.A., Rachol V. et al.* Russian and German scientist explore the arctic's Laptev Sea and its climate system // *Eos Trans. AGU.* 1998. V. 79. P. 317–323.
27. *Kosobokova R.N., Hanssen H., Hirche H.-J., Knickmeier K.* Composition and distribution of zooplankton in the Laptev Sea and adjacent Nansen Basin during summer, 1993 // *Polar Biol.* 1998. V. 19. P. 63–76.
28. *Kraberg C., Druzhkova E., Heim B. et al.* Phytoplankton community structure in the Lena Delta (Siberia, Russia) in relation to hydrography // *Biogeosciences.* 2013. V. 10. P. 7263–7277.
29. *Kubryakov A.A., Stanichny S.V., Zatsepin A.G.* River plume dynamics in the Kara Sea from altimetry-based lagrangian model, satellite salinity and chlorophyll data // *Remote sensing of environment.* 2016. V. 176. P. 177–187.
30. *Letolle R., Martin J.M., Thomas A.J. et al.* ¹⁸O abundance and dissolved silicate in the Lena delta and Laptev Sea (Russia) // *Marine chemistry.* 1993. V. 43 P. 47–64.
31. *Lischka S., Knickmeier K., Hagen W.* Mesozooplankton assemblages in the shallow Arctic Laptev Sea // *Polar Biology.* 2001. V. 24. P. 186–199.
32. *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.
33. *Menden-Deuer S., Lessard E.J.* C to volume relationships for dinoflagellates. Diatoms and other protists plankton // *Limnol Oceanogr.* 2000. V. 39. P. 1044–1060.
34. *Polyakov I., Walsh D., Dmitrienko I. et al.* Arctic Ocean variability derived from historical observations // *Geophysical Res. Letters.* 2003. V. 30. Issue 6. 1298. DOI:10.1029/2002GL016441.
35. *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.
36. *Steemann Nielsen E.* The use of radioactive carbon (C¹⁴) for measuring organic production in the sea // *J. Cons. Perm. Ins. Explor. Mer.* 1952. V. 18. P. 117–140.
37. *Strickland J.D.H., Parsons T.R.* A practical handbook of seawater analysis. Pigment analysis // *Bull. Fish. Res. Bd. Can.* 1968. V. 167. P. 1–311.
38. *Timofeev S.P.* The Laptev Sea zooplankton: a Review (1996) // *Ber. Polarforsch.* 1998. № 287. P. 80–99.
39. *Tuschling K.* Phytoplankton ecology in the arctic Laptev Sea – a comparison of three seasons // *Ber. Polarforsch.* 2000. № 347. U – Thesis. Kiel Univ. (Germany). 165 p.
40. *Warren G.J.* Predaceous feeding habits of *Limnocalanus macrurus* // *J. Plankton Res.* 1985. V. 7. P. 537–552.
41. *Wegner C., Bauch D., Holemann J.A. et al.* Interannual variability of surface and bottom sediment transport on the Laptev Sea shelf during summer // *Biogeosciences.* 2013. V. 10. P. 1117–1129.

Distribution and Feeding of Herbivorous Zooplankton in the Laptev Sea

**E. G. Arashkevich, A. V. Drits, A. F. Pasternak, M. V. Flint, A. B. Demidov,
A. B. Amelina, M. D. Kravchishina, I. N. Sukhanova, S. A. Shchuka**

The material was collected along the 130° E quasi-meridional transect from the Lena River delta to the northern deep-water regions of the Laptev Sea in September 2015. The latitudinal zonation and the impact of river runoff were manifested in the distribution of temperature and salinity, the concentration of suspended organic matter, and the structure of plankton communities. The differences in the concentration of *Chl-a* and values of primary production along the transect were nonsignificant. Feeding rate of mesozooplankton herbivores was measured with the gut fluorescence method. Based on the feeding rate and abundance of zooplankton species the total consumption of phytoplankton biomass and primary production was estimated. The daily grazing impact of zooplankton on phytoplankton biomass increased from 2% in the inner shelf to 3% in the middle shelf, 5% in the outer shelf and 10% in the deep-water part of the basin. Consumption of primary production also increased: 1, 4.5, 5.7 and 13.9%, respectively. Consumption of phytoplankton did not cover the energy demands of respiration in autumn. Latitudinal zonation was manifested not only in the hydrophysical water parameters and structure of plankton communities, but also in their functioning.