

УДК 574.523

ПИТАНИЕ МАССОВЫХ ВИДОВ МЕЗОЗООПЛАНКТОНА И ИХ РОЛЬ В ВЫЕДАНИИ ФИТОПЛАНКТОНА В ЕНИСЕЙСКОМ ЭСТУАРИИ В ОСЕННИЙ СЕЗОН

© 2015 г. А. В. Дриц, Е. Г. Арашкевич, А. Б. Никишина, В. М. Сергеева,
К. А. Соловьев, М. В. Флинт

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

e-mail: adrits@mail.ru

Поступила в редакцию 02.04.2014 г.

Исследовано питание массовых видов зоопланктона в различающихся по степени влияния речного стока районах енисейского эстуария: зоне опресненных вод, эстуарной фронтальной зоне и прилегающем внутреннем шельфе в позднелетний период. Интенсивность питания оценивалась на основании измерений флуоресценции фитопигментов в кишечнике зоопланктеров. Показано, что, несмотря на конец вегетационного сезона, для большинства представителей пресноводного, солоноватоводного и морского комплексов видов потребление автотрофного фитопланктона не только компенсировало энергетические затраты на обмен, но и обеспечивало возможность роста и/или накопления резервных веществ. Общее потребление фитопланктона мезозoopланктоном существенно различалось в разных зонах эстуария р. Енисей. В зоне опресненных вод на фоне высокой биомассы и продукции фитопланктона роль зоопланктона в выедании автотрофных водорослей незначительна – не более 1.5% биомассы и 20% первичной продукции в сутки. В зоне смешения речных и морских вод величина суточного выедания составляла 3.2–14.3% биомассы водорослей и 150–290% первичной продукции, в области прилегающего шельфа – 1.4–7.0 и 130% соответственно. На основании сравнительного анализа полученных данных и результатов исследования питания зоопланктона в обском эстуарии в аналогичный сезон выявлены общие закономерности, характеризующие роль зоопланктона в биотрансформации органического вещества в эстуарных районах крупных арктических рек.

DOI: 10.7868/S0030157415040048

ВВЕДЕНИЕ

Экосистема эстуария Енисея интенсивно изучается в последние два десятилетия и, благодаря ряду комплексных научных экспедиций, относится к хорошо исследованным эстуарным районам Арктики [2, 3, 7, 13, 16]. Особое внимание уделялось исследованию зоопланктонного сообщества, играющего в эстуарных областях ключевую роль в процессах биотрансформации притока речным стоком аллохтонного материала. Были получены общие представления о структуре зоопланктона, общем характере распределения массовых видов и их связи с определенными диапазонами изменений солености и температуры [2, 9]. Описаны сезонная динамика состава и обилия зоопланктона и изменения возрастной структуры популяций доминирующих видов [8]. Показано существование специфических комплексов видов, населяющих разные районы эстуарной области Енисея [2, 9]. В одном из последних исследований детально проанализирована связь видового состава, количественного распределения зоопланктона в целом и массовых видов с мезомасштабными изменениями гидрофизической струк-

туры и особенностями циркуляции. Показано, что максимальные величины численности и биомассы зоопланктона ассоциированы с зонами фронтальных разделов, широтная протяженность которых менее 10 км [7]. На фоне достаточно полной изученности видовой структуры и закономерностей количественного распределения зоопланктона в эстуарной области Енисея практически отсутствуют данные о его роли в процессах биотрансформации органического вещества.

В настоящей работе сделана первая попытка количественно оценить уровень потребления мезозoopланктоном автотрофного фитопланктона в различающихся по степени влияния речного стока районах енисейского эстуария.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа была выполнена в рамках мультидисциплинарных исследований экосистемы Карского моря, проводимых в сентябре 2011 г. на борту НИС “Академик Мстислав Келдыш”. Материал получен на 11 станциях разреза в эстуарии р. Ени-

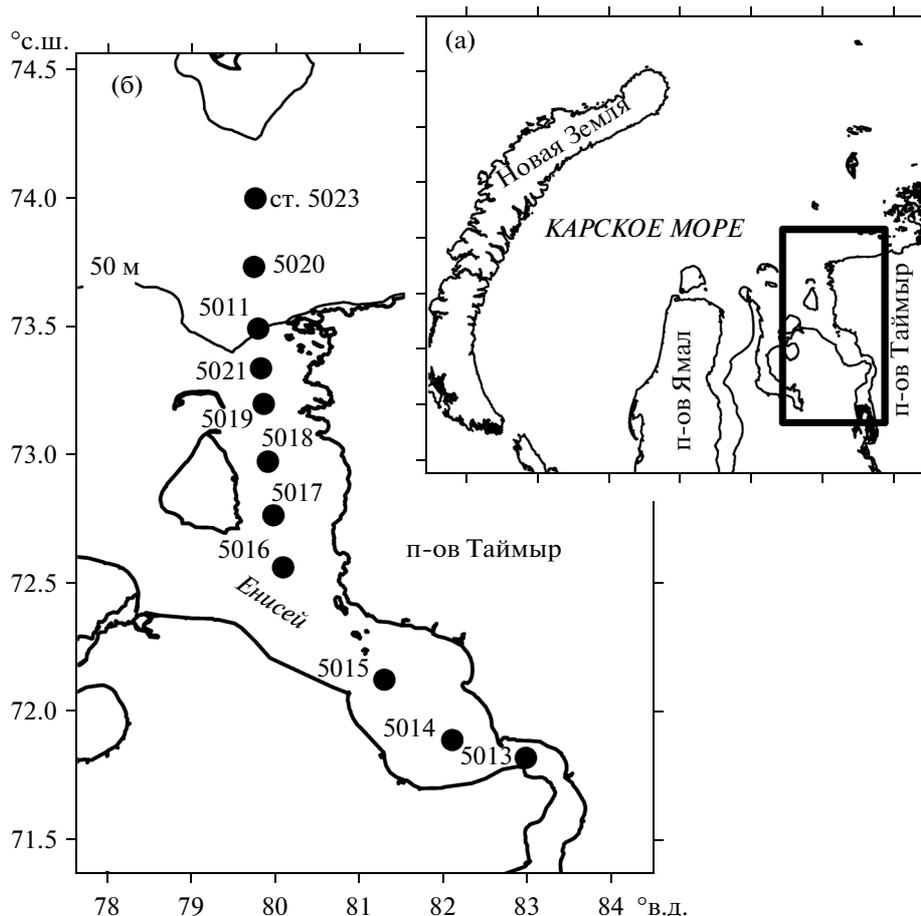


Рис. 1. Карта исследованного района (а) и расположение станций на разрезе в эстуарии р. Енисей (б).

сей и прилегающих районов шельфа (рис. 1). Интенсивность питания зоопланктона оценивали флуоресцентным методом по содержанию фитопигментов (*Chl-a* и феопигментов) в кишечнике и времени переваривания пищи [22]. Зоопланктон для анализов собирали сетью Джели (диаметр входного отверстия 37 см, ячея фильтрующего конуса 180 мкм), облавливая слой от дна до поверхности. Животных немедленно наркотизировали фильтрованной морской водой, насыщенной углекислым газом, для предотвращения выделения пищи из кишечника. Обездвиженных животных под биноклем сортировали по видам и стадиям и помещали в 90% ацетон для экстракции фитопигментов. Для каждого анализа в зависимости от размера зоопланктеров отбирали от 3 до 20 экземпляров. Экстракцию проводили при температуре 4°C в течение 24 часов. Флуоресценция экстрактов до и после подкисления двумя каплями 10% HCl была измерена на флуориметре Trilogy Turner Designs (США). Прибор был предварительно откалиброван с использованием чи-

стого хлорофилла. Количество пигментов в кишечнике определяли по методике [27]:

$$Chl-a = k(Fb - Fa)(V_{экстр}/n),$$

$$\text{Феопигмент} = k(RFa - Fb)/(V_{экстр}/n),$$

где k – калибровочный коэффициент прибора, Fb и Fa – флуоресценция опытного раствора до и после подкисления соответственно, R – коэффициент подкисления $V_{экстр}$ – объем ацетонового экстракта, мл, n – количество животных в экстракте.

Общее содержание пигментов в кишечнике (G , нг *Chl-a*/экз) рассчитывали по формуле [17]:

$$G = (Chl-a + 1.51\text{Феопигмент}).$$

Для определения времени переваривания растительной пищи у видов *Mysis oculata*, *Limnocalanus macrurus* и *Calanus glacialis* были проведены специальные эксперименты. Чтобы минимизировать влияние экспериментальных условий на процесс переваривания пищи, рачков немедленно после поимки помещали в сосуды с 30–50 мл нефилтрованной морской воды и измеряли временной интервал между выходом первой и второй фекальной пеллеты (Δt_f , час). Пеллеты собирали

Таблица 1. Время переваривания пищи (T , час) у разных видов зоопланктона

Вид/стадия	T	Источник
<i>Bosmina longirostris</i>	0.28	[10]
<i>Daphnia</i> sp.	0.11	[10]
<i>Eurytemora</i> sp., CV-Fem	1.1	[18]
<i>Eudiaptomus</i> sp., CV-Fem	1.23	[12]
<i>Pseudocalanus</i> sp., CV	0.68	[25]
<i>Cyclops</i> sp., CV	1.67	[25]
<i>Drepanopus bungei</i> , CV-Fem	0.68	[25]

для последующего определения количества фитопигментов (G_f , нг/шт). Время переваривания рассчитывали как $T = G\Delta t_f / G_f$.

Для большинства массовых видов при расчетах их суточного рациона были использованы литературные данные по времени переваривания пищи, приведенные к температуре 8°C с учетом $Q_{10} = 2.2$ [19] (табл. 1). Для *Cyclops* sp. и *Drepanopus bungei* нам не удалось найти опубликованных данных о времени переваривания растительной пищи, поэтому мы использовали значения, полученные [25] для морских видов Cyclopoidea и Pseudocalanidae соответственно.

Суточное потребление *Chl-a* (I , нг *Chl-a*/экз сутки) рассчитывали как $I = Gt/T$, где t – время питания, равное 24 часам для видов, у которых не было выявлено выраженного суточного ритма активности питания. Для видов, у которых значения G достоверно различались в разное время суток, использовали формулу: $I = (G_1t_1 + G_2t_2)/T$, где G_1 и G_2 среднее количество фитопигментов в кишечнике в светлое и темное время суток, t_1 и t_2 – продолжительность светлого и темного периода.

Общее потребление биомассы автотрофного фитопланктона всеми исследованными видами

мезозoopланктона (E_{Chl-a} , мг *Chl-a*/м² сутки) 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 (экз/м²), n – число видов. Данные о численности видов приведены в работе [7]. Для пересчета суточного потребления пищи в единицы углерода (E_c , мг С/м² сутки) были использованы данные по содержанию органического углерода в автотрофных видах водорослей (C_{ph}), полученные на основании обработки проб фитопланктона и определения его углеродной биомассы согласно [24] (материалы И.Н. Сухановой и В.М. Сергеевой). Данные о величине первичной продукции и концентрации *Chl-a* представлены А.С. Демидовым и С.А. Мошаровым.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Характеристика района. Гидрофизические условия в районе исследований подробно описаны в работе [7]. На основании данных распределения поверхностной солености в исследованной области этими авторами было выделено три основных зоны: зона опресненных вод с соленостью поверхностного слоя 0–5 psu (станции 5013–5016), зона смешения речных и морских вод (эстуарная фронтальная зона) с соленостью 5–18 psu (станции 5017–5019, 5011, 5021) и район прилегающего внутреннего шельфа, где соленость была выше 18 psu (станции 5020, 5023). Данные о концентрации *Chl-a*, величине первичной продукции, соотношении $C_{ph}/Chl-a$ на станциях, расположенных в выделенных зонах, представлены в табл. 2.

Таблица 2. Концентрация хлорофилла а (*Chl-a*, мг/м²), первичная продукция (ПП, мг С/м² сутки) и соотношение органического углерода автотрофного фитопланктона и *Chl-a* ($C_{ph}/Chl-a$, мг С/мг *Chl-a*) на станциях в эстуарии Енисея и прилежащем шельфе в сентябре 2011 г.

	№ станции	Дата	Время	Глубина	<i>Chl-a</i>	ПП	$C_{ph}/Chl-a$
Зона опресненных вод	5013	18/09	20:30	30	82.7	151	28.2 ± 17.4 (4)
	5014	19/09	02:00	8	23.1	49	
	5015	19/09	15:50	12	42.9	56	
	5016	19/09	21:30	13	17.7	23	
Фронтальная зона	5017	20/09	03:30	15	10.8	Нет данных	21.5 ± 14.9 (11)
	5018	20/09	05:30	20	14.2	18	
	5019	20/09	10:20	20	17.3	15	
	5021	21/09	09:00	31	29.6	43	
	5011(2)	20/09	17:00	25	26.7	Нет данных	
Внутренний шельф	5020	20/09	20:20	30	34.6	14	38.4 ± 25.7 (5)
	5023	21/09	18:30	26	16.4	25	

Таблица 3. Количество фитопигментов в пищеварительном тракте массовых видов зоопланктона (среднее \pm SD) в разных биотопах эстуарной области Енисея (в скобках указано число повторностей)

Вид, стадия/размер	Зона опресненных вод	Фронтальная зона	Внутренний шельф
<i>Bosmina longirostris</i>	0.68 \pm 0.21 (2)		
<i>Daphnia</i> sp.	1.21 \pm 0.41 (7)		
<i>Cyclops</i> sp., CV	3.95 \pm 1.20 (3)		
<i>Eudiaptomus gracilis</i> , Fem	1.09 \pm 0.19 (2)		
<i>Eurytemora gracilis</i> , Fem	2.33 \pm 0.59 (4)		
<i>Limnocalanus macrurus</i> , CVI	2.13 \pm 1.42 (13)		
<i>Mysis relicta</i> , 15–20 мм	535.01 \pm 205.71 (10)		
<i>Senecella siberica</i> , CV	18.79 \pm 1.73 (2)		
<i>Drepanopus bungei</i> , Fem		0.31 \pm 0.09 (3)	
<i>Drepanopus bungei</i> , CV		0.81 \pm 0.54 (5)	
<i>Calanus glacialis</i> , Fem		18.42 \pm 18.77 (4)	23.94 \pm 24.76 (10)
<i>Calanus glacialis</i> , CV		8.07 \pm 7.09 (13)	21.57 \pm 16.90 (21)
<i>Calanus glacialis</i> , CIV		5.83 \pm 5.36 (6)	11.25 \pm 9.51 (19)
<i>Pseudocalanus</i> sp., Fem			1.52 \pm 0.97 (2)
<i>Pseudocalanus</i> sp., CV		1.25 \pm 1.34 (8)	2.15 \pm 2.25 (19)
<i>Pseudocalanus</i> sp., CIV			0.75 \pm 0.74 (8)

Таблица 4. Количество фитопигментов в кишечнике (G , нг/экз), фекальной пеллете (G_f , нг/шт), интервал между последовательным выходом пеллет (Δt_f , час) и время переваривания пищи (T , час). Указаны средние значения \pm SD; в скобках – число измерений

Вид/стадия размер	G	G_f	Δt_f	T
<i>Mysis oculata</i> , 15–20 мм	285.37 \pm 231.39 (6)	29.9 \pm 6.43 (3)	0.33 \pm 0.05 (6)	3.3
<i>Limnocalanus macrurus</i> , Fem	3.75 \pm 0.93 (3)	1.1	0.25 \pm 0.15 (5)	0.85
<i>Calanus glacialis</i> , Fem	9.36 \pm 3.06 (5)	3.3	0.29 \pm 0.10 (4)	0.84

Интенсивность потребления фитопланктона зоопланктоном. Результаты измерений количества фитопигментов в пищеварительном тракте массовых видов зоопланктона в разных биотопах исследованного района (G , нг/экз) представлены в табл. 3.

Среди исследованных видов зоопланктона у двух массовых видов копепод *Calanus glacialis* и *Pseudocalanus* sp. отмечена значительная вариабельность количества фитопигментов в кишечнике, о чем свидетельствуют высокие величины стандартного отклонения, часто превышающие средние значения. Одна из возможных причин столь существенной вариабельности активности питания – различия в концентрации фитопланктона на разных станциях. Однако корреляционный анализ показал, что количество фитопигментов в кишечнике рачков практически не зависит от

концентрации *Chl-a* в диапазоне изменений от 0.63 до 1.15 мкг *Chl-a*/л: $r^2 < 0.18$ для обоих видов. Другая причина – различия в активности питания в разное время суток, описанные для многих видов зоопланктона [26]. В связи с этим, мы сопоставили результаты измерений количества фитопигментов в кишечниках этих видов, пойманных в разное время суток (рис. 2). Анализ этих данных показал, что значения G для *Pseudocalanus* sp. и самок и CV *C. glacialis* в темное и светлое время суток достоверно различаются при $p < 0.05$, для CIV *C. glacialis* – при $p < 0.1$ (U-критерий Манна–Уитни).

Результаты экспериментального определения времени переваривания пищи у трех видов зоопланктона представлены в табл. 4. Количество фитопигментов в одной пеллете копепод составляло 1/3–1/4 часть содержимого кишечника, а

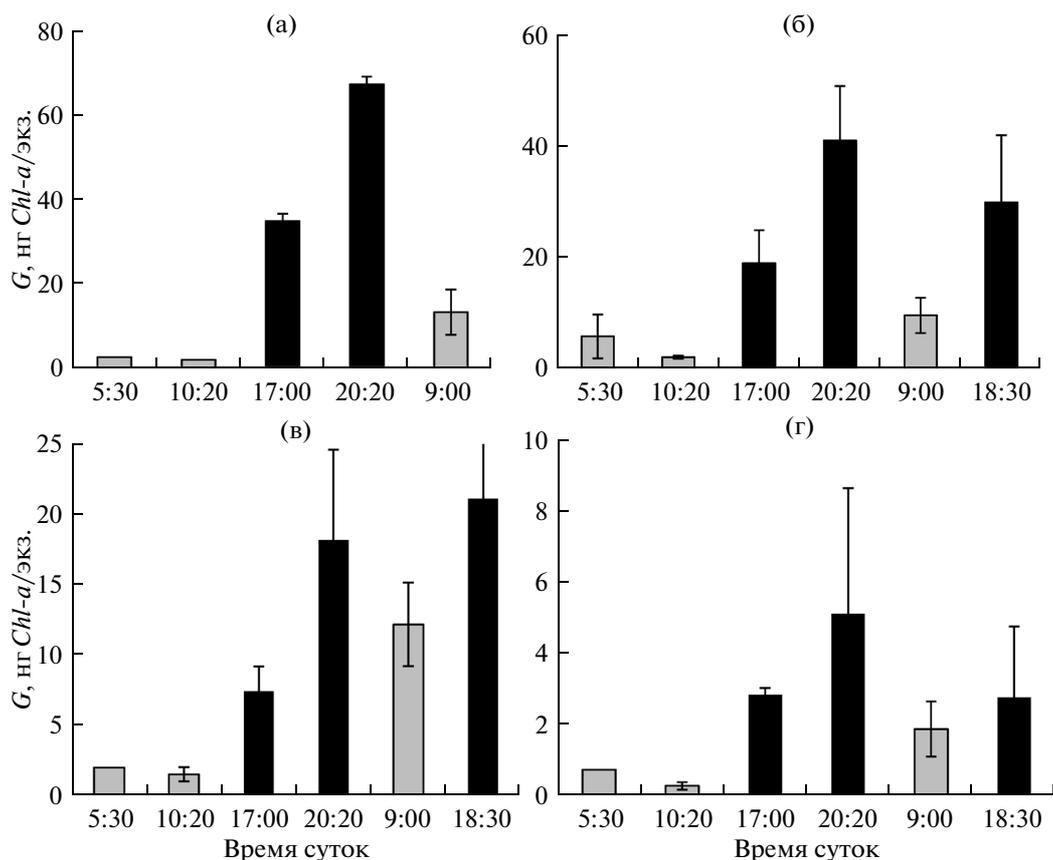


Рис. 2. Содержание пигментов (G) в кишечнике *Calanus glacialis* (а) – самки, (б) – CV, (в) – CIV и *Pseudocalanus* sp. CV (г) в разное время суток.

время переваривания – около 50 минут. У мизид освобождение пищеварительного тракта происходило при выделении 10 пеллет, время переваривания растительной пищи составляло более 3 часов.

Приведенные данные о количестве фитопигментов в кишечниках массовых видов зоопланктона и времени переваривания пищи легли в основу расчета суточного потребления этими видами автотрофного фитопланктона (I) и их суточного рациона в единицах углерода (R). Для двух видов копепод *Pseudocalanus* sp. и *C. glacialis* эти величины рассчитывались с учетом суточных изменений активности питания (табл. 5).

Выедание биомассы и продукции фитопланктона зоопланктоном. На основании данных о величине суточного потребления растительной пищи массовыми видами зоопланктона и их численности мы оценили суммарное выедание биомассы автотрофного фитопланктона и первичной продукции на разных станциях (рис. 3).

На рис. 3а приведены абсолютные и относительные величины выедания фитопланктона в единицах $Chl-a$. В опресненной области енисейского эстуария на станциях 5013–5015 суммарное потребление фитопланктона минимально (0.17–

0.38 мг $Chl-a/m^2$ сутки). В течение суток зоопланктон выедает всего 0.4–1.5% наличной биомассы автотрофного фитопланктона. На ст. 5016, расположенной в непосредственной близости к области контакта речных и морских вод, величина суточного выедания возрастает до 0.78 мг $Chl-a/m^2$ сутки (5% биомассы). В зоне смешения речных и морских вод величина суточного выедания составляет 0.85–2.1 мг $Chl-a/m^2$ сутки, или 3.2–14.3% биомассы водорослей. В области прилегающего шельфа (станции 5020, 5023) сообщество зоопланктона ежесуточно потребляет 1.4–7.0% биомассы фитопланктона.

На рис. 3б приведены значения суммарного выедания массовыми видами зоопланктона биомассы фитопланктона в единицах органического углерода и доля потребляемой первичной продукции. В целом характер изменения этих показателей в разных зонах сходен с описанным выше для величины выедания биомассы фитопланктона: относительно невысокий уровень (5–12 мг C/m^2 сутки, или 8–20% ПП) в области наибольшего влияния речного стока на станциях 5013–5015, возрастание до 22 мг C/m^2 сутки и 84% ПП на ст. 5016, заметное увеличение на станциях 5017–

Таблица 5. Суточное потребление фитопланктона (I , нг $Chl-a$ /экз сутки) массовыми видами зоопланктона, суточный рацион (R , мкг C /экз сутки) и удельный суточный рацион R/W (%). W – вес тела в единицах органического углерода

Вид/стадия	W , мкг C	I	R	R/W
<i>Bosmina longirostris</i>	1.0*	58.5	1.6	164
<i>Cyclops</i> sp., CV-Fem	4.5**	57.0	1.6	36
<i>Daphnia</i> sp.	13.0***	279.0	31.0	71
<i>Eudiaptomus</i> sp., CV-Fem	3.2*	21.4	0.6	17
<i>Eurytemora</i> sp., CV-Fem	6.0**	50.8	1.4	24
<i>Mysis relicta</i> , 15–20 мм	1280****	1326.0	37.1	3
<i>Drepanopus bungei</i> , CVI	6.0****	29.6	0.8	14
<i>Senecella siberica</i> , CV	52.0**	345.2	9.7	19
<i>Limnocalanus macrurus</i> , CVI	99.0*	59.3	1.7	2
<i>Calanus glacialis</i> , Fem	320.0**	581.2	17.4	5
<i>Calanus glacialis</i> , CV	128.0**	432.6	13.0	6
<i>Calanus glacialis</i> , CIV	80.0**	278.2	8.3	10
<i>Pseudocalanus</i> sp., CV	7.0**	52.2	1.6	22
<i>Pseudocalanus</i> sp., CIV	4.0**	22.3	0.7	17

* По данным [30].

** По данным [1].

*** По данным [23].

**** Содержание органического углерода принято 6% от сырого веса, рассчитанного по номограммам [8].

5019 (26–43 мг C/m^2 сутки, 150–290% ПП) в зоне смешения и на ст. 5023 (44 мг C/m^2 сутки и 175% ПП) на прилегающем внутреннем шельфе. На станциях 5021, 5011 и 5020 суммарный рацион массовых видов зоопланктона изменялся в небольшом диапазоне от 18 до 21 мг C/m^2 сутки, доля потребляемой ПП – от 42 до 130%.

Особого интереса заслуживает рассмотрение полученных данных с точки зрения оценки роли разных видов зоопланктона в выедании фитопланктона, которое дает возможность выделить комплексы видов, ответственных за биотрансформацию органического вещества в разных районах эстуарной области р. Енисей в период исследований. Результаты проведенного анализа показывают, что в зоне опресненных вод основную роль в выедании автотрофного фитопланктона играют пресноводные виды *Daphnia*, *Bosmina* и *Cyclops*: вклад этих видов на всех станциях составлял более 50% суммарного потребления ПП (рис. 3с). На большинстве станций в этом районе от 9 до 40% суммарного потребления ПП определяют мизиды; на отдельных станциях заметную роль играют популяции солоноватоводных копепод *Limnocalanus macrurus* (40% на ст. 5015) и *Drepanopus bungei* (15% на ст. 5016). В зоне смешения пресных и морских вод и на прилегающем внутреннем шельфе выедание продукции фитопланктона практически на 100% определяется популяциями морских видов копепод *Calanus gla-*

cialis и *Pseudocalanus* sp. При этом на внутренней границе эстуарной фронтальной области (ст. 5017) 99% суммарного потребления обеспечивает *Pseudocalanus* sp., в то время как на внешней (ст. 5020) – существенно возрастает роль популяции *Calanus glacialis*, чей вклад составляет более 60%.

ОБСУЖДЕНИЕ

Исследования функциональных характеристик зоопланктона эстуарных областей крупных арктических рек, при всей их очевидной важности для формирования наших представлений о процессах, происходящих в зонах взаимодействия речного стока и морских вод, в настоящее время фактически ограничены единственной работой [1], посвященной изучению питания зоопланктона и его роли в трансформации органического вещества в разных районах Карского моря, в том числе в эстуарии р. Обь в осенний период. Поскольку видовой состав зоопланктона в обском и енисейском эстуариях практически одинаков, интересно было сопоставить наши данные и результаты этой работы. Величины суточного потребления автотрофного фитопланктона в единицах $Chl-a$ близки для большинства видов, населяющих область распресненных вод. По нашим оценкам, суточное потребление фитопланктонами *Eurytemora* sp., *Eudiaptomus* sp., *Cyclops* sp., *Limnocalanus macrurus* и *Senecella siberica* было 51, 22,

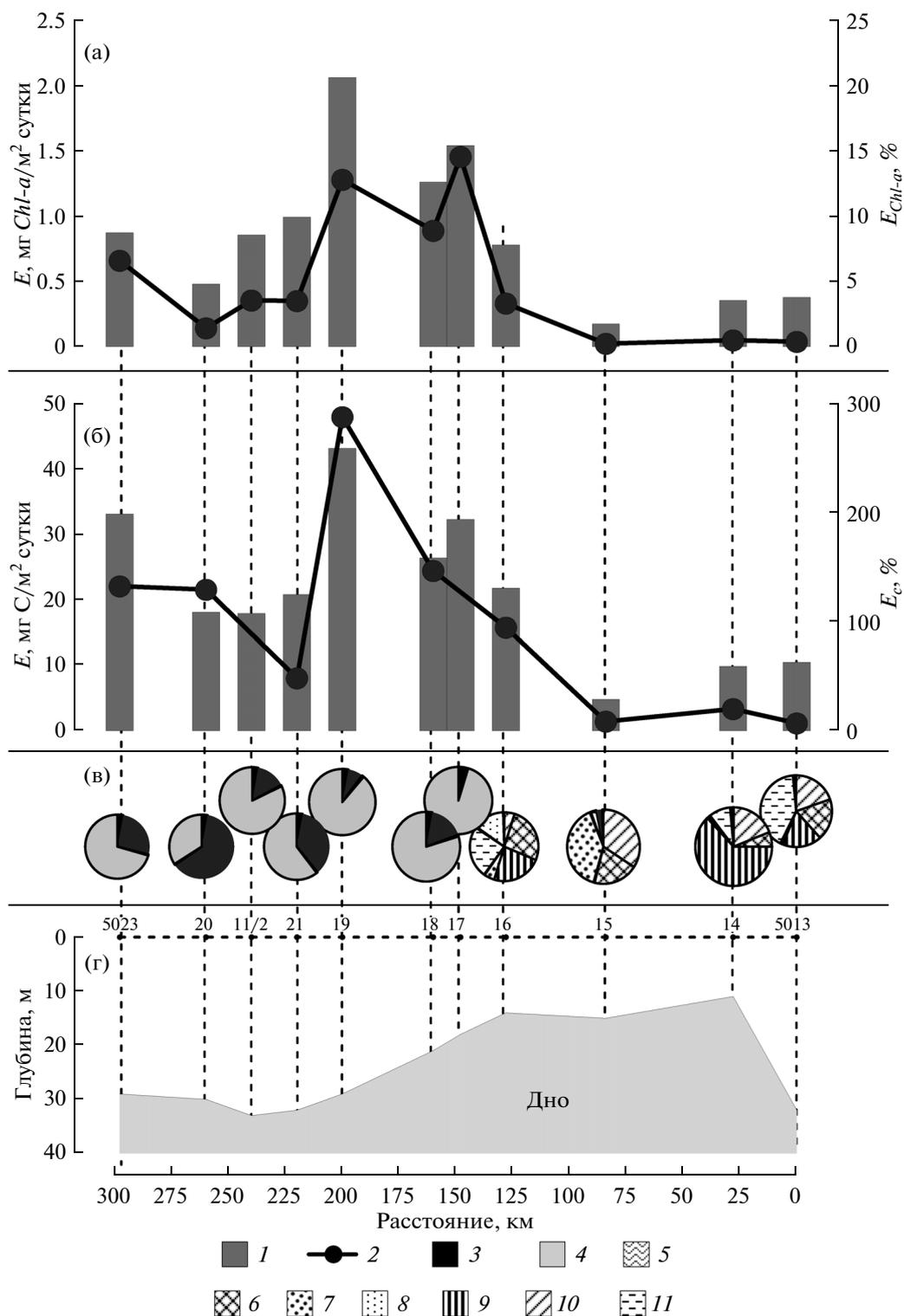


Рис. 3. Выедание фитопланктона зоопланктоном в эстуарии Енисея. (а) Выедание биомассы фитопланктона (мг Chl-a/м² сутки), (б) выедание первичной продукции (мг С/м² сутки), (в) вклад разных зоопланктеров в выедание первичной продукции (%), (г) рельеф дна и положение станций.

1 – абсолютные величины; 2 – относительные величины; 3 – *Calanus glacialis*; 4 – *Pseudocalanus* sp.; 5 – *Limnocalanus macrurus*; 6 – *Cyclops* sp.; 7 – *Eurytemora* sp.; 8 – *Drepanopus bungei*; 9 – *Daphnia* sp.; 10 – *Bosmina longirostris*; 11 – *Mysis relicta*.

57, 59 и 345 нг *Chl-a*/экз сутки соответственно. Согласно [1], значения I для этих же видов составляло 53, 23, 54, 38, 306 нг *Chl-a*/экз сутки. Вместе с тем, полученные нами величины I для морских копепод *Calanus glacialis*, CV 433 нг *Chl-a*/экз сутки) и *Pseudocalanus* sp. (52 нг *Chl-a*/экз сутки) в эстуарии р. Енисей и на прилегающем шельфе существенно превышали значения для этих видов в обском эстуарии – 107 и 24 нг *Chl-a*/экз сутки. Диапазон изменений количества фитопланктона отличался незначительно (11–35 мг *Chl-a*/м² в енисейском эстуарии и 18–25 мг *Chl-a*/м² – в обском) поэтому влияние трофических условий на интенсивность питания этих видов копепод растительной пищей в данном случае можно исключить. Причина отмеченных различий, по-видимому, в том, что наши оценки были получены с учетом суточной динамики активности питания рачков, характеризующейся многократным повышением уровня потребления пищи в темное время суток.

Как показали наши расчеты, величина относительного суточного рациона исследованных видов изменялась от 2 до 160% от содержания углерода в теле. Самые высокие значения относительного рациона (70–160%) были получены для кладоцер; для пресноводных копепод относительный суточный рацион составлял 17–36%. При уровне дыхания для всех этих видов от 5 до 8% содержания углерода в теле, рассчитанном по данным [21], с учетом температурного коэффициента $Q_{10} = 2.3$ [5], количество энергии, поступающей при питании автотрофным фитопланктоном, с избытком покрывает энергетические траты на обмен. Среди солоноватоводных видов, населяющих зону опресненных вод, суточное потребление водорослей копеподами *Senecella siberica* и *Drepanopus bungei* (14–17% углерода тела) также обеспечивает потери органического углерода, связанные с дыханием. Для других представителей этого комплекса, *Limnocalanus macrurus* и *Mysis relicta*, энергии, получаемой с растительной пищей, недостаточно, чтобы компенсировать уровень обмена, который составляет 2–7% углерода в сутки [21]. По данным [15, 29], оба этих вида активно питаются мелким зоопланктоном, который в ряде случаев может служить существенным дополнительным источником углерода. Относительный суточный рацион морских копепод (5–10% у разных возрастных стадий *Calanus glacialis* и 17–22% у *Pseudocalanus* sp.) значительно превышал потери углерода на дыхание (2% у *C. glacialis* [11] и 4% у *Pseudocalanus* sp.) [20]. В целом наши данные свидетельствуют о том, что в енисейской эстуарной области, несмотря на конец вегетационного сезона, для большинства массовых видов зоопланктона трофические условия были благоприятны и потребление автотрофного фитопланктона не только компенсиро-

вало энергетические затраты на обмен, но и обеспечивало возможность роста и/или накопления резервных веществ.

Общее потребление фитопланктона мезозоопланктоном существенно различалось как в разных зонах эстуария р. Енисей, так и в пределах одной зоны. В зоне опресненных вод, в области, наиболее подверженной влиянию речного стока (станции 5013–5015), на фоне высокой биомассы (2.8–3.8 мкг *Chl-a*/л) и продукции (50–150 мг С/м² сутки) фитопланктона роль зоопланктона в выедании автотрофных водорослей незначительна – не более 1.5% биомассы и 20% первичной продукции в сутки. По данным [1], в пресноводной зоне обского эстуария доля биомассы фитопланктона, ежедневно съедаемая зоопланктоном, была также невелика, составляя около 1%. При этом, в отличие от наших результатов, суммарный суточный рацион массовых видов зоопланктона на 10% превышал ПП. Учитывая, что величина ПП в этой области обского эстуария была не ниже, чем в зоне опресненных вод енисейского эстуария, единственное объяснение столь существенных различий уровня потребления продукции фитопланктона – использование авторами в расчетах соотношения C_{org} взвеси/*Chl-a* (300 мкг С/мкг *Chl-a*), на порядок превышающее значение $C_{ph}/Chl-a$ для автотрофного фитопланктона, используемое в данной работе. В зоне смешения пресных и морских вод енисейского эстуария величина выедания зоопланктоном планктонных водорослей заметно повышается, составляя в среднем для этой области 8% их биомассы и 130% продукции. Для сравнения, по расчетам [1] в эстуарной фронтальной зоне обского эстуария суммарное потребление зоопланктоном фитопланктона в среднем составляла около 2% биомассы и более 300% ПП при соотношении C_{org} взвеси/*Chl-a* более 100 мкг С/мкг *Chl-a*. Приведенные оценки дают представление о масштабе процессов трансформации первичного органического вещества зоопланктоном в областях смешения речных и морских вод в целом. Вместе с тем, как показано в работах [2, 6, 7], и для обского и для енисейского эстуариев характерны локальные скопления зоопланктона, приуроченные к фронтальным разделам, в которых степень утилизации органического вещества может быть существенно выше. В исследованном нами районе максимальная концентрация мезозоопланктона отмечена на ст. 5017, расположенной на основном фронте, отделяющем почти пресную воду на поверхности от умеренно соленой [7]. Суммарное потребление фитопланктона (14% биомассы) на этой станции почти вдвое превышало средние величины. Отметим, что на этой станции зафиксированы минимальные для всего района значения биомассы автотрофных водорослей, выраженной

в единицах *Chl-a* (см. табл. 2). Высокий уровень выедания (12% биомассы и почти 300% ПП) отмечен также на ст. 5019, расположенной на фронтальном разделе с перепадом солености от 6 до 21 psu на 13 км, связанном с формированием миандра. Поскольку в обской эстуарной фронтальной зоне выедания автотрофных водорослей в зонах скоплений зоопланктона не оценивалось, мы на основании данных о численности [6] и интенсивности питания массовых видов [1] рассчитали величину суммарного потребления для ст. 4997, на которой количество зоопланктона было максимально. Согласно этим расчетам, около 15% биомассы планктонных водорослей съедается зоопланктоном ежедневно. Основными потребителями были солоноватоводные копеподы *Limnocalanus macrurus* и *Senecella siberica*: их суммарный вклад был более 80%. Интересно, что в енисейской эстуарии в зоне смешения морских и пресных вод выедание фитопланктона определяют доминирующие по численности [7], мелкие морские копеподы рода *Pseudocalanus* (рис. 3). За пределами эстуарной фронтальной зоны, на внутреннем шельфе, заметно возрастает вклад крупных морских копепод *C. glacialis*. Общее потребление автотрофных водорослей в этой зоне в среднем составляло около 3% наличной биомассы и 130% ПП и фактически определялось этими двумя видами. На внутреннем шельфе, прилегающем к обскому эстуарию, сообщество зоопланктона выедало 4% биомассы и около 90% ПП [1].

Важным аспектом при изучении процессов биотрансформации органического вещества в морских экосистемах является оценка роли зоопланктона в вертикальном переносе органики, поскольку фекальные пеллеты зоопланктона являются одним из эффективных механизмов биоседиментации [28]. В мелководных эстуарных областях вклад зоопланктона в поток органического углерода на дно может быть особенно велик. Нам казалось интересным, используя полученные данные о величине суммарного рациона зоопланктона и принимая усвояемость растительной пищи равной 0.6, в первом приближении, оценить поток органического углерода, заключенного в фекальных пеллетах (C_f), в разных областях енисейской эстуарии. Расчеты показывают, что значение C_f изменялось от 2–4 мг С/м² сутки в зоне опресненных вод до 8–17 мг С/м² и 7–13 мг С/м² сутки во фронтальной зоне и на прилегающем шельфе соответственно. Измеренный с помощью седиментационных ловушек поток органического углерода в енисейской эстуарии в конце вегетационного периода (сентябрь) в этих же зонах составлял 368 мг С/м² сутки, 11–15 мг С/м² сутки и 6–7 мг С/м² сутки соответственно [4]. По другим оценкам [14] поток органического углерода на прилегающем шельфе в

сентябре–октябре составлял 82–146 мг С/м² сутки. Эти данные показывают, что в области наибольшего влияния речного стока доля C_f в вертикальном потоке органического углерода в среднем не превышает 1%, в эстуарной фронтальной зоне и на шельфе вклад пеллетного материала может быть заметно выше.

Анализ наших результатов и их сопоставление с данными, полученными в обской эстуарии [1], позволяет выявить ряд общих закономерностей процесса биотрансформации органического вещества в эстуарных областях крупных арктических рек.

1. Для большинства массовых видов зоопланктона трофические условия были благоприятны и потребление автотрофного фитопланктона не только компенсировало энергетические затраты на обмен, но и обеспечивало возможность роста и/или накопления резервных веществ. Достаточно высокий уровень обеспеченности растительной пищей в конце вегетационного сезона является одним из проявлений влияния речного стока в эстуарных областях.

2. Зональность эстуарных областей во многом определяет количественные аспекты потребления новосинтезированного органического вещества растительноядным зоопланктоном, вертикальные потоки органики и сбалансированность продукционно-деструкционных процессов (рис. 4). В богатой фитопланктоном зоне опресненных вод выедание фитопланктона зоопланктоном незначительно, большая часть органики, по-видимому, оседает на дно в нетрансформированном виде. В зоне смешения морских и речных вод роль мезозоопланктона в утилизации первичной продукции заметно возрастает. Максимальные величины выедания приурочены к фронтальным разделам. По нашим оценкам, вся наличная биомасса фитопланктона в этих районах может быть съедена за несколько суток, а суммарный рацион зоопланктона почти в 3 раза превышает количество новосинтезированного органического углерода. Заметно возрастает вклад зоопланктона в седиментацию органического углерода. На прилегающем к эстуарной области внутреннем шельфе уровень выедания снижается, процессы создания первичной продукции и ее утилизации зоопланктоном более сбалансированы.

3. В разных зонах комплексы видов мезозоопланктона, определяющие процессы преобразования новосинтезированного органического углерода, существенно различаются. Основными потребителями автотрофных планктонных водорослей в зоне опресненных вод являются представители пресноводного комплекса видов, а также солоноватоводные копеподы *Limnocalanus macrurus* и мизиды. В эстуарной фронтальной зоне 1–2 доминирующих вида зоопланктона опре-

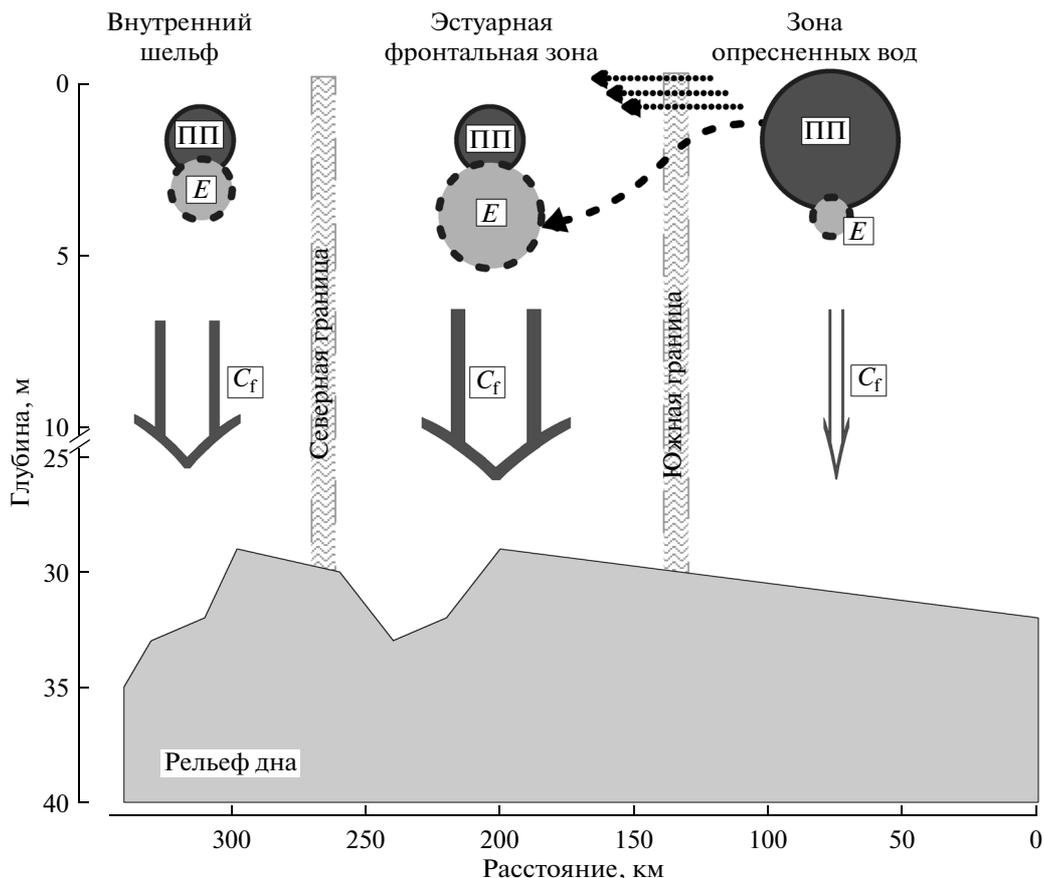


Рис. 4. Схема, иллюстрирующая роль зоопланктона в биотрансформации органического вещества в разных биотопах эстуария р. Енисей. ПП – первичная продукция (мг С/м^2 сутки), E – суммарное потребление фитопланктона зоопланктоном (мг С/м^2 сутки), C_f – поток углерода, заключенного в фекальных пеллетах (мг С/м^2 сутки).

деляют выедание фитопланктона: в енисейском эстуарии – это мелкие морские копеподы рода *Pseudocalanus*, в обском – крупные виды-оппортунисты *L. macrurus* и *Senecella siberica*. На прилегающем внутреннем шельфе главная роль в потреблении фитопланктона принадлежит морским копеподами *Pseudocalanus* sp. и *Calanus glacialis*.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 13-05-00377) и Российского научного фонда (проект № 14-17-00681, обработка материалов).

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. 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.
3. Лисицын А.П. Маргинальный фильтр океанов // *Океанология*. 1994. Т. 34. № 5. С. 735–747.

4. 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.
5. Суценья Л.М. Интенсивность дыхания ракообразных. Киев: Наукова думка, 1972. 195 с.
6. Флинт М.В., Семенова Т.Н., Арашкевич Е.Г. и др. Структура планктонного сообщества в области эстуарного фронта Оби // *Океанология*. 2010. Т. 50. № 5. С. 809–822.
7. Флинт М.В., Семенова Т.Н., Арашкевич Е.Г. и др. Структура зоопланктонных сообществ енисейского эстуария // *Океанология*. 2015. Т. 55. (в печати).
8. Численко Л.Л. Номограммы для определения веса водных организмов по размерам и форме тела. Л.: Наука, 1968. 106 с.
9. Численко Л.Л. Видовой состав и распределение зоопланктонных экологических групп в Енисейском заливе // *Исследование фауны морей*. 1972. Т. 12. № 20. С. 228–238.
10. Cauchie H.M., Joaquim-Justo C., Hoffmann L. et al. A note on the use of fluorescently labelled algae for the determination of gut passage time in *Bosmina* and *Daphnia* // *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 2000. V. 27. P. 2987–2991.

11. *Conover R.J., Corner E.D.F.* Respiration and nitrogen excretion by some marine zooplankton in relation to their life cycles // *J. Mar. Biol. Ass. UK.* 1968. V. 48. P. 49–75.
12. *Cristoffersen K., Jespersen A.M.* Gut evacuation rates and ingestion rates of *Eudiaptomus graciloides* measured by means of the gut fluorescence method // *J. Plank. Res.* 1986. V. 8. P. 973–983.
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. *Gaye B., Fahl K., Kodina et al.* Particulate matter fluxes in the southern and central Kara Sea compared to sediments: Bulk fluxes, amino acids, stable carbon and nitrogen isotopes, sterols and fatty acids // *Continental Shelf Res.* 2007. V. 27. P. 2570–2594.
15. *Grossnickel N.E.* Feeding habits of *Mysis relicta* – an overview // *Hydrobiologia.* 1982. V. 93. P. 101–107.
16. *Hirche H.J., Kosobokova K.N., Gaye-Haake B. et al.* Structure and function of contemporary food webs on Arctic shelves: A panarctic comparison. The pelagic system of the Kara Sea – Communities and components of carbon flow // *Progress in Oceanogr.* 2006. V. 71. P. 288–313.
17. ICES Zooplankton Methodology Manual / Eds. Harris R. et al. London: Academic Press, 2000. 684 p.
18. *Irigoien X.* Gut clearance rate as predictor of food limitation situations. Application to estuarine copepods: *Acartia biflossa* and *Eutemora affinis* // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1996. V. 131. № 3. 159–163.
19. *Irigoien X.* Gut clearance rate constant, temperature and initial gut contents: a review // *J. Plank. Res.* 1998. V. 20. № 5. P. 997–1003.
20. *Isla J.A., Lengfellner K., Sommer U.* Physiological response of the copepod *Pseudocalanus* sp. in the Baltic Sea at different thermal scenarios // *Global Change Biology.* 2008. V. 14. P. 895–906.
21. *Lampert W.* The measurement of respiration. A manual of the methods for assessment of secondary production in fresh water. IBP Handbook / Eds. Downing I.A., Rigler F.H. Blackwell: Oxford, 1984. P. 413–460.
22. *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.
23. *Manca M., Comoli P.* Biomass estimate of freshwater zooplankton from length-carbon regression equations // *J. Limnol.* 2000. V. 59. № 1. P. 15–18
24. *Menden-Deuer S., Lessard E.J.* Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton // *Limnology Oceanography* 2000. V. 45. № 3. P. 569–579.
25. *Pasternak A., Arashkevich E., Reigstad M. et al.* Dividing mesozooplankton into upper and lower size groups: Applications to the grazing impact in the Marginal Ice Zone of the Barents Sea // *Deep-Sea Res. II.* 2008. V. 55. P. 2245–2256.
26. *Stearns D.E.* Copepod grazing behavior in simulated natural light and its relation to nocturnal feeding // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1986. V. 30. P. 65–76.
27. *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.
28. *Turner J.T.* Zooplankton fecal pellets in aquatic ecosystems // *Biosci.* V. 29. P. 670–677.
29. *Vanderploeg H.A., Cavaletto J.F., Liebig J.R., Gardner W.S.* *Limnocalanus macrurus* (Copepoda: Calanioda) retains a marine arctic lipid and life cycle strategy in Lake Michigan // *J. Plank. Res.* 1998. V. 20. № 8. P. 1581–1597.
30. *Walve J., Larsson U.* Carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of crustacean zooplankton in the Baltic Sea: implication for nutrient recycling // *J. Plank. Res.* 1999. V. 21. № 12. P. 2309–2321.

Feeding of Dominant Mesozooplankton Species and Their Grazing Impact on Autotrophic Phytoplankton in Yenisei Estuary in Autumn

A. V. Drits, E. G. Arashkevich, A. B. Nikishina, V. M. Sergeeva, K. A. Solovyev, M. V. Flint

Feeding of dominant mesozooplankton species was investigated in freshwater zone, estuarine frontal zone of Yenisei Estuary and adjacent inner shelf area during autumn season. Ingestion rate was estimated based on gut fluorescence measurements. It was shown that in spite on the end of productive season daily ingestion of phytoplankton for the most of the investigated freshwater, brackish and marine zooplankton species was higher than their metabolic requirements. Total phytoplankton consumption by zooplankton differed in different zones. In freshwater zone under high level of autotrophic phytoplankton biomass and primary production zooplankton grazing impact was low – 1.5% of standing stock and 20% of primary production. In estuarine frontal zone 3.2–14.3% of standing stock and 150–290% of primary production was grazed by zooplankton per day, in adjacent inner shelf – 1.4–7.0% и 130%, accordingly. Based on comparatively analysis of obtained data and results of investigation of zooplankton feeding in Ob Estuary during the same season some general patterns of the zooplankton role in organic matter biotransformation in the large arctic rivers estuarine areas were revealed.