

УДК 574.523

РОЛЬ МАССОВЫХ ВИДОВ МЕЗОЗООПЛАНКТОНА В ВЫЕДАНИИ ФИТОПЛАНКТОНА В СЕВЕРНЫХ РАЙОНАХ КАРСКОГО МОРЯ 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 22.04.2013 г., после доработки 22.06.2013 г.

Исследована роль массовых видов зоопланктона копепод *Pseudocalanus* spp., *Oithona* spp. и птеропод *Limacina helicina* в выедании фитопланктона в верхнем 50-м слое. Материал собран на 14 станциях двух разрезов, пересекающих внешний шельф Карского моря, область континентального склона и прилегающие глубоководные районы в западном и восточном отрогах желоба Святой Анны в сентябре 2011 г. Скорость потребления пищи измерялась флуоресцентным методом. Показано, что суммарное потребление менялось в широком диапазоне от 0.2 до 8.7% от биомассы автотрофного фитопланктона и от 2 до 230% от его суточной продукции. Основной вклад в выедание вносили мелкие копеподы *Oithona* spp. и молодь птеропод. Максимальные величины выедания были приурочены к присклоновым фронтальным зонам; минимальные – к области шельфа. Отмечена существенная мезомасштабная пространственная изменчивость величины выедания фитопланктона, обусловленная изменением состава и обилия зоопланктонного сообщества.

DOI: 10.7868/S003015741504005X

ВВЕДЕНИЕ

Экосистема Карского моря интенсивно исследовалась в последние два десятилетия [4, 5, 8, 28, 33, 38]. Это определялось, главным образом, ее большой ролью в трансформации речного стока, поступающего в Арктику, и в процессах взаимодействия между шельфом и глубоководными районами Арктического бассейна. Кроме того, такие исследования необходимы для понимания того, как происходящие климатические процессы влияют на экосистемы эпиконтинентальных высокоширотных морей. Перспектива освоения огромных углеводородных запасов на Карском шельфе также требует новых данных о среде и биоте, необходимых для разработки региональной политики экологически безопасного природопользования. Эти исследования дали достаточно детальные представления о структурной организации Карской экосистемы в западных и центральных районах бассейна, однако многие важнейшие аспекты ее функционирования оставались до последнего времени недостаточно изученными. К ним, прежде всего, относятся процессы первичной трансформации органического вещества в пелагической пищевой цепи. При всей очевидной важности количественной оценки этих процессов их исследованию в Карском море посвящена единственная работа [1].

Растительный зоопланктон – один из ключевых компонентов трофических цепей в экосистемах арктических морей, регулирующий процессы трансформации биологической продукции и потоки вещества. В высокоширотных планктонных сообществах основу биомассы в верхнем продуцирующем слое моря на протяжении большей части вегетационного сезона составляют крупные интерзональные копеподы рода *Calanus* – *C. hyperboreus*, *C. glacialis* и *C. finmarchicus* [3, 10, 11, 20]. Массовое развитие популяций этих видов приурочено к весеннему цветению фитопланктона, во время которого у них происходит активный рост, размножение и накопление резервных веществ [24, 36, 37]. В конце вегетационного периода эти виды погружаются в более глубокие слои водной толщи и большую часть года проводят в состоянии диапаузы [26, 27], не участвуя в процессах трансформации органического вещества в эпипелагиали. Основу зоопланктонного сообщества арктических морских экосистем в это время составляют виды, не имеющие покоящейся фазы в жизненном цикле и населяющие поверхностные слои в течение всего года [15, 29, 31]. На севере Карского моря в глубоководных районах желоба Св. Анны это молодь крылоногих моллюсков *Limacina helicina*, размером 0.3–0.7 мм и мелкие копеподы *Pseudocalanus* spp., *Oithona* spp. Суммарный вклад этих видов в сырую биомассу зоопланктона в верхнем продукционном 50-м слое

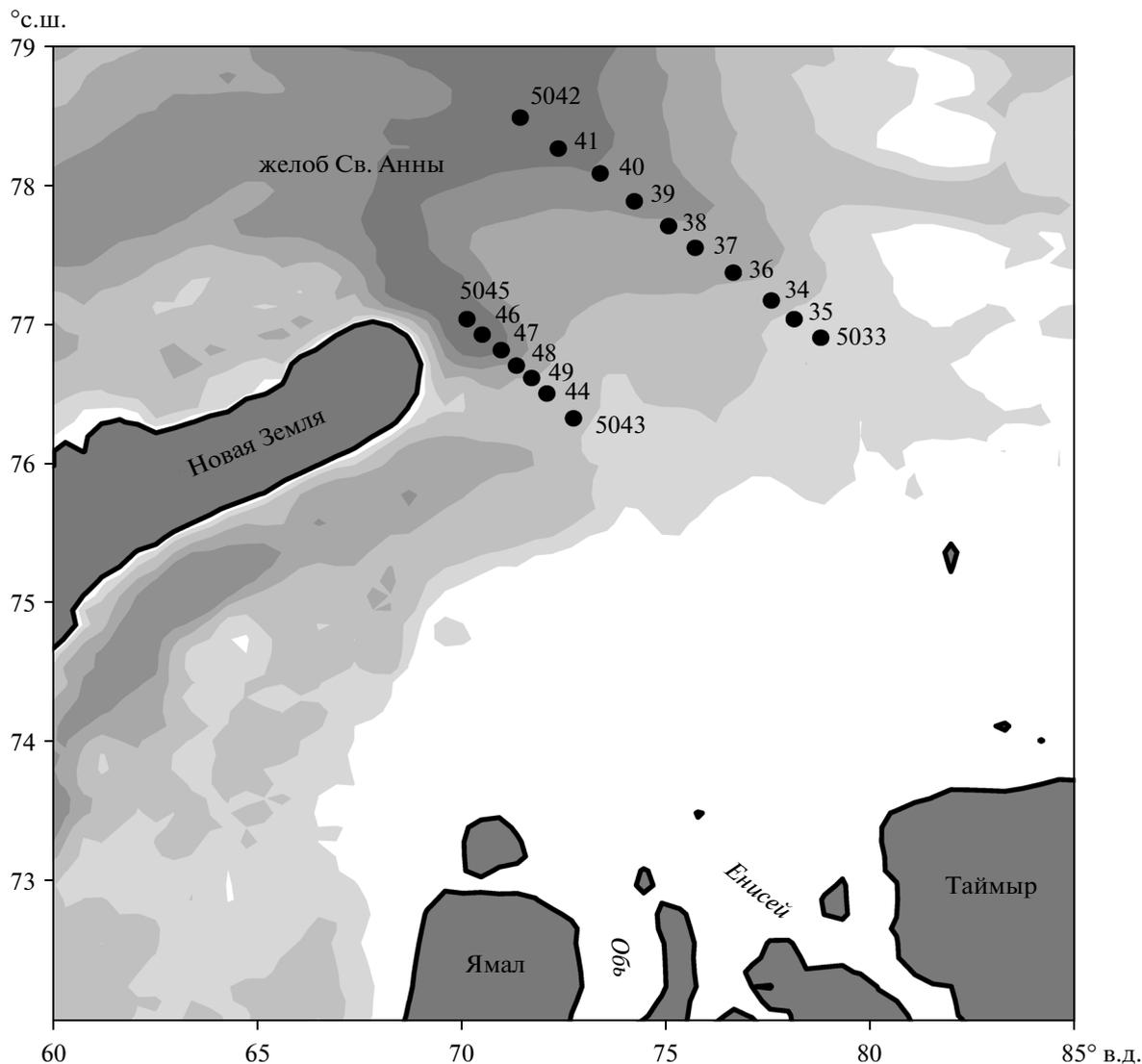


Рис. 1. Схема расположения исследованных станций.

в сентябре—октябре в основном превосходит 70% и часто достигает 90% [9]. По данным [1], полученным в сентябре 2007 г., именно мелкоразмерная (<0.5 мм) фракция зоопланктона в северных районах Карского моря играет ведущую роль в утилизации новообразованного органического вещества, потребляя в конце вегетационного сезона 45–96% суточной первичной продукции.

Целью настоящей работы является детальная оценка пространственной изменчивости уровня потребления продукции и биомассы автотрофного фитопланктона популяциями доминирующих видов зоопланктона на севере Карского бассейна в пограничной области между пелагическими экосистемами шельфа и глубоководными районами Арктики.

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 14 станциях двух разрезов, пересекающих шельф Карского моря с глубинами 135–150 м, область континентального склона и прилежащие глубоководные районы в западном и восточном отрогах желоба Святой Анны, с глубинами до 500 м (рис. 1).

Нами рассмотрены массовые виды мезопланктона, доминирующие в сообществе верхнего 50-м слоя водной толщи — копеподы *Pseudocalanus* spp., *Oithona* spp. и молодь крылоногих моллюсков *Limacina helicina*. Они представляли мелкоразмерную фракцию планктонных жи-

вотных с размером тела 0.3–1.7 мм, и суммарно формировали более 70% общей биомассы мезо-зоопланктона [9].

Сборы зоопланктона для определения видового состава и численности проводили сетями Multinet. Подробно метод сбора и обработки планктонных проб описан в [9].

Интенсивность питания зоопланктона оценивали флуоресцентным методом по содержанию фитопигментов (*Chl-a* и фео пигментов) в кишечнике и времени переваривания пищи [32]. Зоопланктон для анализов собирали сетью Джеди 37/50 (ячея фильтрующего конуса 180 мкм) из верхнего 50-метрового слоя. Немедленно после отбора проб животных наркотизировали фильтрованной морской водой, насыщенной углекислым газом, для предотвращения выделения пищи из кишечника. Обездвиженных животных под бинокляром сортировали по видам и стадиям и помещали в 90% ацетон для экстракции фитопигментов. Для каждого анализа отбирали 30–40 животных. Экстракцию проводили при температуре 7°C в течение 24 часов. Количество пигментов определяли по методике [39]:

$$Chl-a = k(Fb - Fa)(V_{экстр}/n),$$

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

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 [12]:

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

Время переваривания пищи для копепод было взято из литературных источников [35]: для *Oithona* spp. – 1.67 час, для *Pseudocalanus* spp. – 0.67 час, для *Metridia longa* – 1.5 час. Время переваривания пищи (T , час) для *Limacina helicina* было определено в экспериментальных условиях двумя методами. При первом методе мы измеряли скорость уменьшения пигментов в пищеварительном тракте (r , час⁻¹), инкубируя свежельовленных птеропод (600 экз) в 100-мл сосудах, наполненных фильтрованной через стекловолокнистый фильтр GF/F морской водой. Через определенное время (1.5–2 часа в начале опыта и 4–8 часов в конце опыта) из экспериментального сосуда отбирали порцию животных для измерения количества пигментов в их кишечнике. Время переваривания рассчитывали как $T = 1/r$. Второй метод мы использовали для того, чтобы исключить эффект отсутствия пищи на время переваривания. 250 экземпляров *Limacina helicina* были инкубированы в течение суток в 1-л сосудах

с нефильтованной морской водой, взятой из горизонта максимума флуоресценции. Эксперимент проводили в 4-х повторностях с 4-мя контролями (сосуды без животных). По разнице начальной и конечной концентрации *Chl-a* определяли суточное потребление пигментов (I , нг *Chl-a*/экз/сут). В конце опыта было также измерено содержание пигментов в животных (G , нг *Chl-a*/экз). Время переваривания рассчитывали как $T = G24/I$.

Суточное потребление *Chl-a* (I , нг *Chl-a*/экз/сутки) рассчитывали как:

$I = Gt/T$, где t – время питания, равное 24 часам для *Oithona* spp., *Pseudocalanus* spp. и молоди птеропод, постоянно населяющих поверхностный слой, 8 часам – для *M. Longa*, поднимающихся в слой 0–50 м в темное время суток.

Общее потребление биомассы автотрофного фитопланктона всеми исследованными видами мезопланктона в слое 0–50 м (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/группы видов, N_i – численность i вида/группы видов в слое (экз/м²), n – число видов/групп видов. 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 ($C_{фит}$), полученные на основании обработки проб фитопланктона из верхнего 50-м слоя на тех же станциях, где проводились работы по исследованию питания мезозоопланктона (материалы И.Н. Сухановой, В.М. Сергеевой). Данные о величине первичной продукции и концентрации *Chl-a* приведены в работе [6].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Данные о количестве *Chl-a*, величине первичной продукции, соотношении $C_{фит}/Chl-a$ и численности массовых видов зоопланктона на каждой станции в слое 0–50 м, используемые в наших расчетах, представлены в табл. 1 и на рис. 2.

Суточная активность потребления фитопланктона зоопланктоном. На рис. 3 приведены данные о количестве фитопигментов в пищеварительном тракте трех исследованных видов зоопланктона, пойманных на станциях в западном и восточном отрогах желоба Св. Анны в разное время суток. Полученные результаты свидетельствуют об отсутствии выраженных суточных ритмов активности потребления фитопланктона у всех исследованных видов (ANOVA, $p > 0.05$). Аналогичным образом было проанализировано влияние кон-

Таблица 1. Количество *Chl-a** (*Chl-a*, мг/м² в слое 0–50 м), первичная продукция* (ПП, мг С/м² сут) и соотношение органического углерода автотрофного фитопланктона** и *Chl-a* ($C_{\text{фитт}}/Chl-a$, мг С/мг *Chl-a*) на разрезах через западный и восточный отроги желоба Св. Анны в сентябре 2011 г.

Район	№ станции	Дата	Время	<i>Chl-a</i>	ПП	$C_{\text{фитт}}/Chl-a$
Западный отрог						
Желоб	5045	29/09	3:30	21.9	11	13.0
	5046	29/09	9:00	23.0	21	7.5
Склон	5047	29/09	13:45	11.8	16	15.5
	5048	29/09	16:30	12.5	8	17.0
	5049	29/09	18:20	15.6	8	9.0
Внешний шельф	5044	28/09	16:20	19.8	18	35.5
	5043	28/09	9:00	26.5	16	12.6
Восточный отрог						
Желоб	5042	26/09	16:40	17.2	10	15.0
	5041	26/09	13:45	11.5	12	25.0
	5039	26/09	5:40	9.6	15	39.0
	5037	25/09	21:40	10.2	21	35.0
Склон	5035	25/09	15:40	22.1	39	26.0
	5034	25/09	10:20	12.8	56	24.5
Внешний шельф	5033	25/09	5:50	10.3	48	22.5

* Данные [6].

** Данные [7].

центрации *Chl-a* на активность потребления фитопланктона зоопланктоном (рис. 4). При относительно небольшом диапазоне изменений концентраций от 0.21 до 0.53 мкг *Chl-a*/л, количество пигментов в кишечнике животных достоверно не различалось. (ANOVA, $p > 0.05$).

Для крупных копепод *Metridia longa*, поднимающихся в ходе суточных вертикальных миграций в поверхностные слои только в ночное время, измерения количества пигментов в кишечнике были проведены лишь единожды на ст. 5037. Значения G у самок и старших копеподитных стадий (CV и CIV) этого вида были равны 18.01 ± 1.56 , 15.82 ± 2.04 и 9.10 ± 0.56 нг *Chl-a*/экз, соответственно.

Время переваривания пищи *Limacina helicina*. Результаты экспериментов по определению скорости уменьшения количества фитопигментов в кишечнике *Limacina helicina*, содержащихся в фильтрованной воде, показаны на рис. 5. Полученная зависимость описывается экспоненциальным уравнением $G_t = 0.36e^{-0.052t}$ ($n = 17$, $r^2 = 0.75$), и T составляет 19.2 часа. Время переваривания, рассчитанное по результатам опытов, в которых птеропод инкубировали в нефильтованной морской воде, составило около 19 часов.

Выедание биомассы и продукции фитопланктона зоопланктоном. Суммарное потребление фитопланктона доминирующими видами зоопланктона на разрезе через западный отрог желоба Св. Анны изменялось в широком диапазоне от 0.01 мг *Chl-a*/м²/сут на шельфе (ст. 5043) до 1.41 мг *Chl-a*/м²/сут на ст. 5045 – самой глубоководной и удаленной от континентального склона станции разреза (рис. 6а). Высокие значения потребления биомассы фитопланктона всеми исследованными видами мезозоопланктона в слое 0–50 м, превышающие 1 мг пигм/м² сут, были получены на станциях 5048 и 5049, расположенных в области континентального склона. Доля биомассы фитопланктона, ежесуточно выедаемая массовыми видами мезозоопланктона, была максимальной на ст. 5048 (8.7%), минимальной – на шельфовой ст. 5043 (0.05%), наиболее удаленной от континентального склона (рис. 6а). Расчеты выедания первичной продукции зоопланктоном показывают, что популяции исследованных массовых видов – *Pseudocalanus* spp., *Oithona* spp. и *Limacina helicina* ежесуточно потребляли в глубоководной области 20–100%, в области склона – 120–230%, на внешнем шельфе – 77% продукции фитопланктона (рис. 6б). Минимальная величина

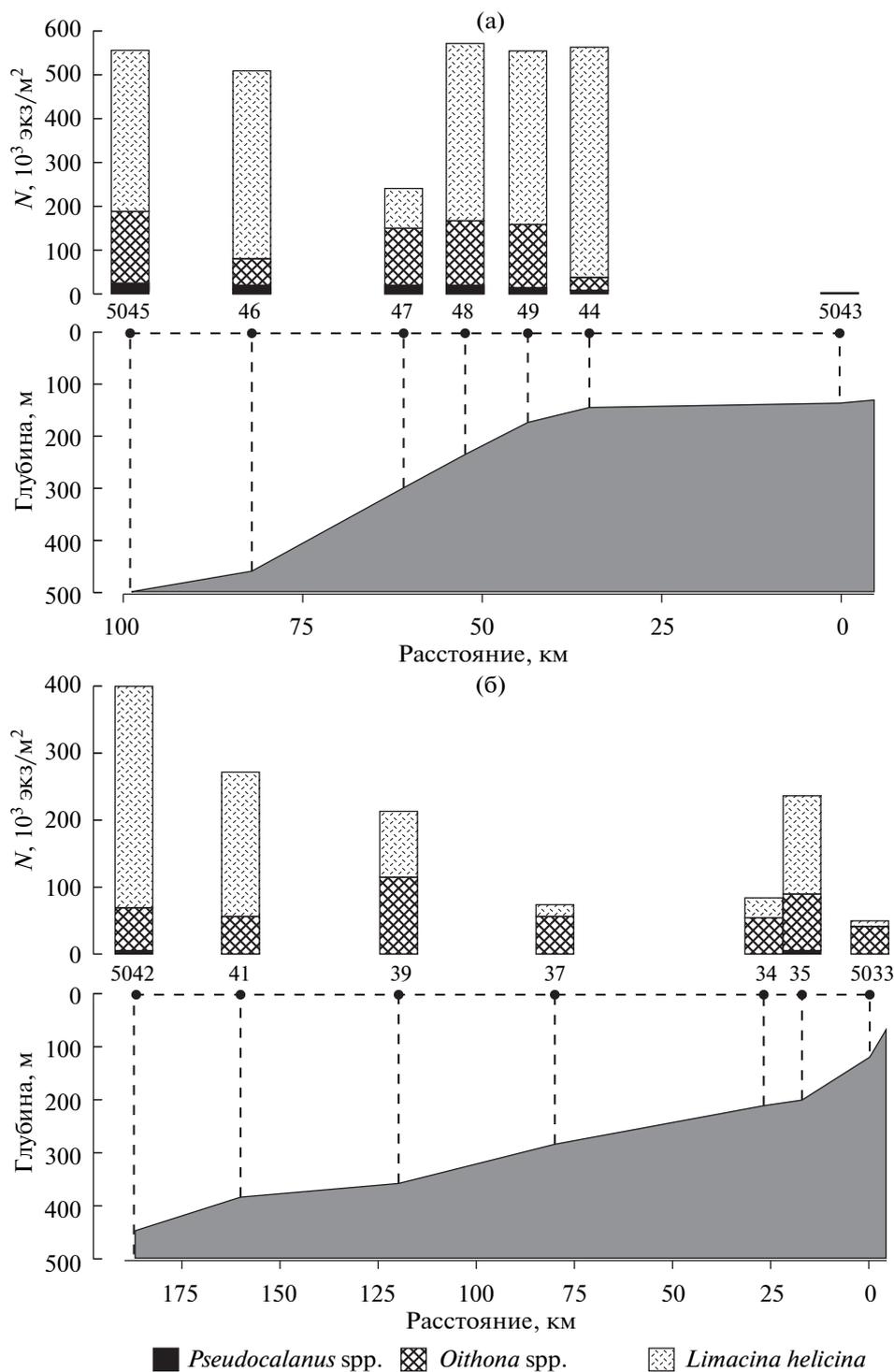


Рис. 2. Численность разных видов зоопланктона на станциях западного (а) и восточного (б) разрезов в верхнем 50-м слое.

на – 2% была также получена на ст. 5043. Вклад каждого из видов в суммарное потребление существенно различался на разных станциях (рис. 6в). На шельфовой ст. 5043 основным потребителем фитопланктона были копеподы рода *Pseudocalanus*, чей вклад составлял 70% суммарного выеда-

ния первичной продукции. На ст. 5044 ведущую роль в выедании (60%) играли ювенильные стадии (0.3–0.7 мм) птеропод. В глубоководной части возрастал вклад копепод рода *Oithona*, составляющий 50–80% от общего потребления продукции фитопланктона.

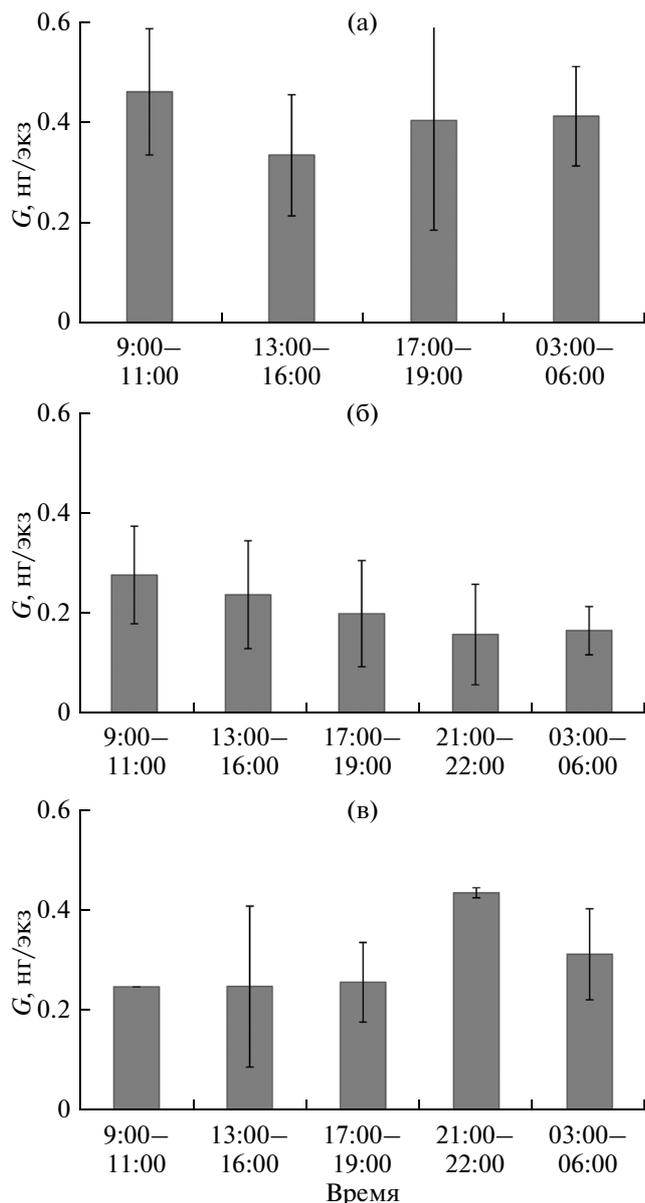


Рис. 3. Суточная изменчивость содержания пигментов (G , нг/экз) в кишечниках (а) – *Oithona* spp., (б) – *Limacina helicina*, (в) – *Pseudocalanus* spp.

На разрезе через восточный отрог желоба Св. Анны суммарное потребление фитопланктона массовыми видами зоопланктона было существенно ниже, по сравнению с западным отрогом, составляя 0.15–0.36 мг *Chl-a*/м² сутки (рис. 7а). Самые высокие величины выедания биомассы водорослей (3.6%) были зафиксированы на станциях 5039, на других станциях эта величина колебалась в небольшом диапазоне от 1.3 до 2.1%. Суммарное потребление фитопланктона исследованными видами зоопланктона, выраженное в единицах органического углерода, было максимальным (~14 мг С/м² сут) на станциях 5039 и

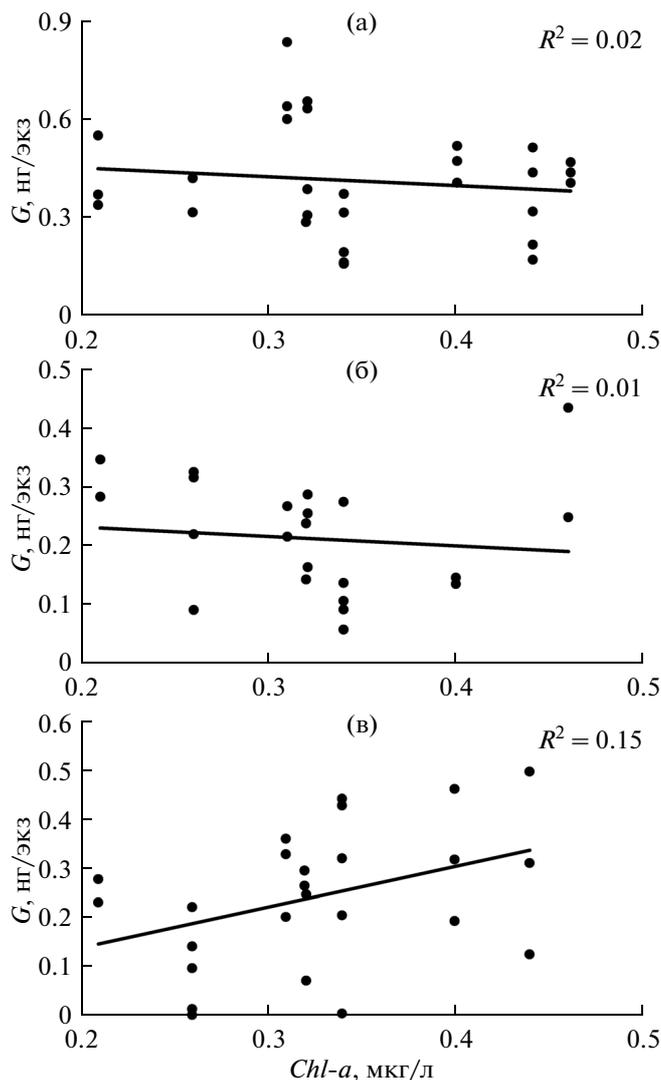


Рис. 4. Содержание пигментов в кишечнике при разных концентрациях *Chl-a*. (а) – *Oithona* spp., (б) – *Limacina helicina*, (в) – *Pseudocalanus* spp.

5035. На остальных станциях разреза значение E_c изменялось от 3 до 6 мг С/м² сутки (рис. 7б). Суточное выедание первичной продукции не превышало 90%. Минимальные значения (7–9%) были получены на станциях 5033 (внешний шельф) и 5034 (склон). На ст. 5035, расположенной между этими станциями на расстоянии всего 10 км от каждой из них, наблюдалось четырехкратное (до 34%) увеличение доли суточной продукции фитопланктона, выедаемой зоопланктоном. На большинстве станций в восточном отроге желоба Св. Анны основную роль в выедании фитопланктона играли копеподы *Oithona* spp., чей вклад составлял более половины суммарного потребления первичной продукции (рис. 7в). Только на станциях 5042 и 5041 в глубоководном районе желоба зна-

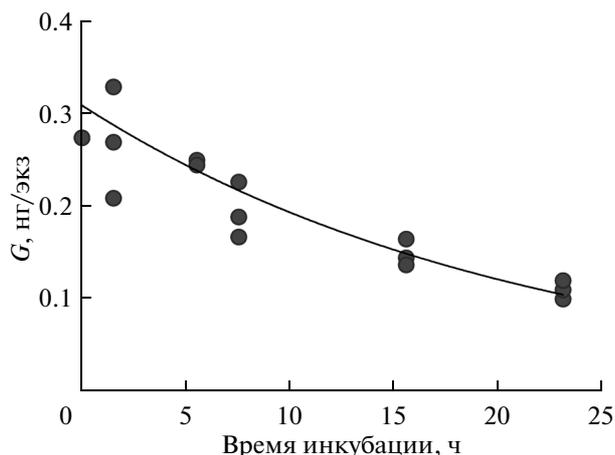


Рис. 5. Изменение содержания пигментов (G , нг/экз) в кишечнике *Limacina helicina* при инкубировании в фильтрованной воде.

чительная часть (42–45%) продукции водорослей потреблялась популяцией *Limacina helicina*.

Потребление фитопланктона старшими возрастными стадиями *Metridia longa* за период их ночного нахождения в слое 0–50 м на ст. 5037 было равно 0.21 мг *Chl-a*/м² и 7.52 мг *C*/м², что составляло 2.1 и 36% от биомассы и продукции автотрофных видов водорослей соответственно.

ОБСУЖДЕНИЕ

Наши исследования в Карском море проводились в конце вегетационного сезона с характерным для этого периода относительно низким обилием фитопланктона [7] и низким уровнем первичной продукции [6]. В районе желоба Св. Анны на фоне невысоких значений *Chl-a* и малого диапазона их пространственных изменений активность потребления фитопланктона исследованными видами практически не зависела от концентрации *Chl-a* (рис. 4). По-видимому, это связано с тем, что в осенний период автотрофный фитопланктон не является основным источником пищи для этих видов; они могут использовать другие ресурсы, такие как гетеротрофные водоросли и жгутиковые, микрозоопланктон и детрит с агрегированными бактериями. Переключение с преимущественно растительного типа питания на всеядный в конце вегетационного периода показано для разных видов зоопланктона высоких широт, в том числе для копепоид рода *Pseudocalanus* и *Oithona* [14, 17, 34, 41] и ювенильных стадий *Limacina* [22].

Как показали наши результаты, ни у одного из видов зоопланктона не выявлены статистически значимые суточные изменения активности питания автотрофными планктонными водорослями. Отсутствие суточных изменений активности пи-

тания молоди *Limacina helicina* представляется вполне закономерным и связано с длительным временем переваривания пищи, которое согласно нашим экспериментам было лишь немногим меньше 24 часов. Продолжительное время переваривания пищи у *L. helicina* (>10 часов) отмечали и другие авторы [18, 23]. Для многих видов мелких копепоид, в том числе рода *Pseudocalanus*, описаны хорошо выраженные суточные ритмы питания с увеличением интенсивности в ночное время [19, 25]. Однако в работе [16] приведены данные, свидетельствующие о сглаживании или практически полном исчезновении ночного максимума при низких концентрациях фитопланктона. Можно предположить, что незначительные суточные изменения активности потребления водорослей копеподами *Pseudocalanus* и *Oithona* в наших исследованиях также сопряжены с низким обилием фитопланктона.

Доминируя по численности и биомассе в верхнем продуцирующем слое водной толщи в районе желоба Св. Анны и прилегающих областях шельфа, исследованные виды могут в значительной степени определять степень утилизации новосинтезированного органического вещества всем сообществом зоопланктона. Согласно нашим оценкам, доля биомассы и продукции фитопланктона, потребляемой зоопланктоном, в западном отроге желоба в среднем в 2.5–5 раз выше, чем в восточном. Эти различия определяются главным образом большей численностью массовых видов в западном отроге (в среднем для разреза 5×10^5 экз/м²) по сравнению с восточным (в среднем для разреза 2×10^5 экз/м²).

В каждом из исследованных районов наблюдалась существенная пространственная изменчивость величины выедания фитопланктона, причем характер этих изменений имел ряд общих черт. В частности, и в том и в другом районе отмечалось увеличение абсолютных значений суммарного потребления биомассы фитопланктона на станциях 5035 (восточный отрог) и 5048 (западный отрог), расположенных над континентальным склоном. Доля первичной продукции, потребляемой массовыми видами зоопланктона, достигала 90% на ст. 5035 и, рекордных для всей исследованной области Карского моря значений, 230% на ст. 5048. По данным [2, 9] эти станции находились в области фронтальной зоны, ассоциированной со склоновыми течениями и отчетливо разделяющей шельфовые и глубоководные биотопы Карского моря. Важно отметить, что существенные пространственные изменения величины выедания фитопланктона в этих районах имели мезомасштабный характер и наблюдались на расстоянии 10–15 км.

В глубоководных районах отрогов желоба Св. Анны пространственные изменения потреб-

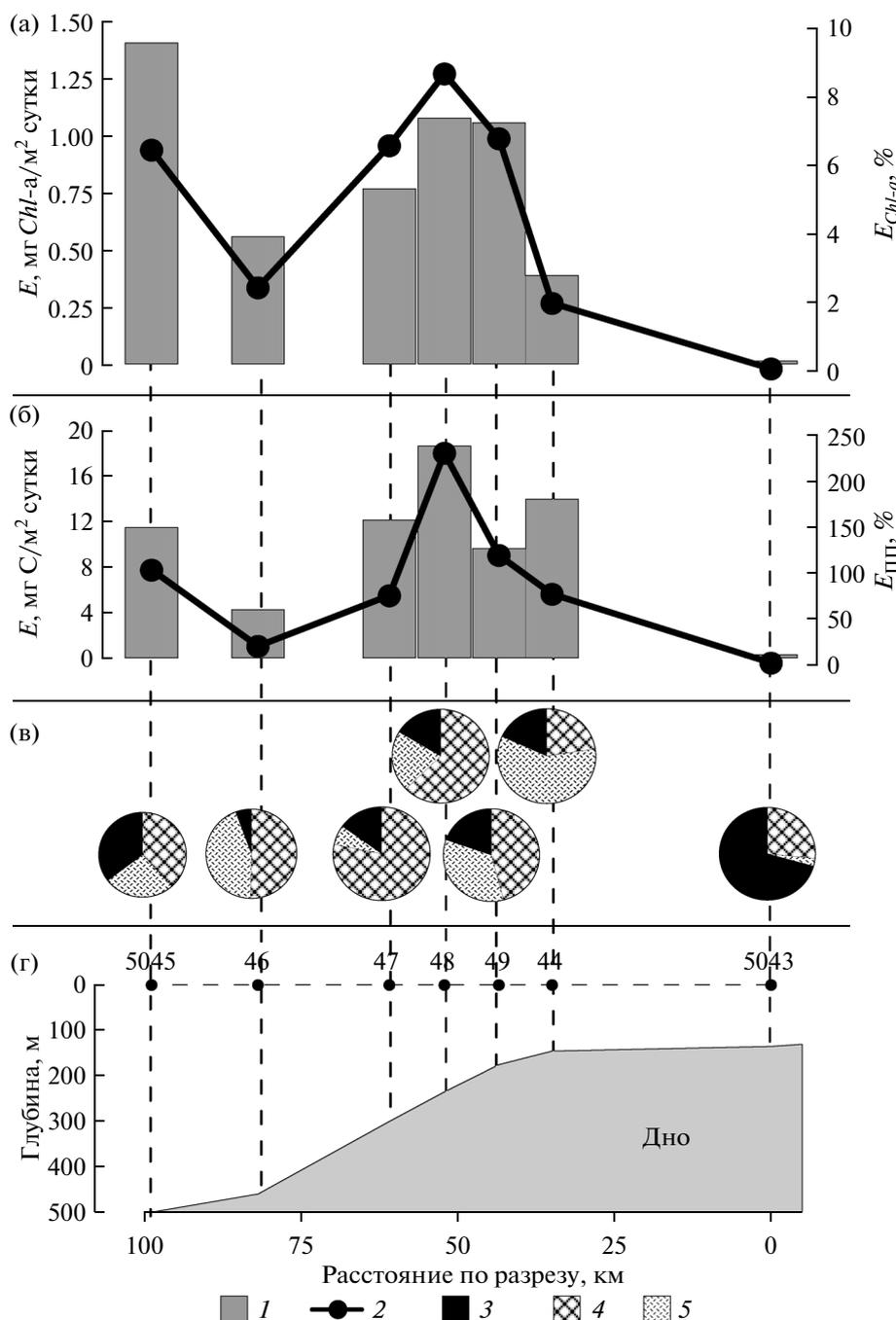


Рис. 6. Выедание фитопланктона зоопланктоном на разрезе через западный отрог желоба Св. Анны. (а) – выедание биомассы фитопланктона (мг *Chl-a*/м² сутки), (б) – выедание первичной продукции (мг С/м² сутки), (в) – вклад разных зоопланктеров в выедание первичной продукции (%), (г) – рельеф дна и положение станций. 1 – абсолютные величины; 2 – относительные величины; 3 – *Pseudocalanus* spp.; 4 – *Oithona* spp.; 5 – *Limacina helicina*.

ления биомассы и продукции фитопланктона зоопланктонным сообществом не всегда напрямую определялись суммарной численностью массовых видов потребителей. Например, при относительно невысокой численности зоопланктона на ст. 5039 получены высокие показатели выедания (80% первичной продукции), а на станциях

5042 и 5046 на фоне высокой численности – выедание продукции фитопланктона составляло 20–40%. Активность питания исследованных видов зоопланктона, как нами показано выше, не зависела ни от концентрации пищи, ни от времени суток, и отмеченные пространственные колебания величины выедания фитопланктона веро-

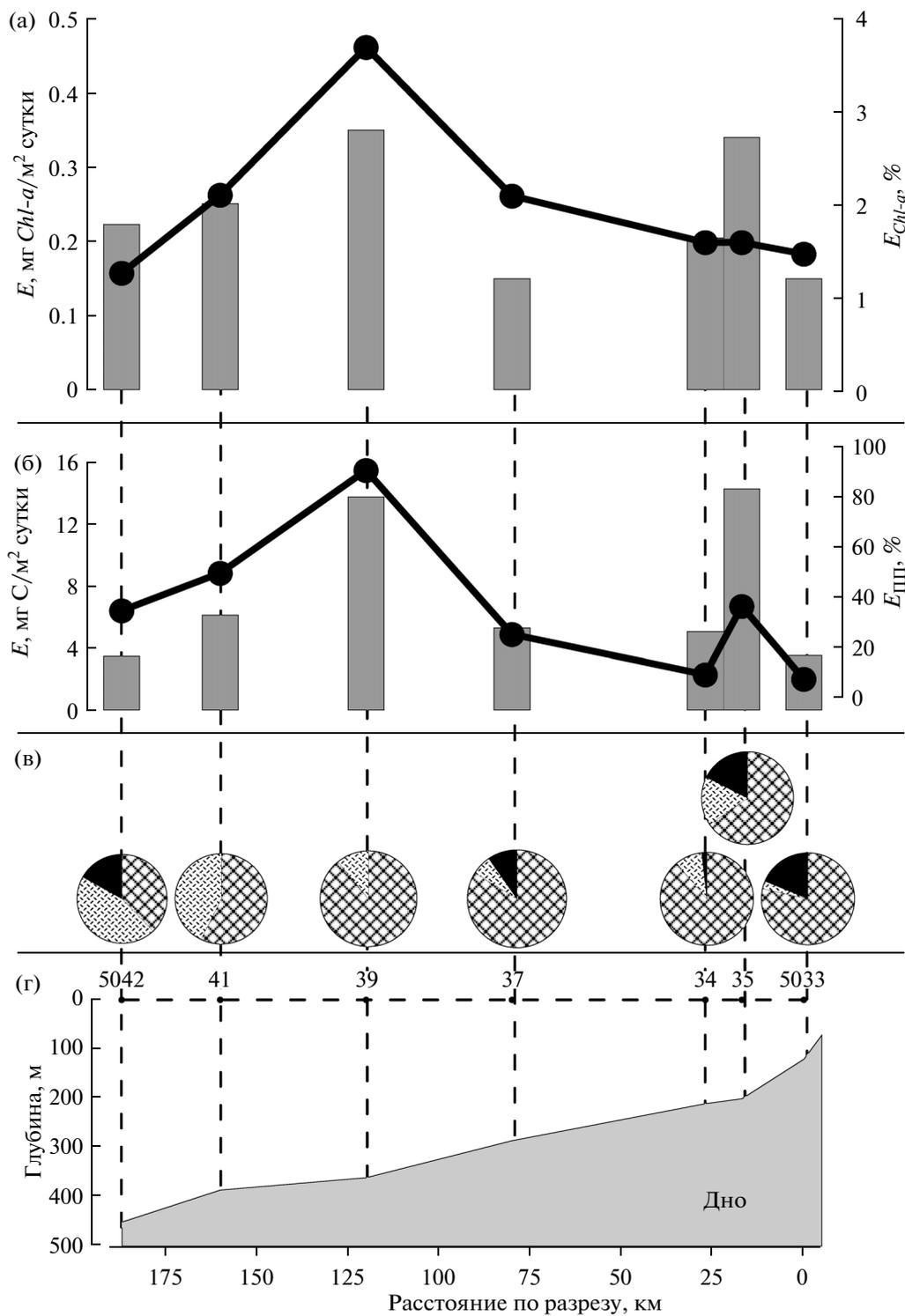


Рис. 7. Выедание фитопланктона зоопланктоном на разрезе через восточный отрог желоба Св. Анны. (а) – выедание биомассы фитопланктона (мг *Chl-a*/м² сутки), (б) – выедание первичной продукции (мг С/м² сутки), (в) – вклад разных зоопланктеров в выедание первичной продукции (%), (г) – рельеф дна и положение станций. Условные обозначения см. рис. 6.

янее всего определялись соотношением численности разных видов и их вкладом в суммарное потребление водорослей. Основной вклад в выедание фитопланктона в исследованном районе вносили копеподы *Oithona* spp. и молодь птеропод. Корреляционный анализ показал, что суммарное выедание в большей степени определяется численностью *Oithona* spp. ($r^2 = 0.8$), чем численностью птеропод ($r^2 = 0.35$). На значительную роль *Oithona* spp. в процессах биотрансформации органического вещества в морских экосистемах различных районов Мирового океана и, в частности, Арктических морей, особенно на поздних стадиях сезонной сукцессии, указывал ряд исследователей [15, 21, 30, 40]. Что же касается роли птеропод рода *Limacina* в выедании фитопланктона, то за исключением единственной работы [13], в которой установлено, что популяция антарктического вида *Limacina retroversa* ежесуточно выедала от 8.4 до 140%(!) биомассы фитопланктона, данных нет. Наши результаты, впервые позволившие оценить вклад *L. helicina* в выедание фитопланктона в Карском море, свидетельствуют о том, что в местах скоплений (ст. 5044) молодью этого вида потребляется более 40% продукции планктонных водорослей. При этом следует отметить, что в наших основных расчетах мы использовали численность птеропод, определенную на основании обработки планктонных проб, собранных сетью с размером ячеек 180 мкм, что приводило к недоучету особей размером <200 мкм. На ряде станций нами были отобраны пробы зоопланктона сетью Апштейна с размером ячеек фильтрующего конуса 60 мкм, что позволило ориентировочно рассчитать потребление фитопланктона частью популяции *L. helicina* размером 80–200 мкм. Расчеты проводили, исходя из предположения, что удельное суточное потребление пищи (нг С/мг сырого веса) для этой размерной группы молодежи птеропод такое же, как у более крупных, отдавая себе отчет в том, что в этом случае мы получаем заниженные оценки. Мелкие птероподы могут ежесуточно выедать до 30% первичной продукции (табл. 2). Эти результаты очередной раз демонстрируют необходимость учитывать вклад мелко-размерной фракции зоопланктона при изучении процессов биотрансформации в морских планктонных экосистемах.

Выше мы рассмотрели роль в выедании фитопланктона массовых видов зоопланктона, постоянно населяющих поверхностные слои, для которых не характерны суточные вертикальные миграции большой амплитуды. Вместе с тем, одним из доминирующих видов мезозoopланктона высоких широт является копепода *Metridia longa*, совершающая суточные миграции [20]. Метридии, в отличие от других крупных растительноядных копепод, переходящих в диапаузу в конце вегетационного сезона, активно функционируют в те-

Таблица 2. Численность (N , 10^3 экз/м²), суточное потребление фитопланктона (I_c , нг С/экз сут) и выедание первичной продукции (E_c , мг С/м² сут) *Limacina helicina* размером <0.2 мм

№ станции	N	I_c	E_c	$E_c, \%$
5042	1200	0.41	0.48	4.5
5039	2800	1.62	4.54	30.3
5034	995	1.37	1.37	2.4

чение всего года. Поднимаясь в темное время суток в поверхностные слои, они активно питаются [3]. Данные, полученные в ночное время суток на ст. 5037, показали, что популяция *M. longa* в осенний сезон потребляла около 35% первичной продукции, что составляло 60% суммарного потребления продукции фитопланктона зоопланктоном. Очевидно, что без учета вклада популяции *M. longa* расчеты степени утилизации первичной продукции зоопланктонным сообществом в местах высокого обилия этого вида могут быть существенно занижены, особенно при отсутствии в верхнем продукционном слое других крупных растительноядных копепод.

В целом наши оценки выедания биомассы и продукции фитопланктона массовыми видами зоопланктона сопоставимы с величинами, которые приводятся в работе [1], посвященной изучению роли зоопланктона в трансформации органического вещества в Карском море. По данным этих авторов в сентябре 2007 г. суммарное потребление биомассы фитопланктона всем зоопланктонным сообществом на шельфе, в области континентального склона и в глубоководной части западного отрога желоба Св. Анны составляло соответственно 2.6, 10 и 5%. Соответствующие оценки для потребления первичной продукции достигали 86, 72 и 114%.

Основные заключения, которые можно сделать на основании наших исследований, состоят в следующем:

1. В осенний сезон на внешнем шельфе над континентальным склоном и в прилежащих глубоководных районах Карского моря мелкоразмерными (0.3–1.7 мм) видами зоопланктона, которые составляют основу сообщества верхнего 50-метрового слоя, ежесуточно потребляется от 2 до 230% новосинтезированного органического вещества. Существенная активизация процессов биотрансформации органического вещества в планктонных сообществах отмечена в области фронтальной зоны над континентальным склоном.

2. На заключительных стадиях вегетационного сезона важную роль в утилизации фитопланктона играют птероподы *Limacina helicina*, доля которых в суммарном выедании суточной продукции автотрофных водорослей достигает 60%. В районе

континентального склона и в глубоководной области бассейна значительный вклад в утилизацию фитопланктона (до 60%) могут давать интерзональные копеподы *Metridia longa*.

3. Уровень выедания автотрофного фитопланктона зоопланктоном демонстрирует существенную мезомасштабную пространственную изменчивость, которая проявляется на расстояниях в 10–15 км. Это связано как с изменениями обилия, так и состава зоопланктонного сообщества.

Авторы благодарят команду НИС “Академик Мстислав Келдыш” за помощь в работе.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проекты № 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. Зацепин А.Г., Поярков С.Г., Кременецкий В.В. и др. Гидрофизические характеристики глубоководных желобов в западной части Карского моря // *Океанология*. 2015. Т. 55. № 4. С. 526–539.
3. Кособокова К.Н. Зоопланктон Арктического бассейна: структура сообществ, экология, закономерности распределения. М.: ГЕОС, 2012. 310 с.
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. Макаревич П.П. Планктонные альгоценозы эстуарных экосистем. Баренцево, Карское и Азовское моря. М.: Наука, 2007. 223 с.
6. Мошаров С.А., Демидов А.Б., Симакова У.В. Особенности процессов первичного продуцирования в Карском море в конце вегетационного периода // *Океанология*. 2015. Т. 55. (в печати).
7. Суханова И.Н., Флинт М.В., Дружкова Е.И. и др. Фитопланктон северо-западной части Карского моря // *Океанология*. 2015. Т. 55. № 4. С. 605–619.
8. Флинт М.В., Семенова Т.Н., Арашкевич Е.Г. и др. Структура зоопланктонных сообществ в области эстуарной фронтальной зоны реки Обь // *Океанология*. 2010. Т. 50. № 5. С. 809–822.
9. Флинт М.В., Поярков С.Г., Тимонин А.Г., Соловьев К.А. Структура мезопланктонного сообщества в области континентального склона желоба Святой Анны (Карское море) // *Океанология*. 2015. Т. 55. № 4. С. 643–655.
10. Яшинов В.А. Продуктивность планктона в юго-западной части Баренцева моря // *Тр. ВНИРО*. 1939. Т. 4. С. 201–224
11. Arashkevich E., Wassmann P., Pasternak A., Wexels-Riser C. Seasonal variation in zooplankton abundance in the marginal ice zone and the central Barents Sea // *J. Mar. Systems*. 2002. V. 38 P. 189–204.
12. Bamstedt U., Gifford D.J., Irigoien X. et al. Feeding / ICES Zooplankton Methodology Manual / Eds. Harris R. et al. London: Academic Press, 2000. P. 297–380.
13. Bernard K.S. The role of the euthecosome pteropod, *Limacina retroversa*, in the polar frontal zone, southern ocean // Thesis submitted in fulfillment of the requirements for the degree of Doctor of Philosophy, Rhodes University, South Africa, 2006. P. 196.
14. Bernard K.S., Froneman P.W. Mesozooplankton community structure in the Southern Ocean upstream of the Prince Edward Islands // *Polar Biol*. 2002. V. 25. P. 597–604
15. Blachowiak-Samolyka K., Kwasniewski S., Dmoch K. et al. Trophic structure of zooplankton in the Fram Strait in spring and autumn 2003 // *Deep-Sea Res. II*. 2007. V. 54. P. 2716–2728.
16. Calbet A., Saiz E., Irigoien X. et al. Food availability and diel feeding rhythms in the marine copepods *Acartia grani* and *Centropages typicus* // *J. Plank. Res.* 1999. V. 21. P. 1009–1015.
17. Castellani C., Irigoien X., Harris R.P., Lampitt R.S. Feeding and egg production of *Oithona similis* in the North Atlantic // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2005. V. 288. P. 173–182.
18. Comeau S., Jeffree R., Teyssie J.-L., Gattuso J.-P. Response of the Arctic pteropod *Limacina helicina* to projected future environmental conditions // *PLoS One*. 2010. V. 5. № 6. P. 1–7.
19. Daro M.H. Feeding rhythms and vertical migration of marine copepods // *Bull. Mar. Sci.* 1985. V. 37. P. 487–497/
20. Diel S. On the life history of dominant copepod species (*Calanus finmarchicus*, *C. glacialis* and *C. hyperboreus*, *Metridia longa*) in the Fram Strait // *Reports on Polar Res.* 1991. V. 88. P. 1–113.
21. Gallienne C.P., Robins D.B. Is *Oithona* the most important copepod in the world's oceans? // *J. Plank. Res.* 2001. V. 23. P. 1421–1432.
22. Gannefors C., Böer M., Kattner G. et al. The Arctic sea butterfly *Limacina helicina*: lipids and life strategy // *Mar. Biol.* 2005. V. 147. P. 169–177.
23. Gilmer R.W., Harbison G.R. Morphology and field behaviour of pteropod molluscs: feeding methods in the families Cavoliniidae, Limacinidae and Peraclididae (Gastropoda: Thecosomata) // *Mar. Biol.* 1986. V. 91. P. 47–57.
24. Hagen W., Auel H. Seasonal adaptations and the role of lipids in oceanic zooplankton // *Zoology*. 2001. V. 104. P. 313–326.
25. Haney J.F. Diel patterns of zooplankton behavior // *Bull. Mar. Sci.* 1988. V. 43. P. 583–603.
26. Hirche H.-J. Overwintering of *Calanus finmarchicus* and *C. helgolandicus* // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1983. V. 11. P. 281–290.
27. Hirche H.-J. Life cycle of the copepod *Calanus hyperboreus* in the Greenland Sea // *Mar. Biol.* 1997. V. 128. P. 607–618.
28. 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.
29. *Hop H., Falk-Petersen S., Svendsen H. et al.* Physical and biological characteristics of the pelagic system across Fram Strait to Kongsfjorden // *Progress in Oceanogr.* 2006. V. 71. P. 446–477.
 30. *Hopcroft R.R., Clarke C., Nelson R.J., Raskoff K.A.* Zooplankton communities of the Arctic's Canada Basin: the contribution of smaller taxa // *Polar Biol.* 2005. V. 28. P. 198–206.
 31. *Lischka S., Hagen W.* Life histories of the copepods *Pseudocalanus minutus*, *P. acuspes* (Calanoida) and *Oithona similis* (Cyclopoida) in the Arctic Kongsfjorden (Svalbard) // *Polar Biol.* 2005. V. 28. P. 910–921.
 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. *Matishov G., Makarevich P., Timofeev S. et al.* Biological Atlas of the Arctic Seas, 2000: Plankton of the Barents and Kara Seas // National Oceanographic Data Center / NOAA. Silver Spring (MD), 2000. 356 p.
 34. *Norrbin M.F., Olsen R.-E., Tande K.S.* Seasonal variation in lipid class and fatty acid composition of two small copepod in Balsfjorden, northern Norway // *Mar. Biol.* 1990. V. 105. P. 201–211.
 35. *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.
 36. *Scott C.L., Kwasniewski S., Falk-Petersen S., Sargent J.R.* Lipids and life strategies of *Calanus finmarchicus*, *Calanus glacialis* and *Calanus hyperboreus* in late autumn, Kongsfjorden, Svalbard // *Polar Biol.* 2000. V. 23. P. 510–516.
 37. *Søreide J.E., Falk-Petersen S., Hegseth E.N. et al.* Seasonal feeding strategies of *Calanus* in the high-Arctic Svalbard region // *Deep-Sea Res. II.* 2008. V. 55. P. 2225–2244.
 38. *Stein R., Fahl K., Fuetterer D.K. et al.* (Eds). Siberian river run-off in the Kara Sea: Characterisation, quantification, variability and environmental significance / *Proceedings in Marine Sciences.* Amsterdam: Elsevier Science, 2003. V. 6. 488 p.
 39. *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.
 40. *Svensen C., Seuthe L., Vasilyeva Yu. et al.* Zooplankton distribution across Fram Strait in autumn: Are small copepods and protozooplankton important? // *Progress in Oceanogr.* 2011. V. 91. P. 534–544.
 41. *Turner J.T.* The importance of small planktonic copepods and their roles in pelagic marine food webs // *Zoological Studies.* 2004. V. 2. P. 255–266.

Mesozooplankton Grazing Impact on Phytoplankton in the Northern Regions of the Kara Sea in Autumn

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

Role of mass zooplankton species, copepods *Pseudocalanus* spp. and *Oithona* spp. and pteropods *Limacina helicina*, in grazing impact on phytoplankton in the upper 50 m layer was investigated. Material was collected at 14 stations along two sections crossing the outer shelf, continental slope and adjacent deep-water regions in the western and eastern branches of St. Anna trough (Kara Sea) in September 2011. Feeding rate was measured with fluorescence method. It was shown that total grazing impact on phytoplankton varied in a wide range from 0.2 to 8.7% of biomass and from 2 to 230% of daily primary production. The main contribution to phytoplankton grazing was made by small copepods *Oithona* spp. and juvenile pteropods. Maximum values of grazing were found in the frontal zones over the slope, minimum – over the outer continental shelf. Significant mesoscale spatial heterogeneity in total zooplankton grazing due to the changes in zooplankton composition and abundance was observed.