

УДК 574.523

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ПИТАНИЕ МАССОВЫХ ВИДОВ ЗООПЛАНКТОНА В ЭСТУАРИИ РЕКИ ОБЬ

© 2016 г. А. В. Дриц, А. Б. Никишина, Т. Н. Семенова,
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 10.02.2015 г.

Исследования выполнены в эстуарии р. Обь и на прилегающем внутреннем шельфе Карского моря в сентябре 2013 г. Для массовых видов мезозoopланктона (*Cyclops* sp., *Senecella siberica*, *Limnocalanus macrurus*, *Mysis oculata*, *Drepanopus bungei*, *Jashnovia tolli* и *Pseudocalanus* sp.) показано, что характер их пространственного распределения определяется особенностями пелагической среды в области эстуарной фронтальной зоны. Границы распространения одних видов (*Cyclops* sp., *S. siberica*, *Pseudocalanus* sp.) напрямую зависят от солености, другие виды (*J. tolli*, *D. bungei*, *L. macrurus*, *M. oculata*) населяют область с широким диапазоном значений солености, при этом расположение максимумов их численности может либо совпадать, либо быть разобщенным в пространстве. Популяции *J. tolli*, *D. bungei*, *Pseudocalanus* sp. постоянно населяют слой под пикногалоклином, *Cyclops* sp. и *M. oculata* — верхний перемешанный слой. Копеподы *L. macrurus* в разных районах эстуарной фронтальной зоны могут совершать суточные миграции, поднимаясь ночью к поверхности или на протяжении суток концентрироваться в слое под пикногалоклином. С различиями в характере распределения массовых видов zooplanktona Обского эстуария связаны различия в характеристиках их питания. Процесс утилизации биомассы и продукции автотрофного фитопланктона zooplanktonом наиболее интенсивно происходит в области, включающую зону распресненных вод и прилегающий район южной периферии эстуарной фронтальной зоны: ежесуточное суммарное потребление составляло 10–18% биомассы и 60–380% продукции водорослей. Непосредственно в эстуарной фронтальной зоне выедание биомассы снижается до 2–7%, продукции — до 14%; на внутреннем шельфе — не превышает 1% биомассы и продукции фитопланктона.

DOI: 10.7868/S0030157416030047

ВВЕДЕНИЕ

Эстуарии — переходные зоны между морскими и пресными местообитаниями, где в результате взаимодействия речных и морских вод происходит резкая смена условий среды с пресноводных на морские. Наиболее характерны для эстуарных районов резкие изменения солености, концентраций биогенных элементов, взвешенного и растворенного органического вещества, аллохтонной органики. Планктонное сообщество представлено специфическими комплексами видов, адаптированных к обитанию в высокоградиентных условиях среды, меняющейся вдоль течения, по вертикали, в зависимости от сезона и от года к году. Комплекс доминирующих видов, населяющий эстуарий р. Обь, включает солоноватоводных копепод *Jashnovia tolli*, *Drepanopus bungei*, *Limnocalanus macrurus* и *Senecella siberica*, *Pseudocalanus* sp. и мизид *Mysis oculata* [2, 5, 8]. Эти виды, будучи в разной степени толерантны к изменениям солености [7, 9, 10], различаются по характеру распределения [2, 5] в градиентных условиях эстуария.

Одни из них (*S. siberica* и *M. oculata*) наиболее многочисленны в распресненных водах с соленостью <0.1–0.2 psu, другие (*L. macrurus*, *D. bungei*, *J. tolli*) — в области смешения речных и морских вод, третьи (*Pseudocalanus* sp.) — доминируют в районе северной периферии эстуарной фронтальной зоны, где условия по солености близки к наблюдаемым на внутреннем Карском шельфе [2, 5]. Очевидно, что условия в которых обитают разные виды различаются не только по солености и температуре, но и по составу и количеству фитопланктона, являющегося для них одним из основных источников пищи [1, 3]. Различия в трофических условиях не могут не отражаться на количественных характеристиках питания массовых видов zooplanktona Обского эстуария и их роли в утилизации первичного органического вещества автотонного и аллохтонного происхождения. Однако, детальных исследований питания этих видов zooplanktona, за исключением работы Арашкевич и др. 2010 [1], посвященной главным образом оценке суммарного выедания zooplanktonом биомас-

сы и продукции фитопланктона, до сих пор не проводилось.

В настоящей работе приведены результаты исследований количественного распределения и питания массовых видов зоопланктона, полученные в эстуарии р. Обь в начале сентября 2013 г. Работы преследовали следующие задачи: 1. Описать пространственное распределение массовых видов зоопланктона в области Обского эстуария. 2. Проследить влияние трофических условий на количественные характеристики питания этих видов. 3. Оценить роль популяций разных видов в выедании биомассы и продукции фитопланктона в разных по степени влияния речного стока и обилию аллохтонного органического материала в областях эстуарной экосистемы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования были проведены в 125-м рейсе НИС “Профессор Штокман” в Обском эстуарии 5–6 сентября 2013 г.

Сбор зоопланктона. Сборы зоопланктона для определения видового состава и численности проводили на квази-меридиональном разрезе из 16 станций, выполненном вдоль эстуарии р. Обь (рис. 1). Сетью Джеди 37/50 (ячейка фильтрующего конуса 180 мкм), облавливая слой от дна до поверхности. Кроме того, на 6 станциях разреза отбор проб проводился в верхнем перемешанном слое и в слое под пикноклином, положение которого предварительно определялось на основании вертикального STD-зондирования. Фиксацию проб проводили 4% нейтральным формалином. Таксономический и размерный состав зоопланктона был определен при обработке проб по традиционной методике под бинокляром при увеличении $\times 40$. Индивидуальный сырой вес животных для последующих расчетов популяционной биомассы определяли с использованием соотношений между длиной и весом тела для разных видов и номограмм Численко [6].

Сопутствующие данные по температуре и солености были получены при вертикальном STD-зондировании зондом SeaBird 19+ на всех станциях.

Определение *Chl-a* и феопигментов. Пробы для определения концентрации растительных пигментов были собраны батометрами Нискина комплекса Rosett на всех станциях разреза. Горизонты отбора проб выбирались с учетом данных о распределении флуоресценции и структуре поля плотности, полученных на основании зондирования STD-зондом с датчиком флуоресценции. 0.5–1.0 л воды фильтровали через стекловолоконные фильтры GF/F при разрежении не более 0.3 атм. Экстракцию проводили 90%-м ацетоном при температуре $+4^\circ\text{C}$ в темноте в течение 24 ч.

Флуоресценция экстрактов до и после подкисления двумя каплями 10% HCl была измерена на флуорометре Trilogy Turner Designs (США). Прибор был предварительно откалиброван с использованием чистого хлорофилла. Концентрацию *Chl-a* и феопигментов (мг/м^3) рассчитывали по формуле [15] для *in vitro* флуориметрии:

$$\text{Chl-a} = k(Fb - Fa)(V_{\text{экстр}}/V_{\text{воды}}),$$

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

где k – калибровочный коэффициент прибора, Fb и Fa – флуоресценция опытного раствора до и после подкисления, соответственно, R – коэффициент подкисления, $V_{\text{экстр}}$ – объем ацетонового экстракта, мл, $V_{\text{воды}}$ – объем пробы воды, мл.

Питание зоопланктона. Интенсивность питания зоопланктона оценивали флуоресцентным методом по содержанию фитопигментов (*Chl-a* и феопигментов) в кишечнике и времени переваривания пищи [13]. Зоопланктон для анализа собирали сетью Джеди (диаметр входного отверстия 37 см, ячейка 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 бинокляром 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. Общее содержание пигментов в кишечнике (G , нг *Chl-a*/экз) рассчитывали по формуле [11]:

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

Для определения времени переваривания растительной пищи у видов *Mysis oculata*, *Limnocalanus macrurus* и *Senecella siberica* 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 фекальных пеллет (Δt_f , час). Пеллеты собирали для последующего определения количества фитопигментов (G_f , нг/шт.). Время переваривания рассчитывали как

$$T = G\Delta t_f / G_f$$

Для других массовых видов при расчетах их суточного рациона были использованы литературные данные по времени переваривания пищи, приведенные в работе [3].

Суточное потребление *Chl-a* (I , нг *Chl-a*/экз сутки) рассчитывали как $I = Gt/T$, где t – время

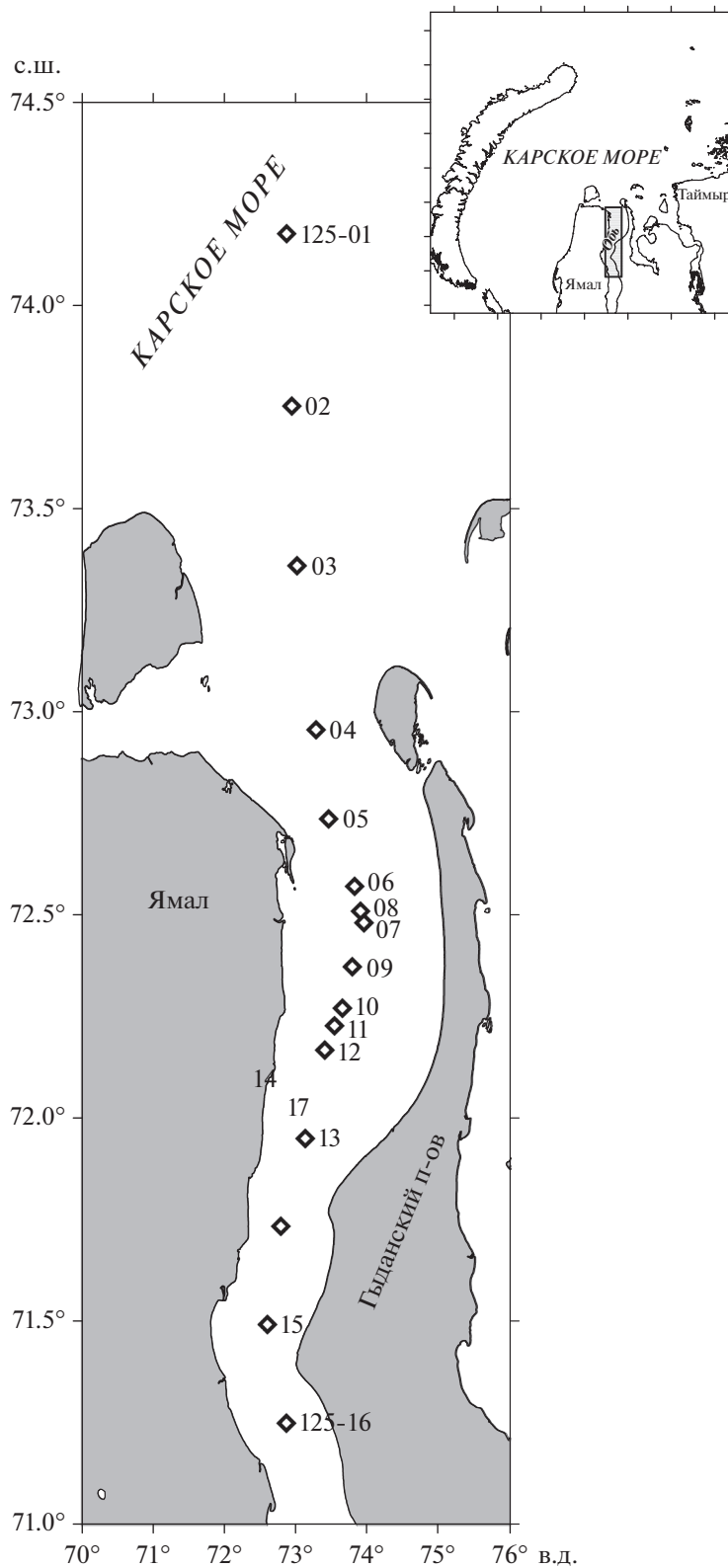


Рис. 1. Схема расположения станций в Обском эстуарии и на прилежащем шельфе.

Таблица 1. Концентрация *Chl-a* (*Chl-a*, мг/м³), первичная продукция (ПП, мг С/м³ сутки) и соотношение органического углерода автотрофного фитопланктона и *Chl-a* ($C_{ph}/Chl-a$, мг С/мг *Chl-a*) на станциях в эстуарии Оби и прилежащем шельфе в сентябре 2013 г.

	№ станции	Дата	Глубина	<i>Chl-a</i>	ПП	$C_{ph}/Chl-a$
Зона опресненных вод	125-16	05/09	24	95.9	208	80.2 ± 13.5(2)
	125-15	05/09	15	42.2	—	
Фронтальная зона	125-14	05/09	16	39.2	350	30.5 ± 13.1(8)
	125-13	04/09	12	40.3	—	
	125-12	04/09	10	26.9	—	
	125-11	04/09	9	24.3	—	
	125-10	04/09	10	17.5	—	
	125-09	04/09	10	16.6	—	
	125-08	04/09	13	16.8	—	
	125-07	04/09	13	16.5	—	
	125-06	04/09	17	7.4	—	
	125-05	04/09	23	15.7	—	
	125-04	04/09	25	19.0	293	
	125-03	04/09	24	8.1	—	
	Внутренний шельф	125-02	04/09	25	16.2	
125-01		03/09	31	19.0	110	

питания, равное 24 часам для видов, у которых дневные и ночные значения G достоверно не различались. Для видов, у которых значения G достоверно различались в разное время суток, использовали формулу: $I = (G_{д,t_1} + G_{н,t_2})/T$, 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 популяциями исследованных видов мезозoopланктона (E_{Chl-a} , мг *Chl-a*/м³ сутки) рассчитывали по формуле:

$$E_{Chl-a} = I_i N_i,$$

где I_i — суточное потребление *Chl-a* для i вида, N_i — численность i вида в слое (экз/м³), n — число видов. Для пересчета суточного потребления пищи в единицы углерода (I_c , мкг С/экз 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 [14] (материалы И.Н. Сухановой и В.М. Сергеевой). Данные о величине первичной продукции и изменениях освещенности в разное время суток предоставлены А.С. Демидовым.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Характеристика района работ

Протяженность разреза, на котором были выполнены сборы зоопланктона, составляла 180 миль. Глубина изменялась от 11 до 30 м. На основании данных о распределении солёности и температуры на разрезе (рис. 2) в соответствии с классификацией, предложенной для Обского эстуария в работе [5] были выделены следующие области: I. Область распресненных вод (ОРВ) с солёностью <0.1 psu и отсутствием вертикальной стратификации водной толщи (станции 125-16, 125-15). Для этой области характерны наиболее высокие значения концентрации *Chl-a* — 95.2 мг/м³ (табл. 1). II. Эстуарная фронтальная зона (ЭФЗ) — область на юге ограниченная ст. 125-15, на севере — ст. 124-03. Широтная протяжённостью ЭФЗ составляла около 100 миль. В пределах фронтальной зоны в направлении с юга на север придонная и поверхностная солёность возрастали до величин, характерных для прилежащих к эстуарию районов шельфа ~33 и 10 psu, соответственно. Концентрация *Chl-a* в пределах ЭФЗ уменьшалась с юга на север от 40 до 7.4–19 мг/м³, первичная продукция составляла 300–350 мгС/м³ сут. Южная периферия эстуарной фронтальной зоны (ЮПФ) — относительно узкая, шириной около 12 миль область интенсивного взаимодействия морских и

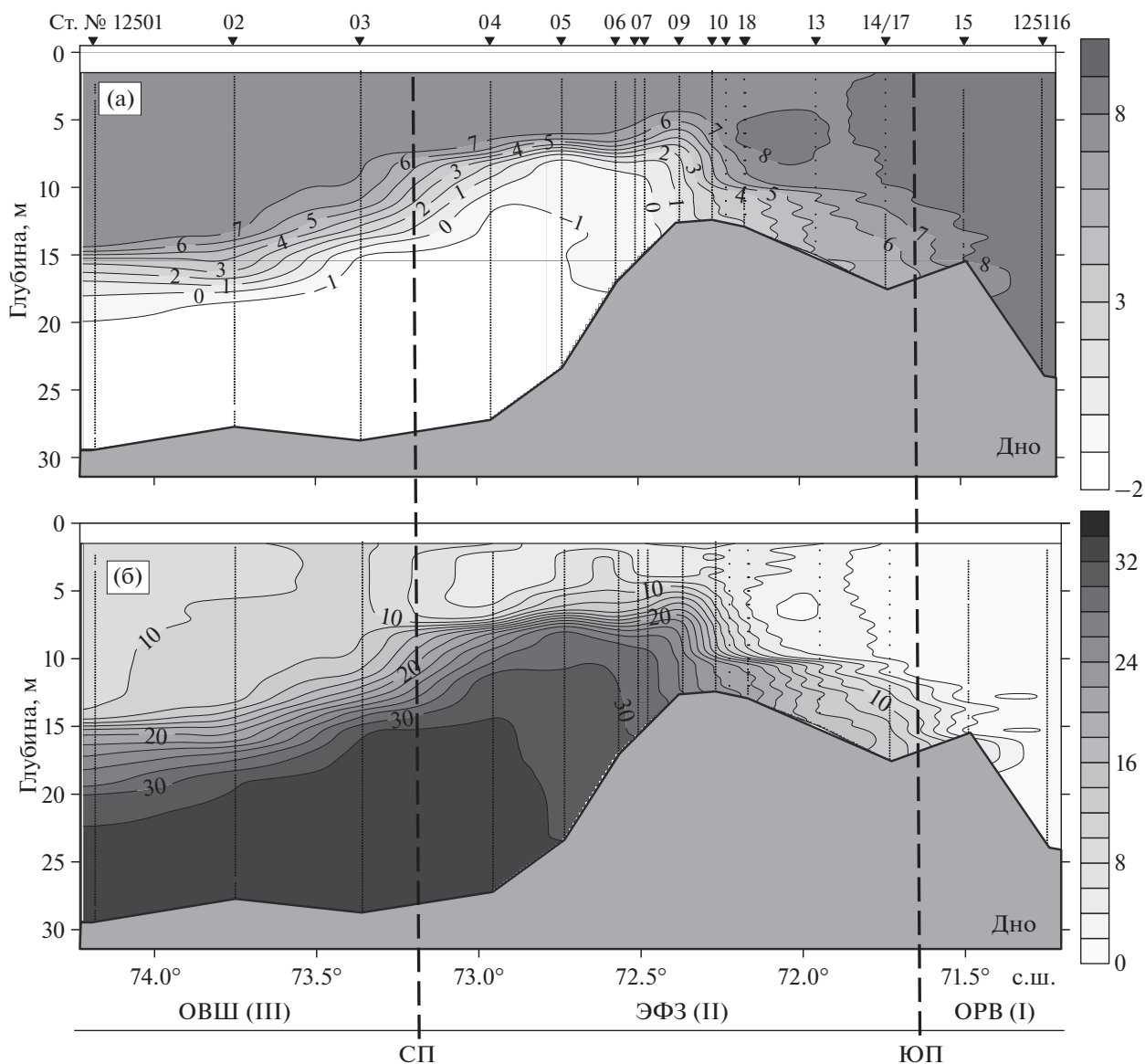


Рис. 2. Распределение солёности, psu (а) и температуры, °С (б) на разрезе в Обском эстуарии и на прилежащем шельфе. ОРВ – область распресненных вод; ЭФЗ – эстуарная фронтальная зона; ОВШ – область внутреннего шельфа; ЮП и СП – южная и северная периферии эстуарной фронтальной зоны.

речных вод, где широтные градиенты солёности и температуры, прежде всего в придонных слоях, были максимальны и начинала формироваться вертикальная стратификация водной толщи (ст. 125-14 и несколько южнее). Придонная солёность в этой области резко возрастала от 0.2–0.3 до 15.7 psu. Северная периферия ЭФЗ в наблюдениях 2013 г. была выражена не так резко, как в 2007 г. [5]. Она лежала между станциями 125-04 и 125-03 и ее широтная протяженность составляла около 24 миль. Здесь широтные градиенты поверхностной солёности были одними из самых высоких в пределах ЭФЗ – 0.7 psu на милю и формировалась типичная для прилежащего шельфа вертикальная стратификация. III. Севернее

ст. 125-03 лежала область внутреннего шельфа (ОВШ), характеризующаяся устойчивой плотностной вертикальной стратификацией и мало меняющимся уровнем поверхностной и придонной солёности. На прилежащем к эстуарию внутреннем шельфе концентрация хлорофилла составляла 16–19 мг/м², первичная продукция – 110 мгС/м² сут (табл. 1).

Распределение и питание массовых видов зоопланктона

***Cyclops* sp.** Этот вид населяет преимущественно ОРВ, его максимальные концентрации зафиксированы на ст. 125-16, а в ЭФЗ численность сни-

жается более чем на порядок (рис. 3а). Характер вертикального распределения *Cyclops* sp. в дневное и ночное время свидетельствует об отсутствии суточных миграции: основная часть популяции постоянно сосредоточена в поверхностном слое в (рис. 4а).

Количество фитопигментов в кишечнике копепод, пойманных в разное время суток (рис. 5а), достоверно не различается (U-критерий Манна–Уитни, $p = 0.67$). Как видно из рис. 5а, при высоких концентрациях *Chl-a* в ОРВ значения G также практически одинаковы. Величина суточного потребления автотрофных водорослей составила 34.8 нг *Chl-a*/экз или 2.8 мкгС/экз (см. табл. 3).

***Senecella siberica*.** Популяция *S. siberica*, состоящая на 90% из особей пятой копепоидитной стадии, наиболее многочисленна в ОРВ, высокие концентрации этих копепод отмечены и на ст. 125-14 в районе южной периферии ЭФЗ (рис. 3б). При увеличении солености в придонном слое до 20 psu (станция 123-12) *S. siberica* практически исчезает из планктона. В дневное время в основном биотопе вид равномерно распределен во всем столбе воды (рис. 4б), данные о его вертикальном распределении в ночное время отсутствуют.

Количество фитопигментов в кишечнике не зависит ни от времени суток (рис. 5б, U-критерий Манна–Уитни, $p = 0.16$), ни от концентрации *Chl-a* ($r^2 = 0.03$, $n = 19$). Результаты экспериментального определения времени переваривания пищи у этих копепод представлены в табл. 2. Количество фитопигментов в одной пеллете копепод составляло 1/2 содержимого кишечника, а время переваривания – 1.3 часа. Величина суточного потребления автотрофных водорослей составила 329.2 нг *Chl-a*/экз или 7.1 мкгС/экз (табл. 3).

***Limnocalanus macrurus*.** Популяция этого вида, представленная на 80–90% самками и самцами, населяла в основном ЭФЗ и лишь в очень незначительном количестве встречались в ОРВ и на шельфе (рис. 3в). Распределение численности *L. macrurus* на разрезе характеризуется двумя хорошо выраженными максимумами: один расположен на ст. 125-14 в районе южной периферии ЭФЗ, другой, более узкий по протяженности – на ст. 125-10, на которой поверхностная соленость возрастала до 6.6 psu, а широтный градиент солености составлял 1.7 psu/мили. На остальных станциях в ЭФЗ численность *L. macrurus* была су-

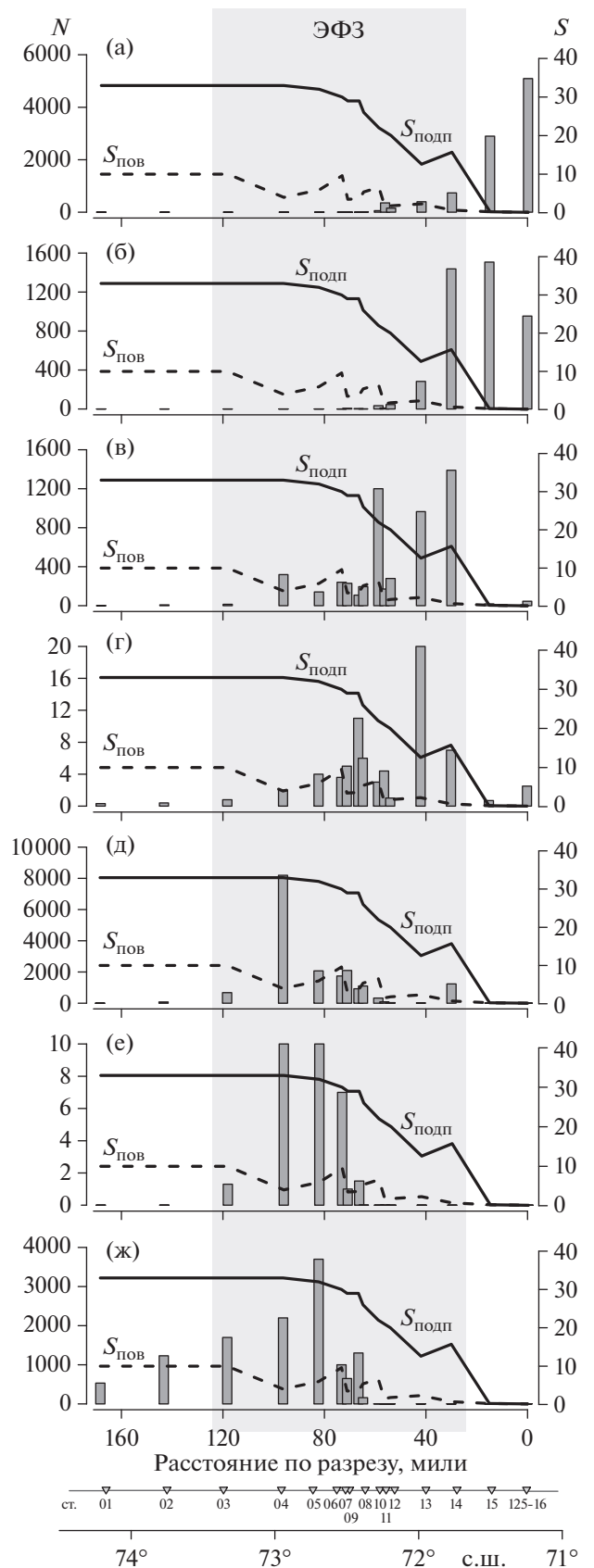


Рис. 3. Распределение численности массовых видов зоопланктона (N , экз/м³) и солености в верхнем перемешанном слое ($S_{пов}$, psu) и в слое ниже пикноклина ($S_{подп}$, psu) на разрезе в Обском эстуарии. (а) – *Cyclops* sp., (б) – *Senecella siberica*, (в) – *Limnocalanus macrurus*, (г) – *Mysis oculata*, (д) – *Drepanopus bungei*, (е) – *Jashnovia tolli*, (ж) – *Pseudocalanus* sp.

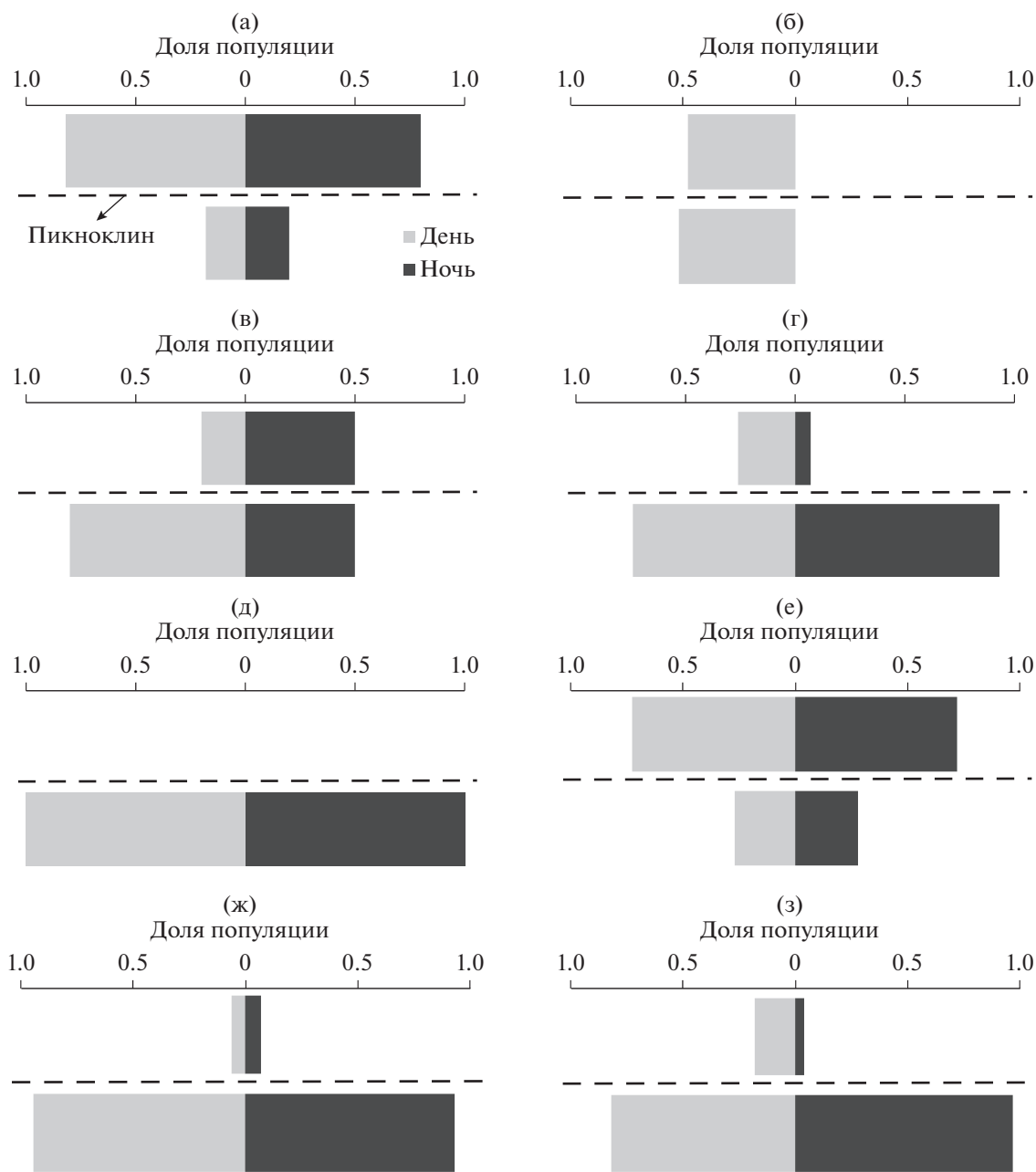


Рис. 4. Вертикальное распределение массовых видов зоопланктона в дневное и ночное время суток в Обском эстуарии. (а) – *Cyclops* sp., (б) – *Senecella siberica*, (в) – *Limnocalanus macrurus*, (г) – *Limnocalanus macrurus*, (д) – *Jashnovia tolli*, (е) – *Mysis oculata*, (ж) – *Drepanopus bungei*, (з) – *Pseudocalanus* sp.

существенно ниже. Характер вертикального распределения этих копепод в дневное и ночное время существенно различался в разных районах ЭФЗ. В южной части фронтальной зоны (станции 125-17, 125-19) днем основная часть популяции была сосредоточена под слоем пикноклина, ночью численность над пикноклином заметно возрастала, что указывает на суточные вертикальные миграции (рис. 4в). В области северной перифе-

рии ЭФЗ (станции 125-24, 125-25) ночного подъема в поверхностный слой не происходило (рис. 4г).

Изменения содержания фитопигментов в кишечнике *L. macrurus* в разное время суток показано на рис. 5в. Видно, что при высоких концентрациях *Chl-a* (>2.5 мкг *Chl-a*/л) значения *G* в темное время суток существенно выше, чем в светлое (различия достоверны, U-критерий Манна–Уитни, $p = 0.001$). При концентрации *Chl-a* менее

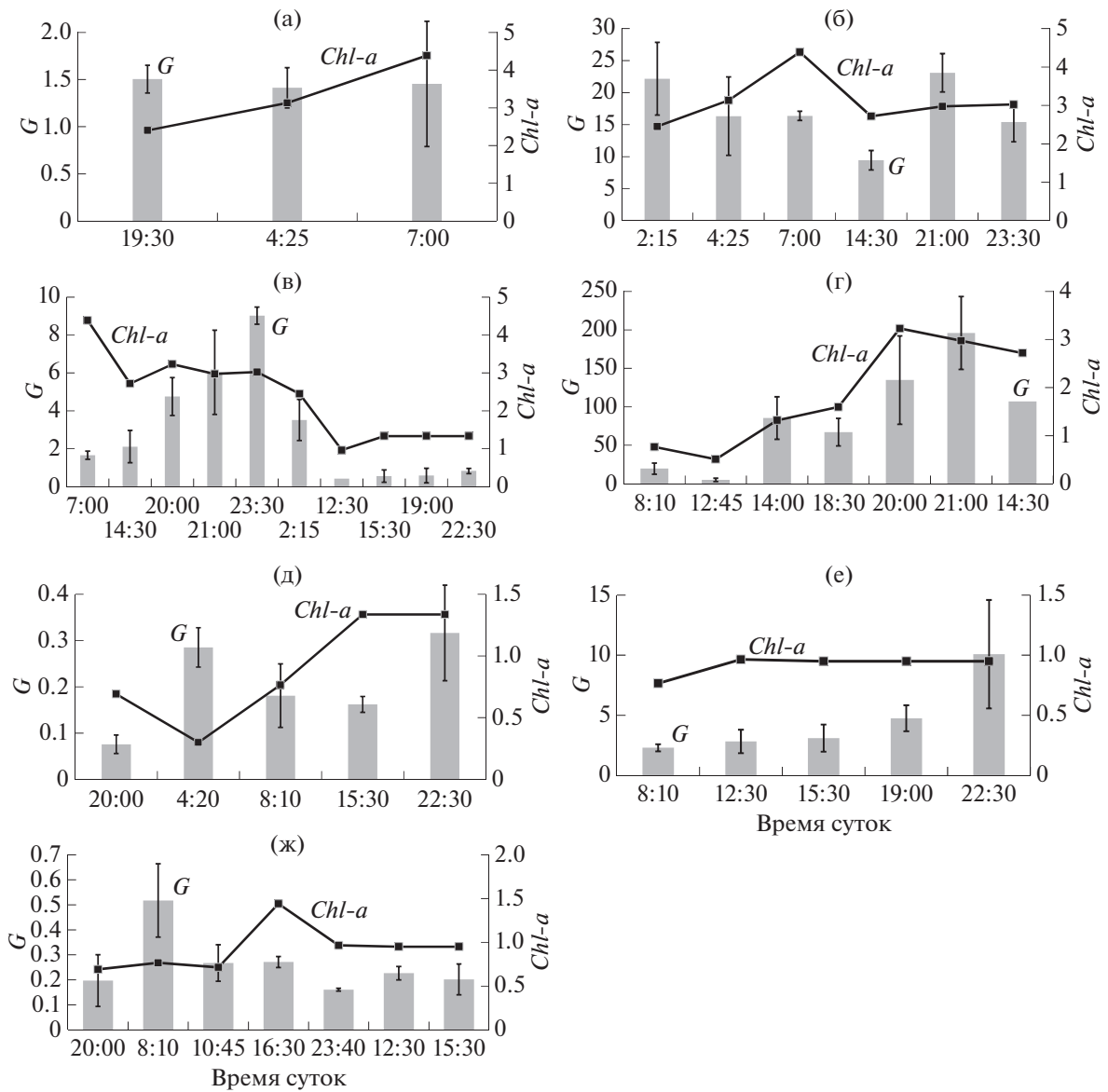


Рис. 5. Концентрация хл “а” (*Chl-a*, мг/м³) и содержание фитопигментов в пищеварительном тракте массовых видов зоопланктона Обского эстуария (*G*, нг *Chl-a*/экз) в разное время суток. (а) – *Cyclops* sp., (б) – *Senecella siberica*, (в) – *Limnocalanus macrurus*, (г) – *Mysis oculata*, (д) – *Drepanopus bungei*, (е) – *Jashnovia tolli*, (ж) – *Pseudocalanus* sp. Планки погрешности показывают величину стандартного отклонения.

1.5 мкг *Chl-a*/л значения *G* в несколько раз ниже и их различия в разное время суток не достоверны (U-критерий Манна–Уитни, $p = 0.47$). Эти данные свидетельствуют о том, что активность питания *L. macrurus* определяется не только временем суток, но и трофическими условиями. Поэтому анализ влияния концентрации фитопланктона на активность его потребления видом был проведен отдельно для значений *G*, измеренных в дневное (G_d) и ночное (G_n) время суток. Результаты регрессионного анализа выявили значимую корреляцию между G_n и концентрацией *Chl-a*

($G_n = 3.10 Chl-a - 3.04$, $r^2 = 0.55$, $n = 22$) и значительно более слабую корреляцию для G_d ($G_d = 0.28 Chl-a + 0.6$, $r^2 = 0.28$, $n = 24$).

Другими словами, при уменьшении количества фитопланктона происходит снижение активности питания в ночное время, в то время как активность питания в светлое время суток меняется не столь существенно. Время переваривания пищи у этого вида было равно 1.3 ч., при том что количество фитопигментов в одной pelletе составляло 1/3 их количества кишечника, как при высоких так и при низких значениях *G* (табл. 2).

Таблица 2. Количество фитопигментов в кишечнике (G , нг/экз), фекальной пеллете (G_f , нг/шт), интервал между последовательным выходом пеллет (Δt_f , ч) и время переваривания пищи (T , ч)

Вид/стадия размер	G	G_f	Δt_f	T
<i>Mysis oculata</i> , 15–20 мм	285.37 ± 231.39 (6)	29.9 ± 6.43 (3)	0.33 ± 0.05 (6)	3.3
<i>Senecella siberica</i> , CV	15.40 ± 3.09 (3)	7.30 ± 1.45 (4)	0.66 ± 0.21 (5)	1.32
<i>Limnocalanus macrurus</i> , Fem	3.37 ± 1.38 (3)	1.05 ± 0.02 (2)	0.43 ± 0.18 (5)	1.30
<i>Limnocalanus macrurus</i> , Fem	9.02 ± 0.45 (3)	2.96		

Примечание. Указаны средние значения ±SD; в скобках – число измерений.

Таблица 3. Суточное потребление фитопланктона (I , нг *Chl-a*/экз сутки) массовыми видами зоопланктона, суточный рацион (R , мкг С/экз сутки) и удельный суточный рацион R/W (%). W – вес тела в единицах органического углерода

Вид/стадия	W , мкг С	I	R	R/W
<i>Cyclops</i> sp., CV-Fem	4.5**	34.8	2.8	62.2
<i>Senecella siberica</i> , CV	130.2*	329.2	15.1	11.5
<i>Limnocalanus macrurus</i> , CVI	118.0*	11.1–54.9	0.3–1.7	0.2–1.4
<i>Mysis relicta</i> , 10–13 мм	492***	80.0–1360.0	2.5–40.7	0.5–8.3
<i>Drepanopus bungei</i> , CV-CVI	6.0***	4.8	0.14	2.3
<i>Jashnovia trolli</i> , CV	55.0**	106.1	3.2	5.8
<i>Pseudocalanus</i> sp., CV	7.0**	6.5	0.2	2.8

Примечание. W – вес тела в единицах органического углерода.

* Собственные данные.

** По данным [1].

*** 6% от сырого веса, рассчитанного по номограммам [8].

Суточное потребление хлорофиллсодержащих водорослей при высоких концентрациях *Chl-a* было 54.9 нг *Chl-a*/экз или 1.6 мкгС/экз, при низких – 11.1 нг *Chl-a*/экз или 0.3 мкгС/экз (табл. 3).

***Mysis oculata*.** Мизиды, представленные в основном размерной группой от 10 до 13 мм, встречались на всех станциях разреза (рис. 3г). Максимальная численность была зафиксирована на ст. 125-13, прилегающей к южной периферии ЭФЗ. Большая часть популяции населяла слой над пикноклином как в дневное, так и в ночное время суток (рис. 4д).

Количество пигментов в пищеварительном тракте мизид, пойманных в темное время суток (G_n), достоверно выше, чем в светлое (G_d) (рис. 5г, U-критерий Манна–Уитни, $p = 0.0004$). При этом, как видно на рис. 5, высокие значения G_n получены на фоне увеличения концентрации *Chl-a*, поэтому невозможно определить какой из факторов, время суток или количество пищи, определяет активность питания мизид. Чтобы исключить влияние времени суток, мы проанализировали зави-

симость G_d от концентрации *Chl-a*. Полученная зависимость описывается уравнением регрессии $G_d = 64.4 \text{ Chl-a} - 21.2$, $r^2 = 0.62$, $n = 30$, а значения G_d , рассчитанные при концентрации *Chl-a* 3 мкг *Chl-a*/л (172 нг *Chl-a*/экз), характерной для ночных станций, практически совпадают со средними величинами G_n (155 нг *Chl-a*/экз). Эти расчеты свидетельствуют о том, что активность питания мизид определяется в большей степени количеством фитопланктона, а не временем суток.

По результатам экспериментов установлено, что количество фитопигментов в 1 пеллете мизид составляет около 1/10 части G , а время переваривания равно 3.3 ч (табл. 2). Суточное потребление мизидами фитопланктона, рассчитываемое в зависимости от наблюдаемых в природе концентраций *Chl-a*, изменялось от 0.08 до 1.36 мкг *Chl-a*/экз или от 2.54 до 40.75 мкгС/экз (табл. 3).

***Drepanopus bungei*.** Популяция *D. bungei*, на 90% состоящая из CV, населяла исключительно ЭФЗ, в ОРВ и на шельфе практически отсутствовала (рис. 3д). Этот вид формирует хорошо выражен-

Таблица 4. Суточное потребление популяциями массовых видов зоопланктона биомассы (E_{Chl-a} , мкг $Chl-a/m^2$) и продукции (E_c , мкгС/ m^2) фитопланктона в разных районах Обского эстуария и прилегающего шельфа

Станция/Вид	Внутренний шельф		Эстуарная фронтальная зона					Область распресненных вод		
	125-01		125-04		125-10	125-14		125-15	125-16	
	E_{Chl-a}	E_c	E_{Chl-a}	E_c	E_{Chl-a}	E_{Chl-a}	E_c	E_{Chl-a}	E_{Chl-a}	E_c
<i>Pseudocalanus</i> sp.	<u>37.0</u> 0.2	<u>0.8</u> 0.7	<u>61.7</u> 0.3	<u>1.8</u> 0.6						
<i>Jashnovia tolli</i>			<u>132.5</u> 0.7	<u>3.9</u> 1.3						
<i>Drepanopus bungei</i>			<u>984.0</u> 5.2	<u>29.5</u> 10	<u>16.5</u> 0.1	<u>95.0</u> 0.2	<u>2.8</u> 0.8			
<i>Mysis oculata</i>			<u>7.1</u> 0.04	<u>0.2</u> 0.04	<u>14.2</u> 0.08	<u>87.3</u> 0.2	<u>2.6</u> 0.7		<u>95.0</u> 0.1	<u>7.6</u> 3.6
<i>Limnocalanus macrurus</i>			<u>160.0</u> 0.8	<u>4.6</u> 1.6	<u>240.0</u> 1.4	<u>1210.0</u> 3.1	<u>36.3</u> 10.3	<u>25.8</u> 0.1	<u>59.4</u> 0.06	<u>4.8</u> 2.3
<i>Senecella siberica</i>					<u>82.2</u> 0.5	<u>5405.0</u> 13.08	<u>162.1</u> 46.3	<u>4950.0</u> 11.7	<u>5405.0</u> 5.6	<u>432.4</u> 207.9
<i>Cyclops</i> sp.						<u>413.0</u> 1.05	<u>11.9</u> 3.4	<u>1722.0</u> 4.0	<u>4277.0</u> 4.4	<u>346.4</u> 166.5
Сумма	<u>37.0</u> 0.2	<u>0.8</u> 0.7	<u>1286.1</u> 7.0	<u>38.2</u> 14.0	<u>352.9</u> 2.1	<u>7210.3</u> 17.6	<u>215.7</u> 61.5	<u>6698.0</u> 15.8	<u>10371.0</u> 10.2	<u>791.3</u> 378.3

Примечание. Под чертой – относительные значения (%).

ный максимум на ст. 125-04, прилегающей к северной периферии ЭФЗ, первой станции на разрезе, где соленость в поверхностном слое снизилась до <10 psu. Численность копепод в этом районе достигала рекордных среди всех видов копепод значений – более 8000 экз/ m^3 . Практически вся популяция была сосредоточена в слое под пикноклином независимо от времени суток (рис. 4е). Количество фитопигментов в кишечнике *D. bungei*, не зависило ни от времени суток (рис. 5д, U-критерий Манна–Уитни, $p = 0.73$), ни от концентрации $Chl-a$ ($r^2 = 0.042$, $n = 19$). Суточное потребление фитопланктона составило 4.8 нг $Chl-a/экз$ или 0.14 мкгС/экз (табл. 3).

***Jashnovia tolli*.** Этот вид встречался в небольших количествах, главным образом, в северной части ЭФЗ, на станциях с соленостью подпикноклиновых вод выше 30 psu; на шельфе и в более пресной южной части разреза вид отсутствовал (рис. 3е). Вся популяция, представленная четвертой и пятой копеподитными стадиями, была сосредоточена в слое под пикноклином в дневное и в ночное время (рис. 4ж). При небольшом диапазоне изменений концентрации $Chl-a$ количество фи-

топигментов в кишечнике копепод в ночное время было в 4 раза выше чем днем (рис. 5е). Различия достоверны при $p < 0.01$ (U-критерий Манна–Уитни). Величина суточного потребления фитопланктона *J. tolli* равна 0.11 мкг $Chl-a/экз$ или 3.2 мкгС/экз (табл. 3).

***Pseudocalanus* sp.** Единственный из рассмотренных видов, который в существенном количестве был представлен не только в ЭФЗ, но и на внутреннем шельфе (рис 3ж). В ЭФЗ высокая численность отмечена в ее северной части, в южной – при уменьшении придонной солености ниже 30 psu *Pseudocalanus* sp. исчезал из планктона. Популяция вида, основу которой составляли младшие копеподитные стадии, населяла слой под пикноклином независимо от времени суток (рис. 4з). Количество фитопигментов в кишечнике, оцененное нами для старших копеподитных стадий не зависило ни от времени суток (рис. 5ж, U-критерий Манна–Уитни, $p = 0.10$), ни от концентрации $Chl-a$ ($r^2 = 0.023$, $n = 22$). Суточное потребление фитопланктона составило 6.5 нг $Chl-a/экз$ или 0.20 мкгС/экз (табл. 3).

*Выедание фитопланктона
массовыми видами зоопланктона*

Выедание фитопланктона популяциями исследованных видов и суммарное потребление его биомассы и продукции сообществом зоопланктона было рассчитано для трех разных районов – внутреннего шельфа, ЭФЗ и ОРВ (табл. 4). В области распресненных вод основными потребителями автотрофных водорослей были *S. siberica* и *Cyclops* sp.: популяции этих видов ежедневно выедали десятую часть биомассы фитопланктона, и их суммарное потребление более чем в три раза превышало количество новосинтезированного в течение суток органического углерода. Популяция *S. siberica* также определяла уровень выедания фитопланктона и в районе южной периферии ЭФЗ, потребляя 13% его биомассы и более 40% суточной первичной продукции. Заметный вклад в выедание в этом районе вносила популяция *L. macrurus* – 3% биомассы и 10% продукции водорослей. Непосредственно в ЭФЗ суммарное выедание биомассы фитопланктона составляло немногим более 2%, ведущую роль играли копеподы *L. macrurus* (1.4%). В районе северной периферии ЭФЗ (ст. 125-04) основной вклад в суммарное выедание (5% биомассы и 10% продукции) вносила популяция *D. bungei*. Остальные виды потребляли 2% биомассы и 4% продукции фитопланктона. На прилегающем к эстуарию внутреннем Карском шельфе *Pseudocalanus* sp. ежедневно выедала менее 1% биомассы и продукции водорослей.

ОБСУЖДЕНИЕ

Комплекс исследованных видов составляет основу сообщества зоопланктона, населяющего область эстуария Оби, их суммарный вклад в биомассу по нашим данным достигал 99%. Флинт с соавторами [5] показал, что в зависимости от широтных изменений солёности характер количественного распределения этих видов существенно различается. Наши результаты также свидетельствуют о различиях пространственного распределения массовых видов зоопланктона в районе исследований. Можно выделить несколько типов распределения. Популяции копепод *Cyclops* sp. и *S. siberica* предпочитают область распресненных вод, примыкающую с юга к ЭФЗ. Здесь они формируют 70–90% биомассы зоопланктона. *S. siberica* также весьма многочисленна в районе южной периферии ЭФЗ (ст. 125-14). Массовые скопления этого вида в распресненной зоне и в области максимальных широтных градиентов солёности в южной границе ЭФЗ отмечались в конце сентября в разные годы [2, 5], что указывает на устойчивый характер этого феномена. Корреляционный анализ показал, что основным фактором, определяющим численность *Cyclops*

sp. и *S. siberica* является солёность как в верхнем перемешанном слое ($r = -0.55 - 0.61$, $p < 0.05$, $n = 16$), так и в слое под пикноклином ($r = -0.81 - 0.83$, $p < 0.001$, $n = 16$): с повышением солёности численность этих копепод уменьшается. Другой вид, распределение которого в наибольшей степени определяется солёностью – *Pseudocalanus* sp. ($r = 0.72$, $p < 0.05$, $n = 16$). Этот вид предпочитает более солёные воды и многочисленен как в северной части ЭФЗ, так и на прилежащем шельфе. В южной части ЭФЗ при солёности в слое под пикноклином менее 22 psu *Pseudocalanus* sp. практически исчезает из планктона. Сходная картина распределения этого вида описана в работе Флинта с соавторами [5]. Для *J. tolli*, *D. bungei*, *L. macrurus*, *M. oculata* проведенный анализ не выявил значимой корреляции численности ни с одним из гидрофизических параметров. Эти виды, будучи, по-видимому, в большей степени адаптированы к широкому диапазону изменений солёности и температуры, населяют непосредственно высокоградиентную ЭФЗ. При этом согласно нашим результатам, максимумы их обилия оказываются разобщены. Популяции *J. tolli* и *D. bungei* наиболее многочисленны в северной части ЭФЗ, в меньшей степени подверженной влиянию речного стока и в целом более солоноватоводной. Большая часть популяций *L. macrurus* и *M. oculata*, напротив, сосредоточены у южной периферии ЭФЗ. Локальное скопление *L. macrurus* протяженностью несколько миль отмечено также в области высокого широтного градиента солёности поверхностного слоя. Интересно, что по данным [5], в конце сентября 2007 г. картина распределения этих видов была иной: максимальные значения численности *J. tolli*, *D. bungei*, *L. macrurus*, *M. oculata* совпадали в пространстве и были приурочены к области высоких солёностных градиентов у южной периферии ЭФЗ. Одна из наиболее вероятных причин межгодовых различий в пространственном распределении доминирующих видов мезопланктона – различия в структуре Обской ЭФЗ и, главным образом, в структуре фронтального поля солёности.

В конце сентября 2007 г., согласно [4, 5], южный фронтальный раздел ЭФЗ был расположен на $71^{\circ}35' - 72^{\circ}00'$ с.ш., т.е. примерно на той же широте, что и в 2013 г. При этом распределение поверхностной солёности в пределах фронтальной зоны было принципиально отличным. Начиная с южной периферии ЭФЗ она возрастала синхронно с солёностью под пикноклином – вплоть до значений 3.8 psu на $72^{\circ}25'$ с.ш. Севернее на протяжении 20 миль и поверхностная и придонная солёность резко увеличивались до 20 и 26 psu соответственно. Далее по разрезу поверхностная солёность сохранялась почти без изменений, а придонная к $73^{\circ}00'$ с.ш. возрастала до >30 psu. Область фронтальной зоны, предположительно наи-

более комфортная для обитания *L. macrurus*, *J. tolli* и *D. bungei* с поверхностной соленостью около 3–10 psu и придонной 20–25 psu была “сжата” в широтном направлении, что привело к консолидации максимумов биомассы этих видов и их совмещению в пространстве [5].

Анализ данных о вертикальном распределении массовых видов зоопланктона в ЭФЗ в темное и светлое время суток показывает, что одни виды (*J. tolli*, *D. bungei*, *Pseudocalanus* sp.) постоянно населяют слой под пикноклином, другие (*Cyclops* sp., *M. oculata*) – обитают в поверхностном слое, третьи (*L. macrurus*) – в зависимости от степени удаленности от южной периферии ЭФЗ, могут совершать суточные миграции, поднимаясь ночью к поверхности относительно распресненные слои (южные станции разреза) или на протяжении суток концентрироваться в более соленых слоях воды под пикноклином (станции в районе северной периферии). Следует подчеркнуть, что такое поведение для разных видов эстуарного зоопланктона Обского эстуария выявлено впервые. Ранее отмечалось либо отсутствие четкой привязанности доминирующих видов к определенному слою [8, 9], либо концентрация большей части популяций этих видов в слое под пикноклином [5]. Однако ни в одной из этих работ не рассматривалось влияние времени суток на характер вертикального распределения зоопланктона.

С различиями в характере распределения массовых видов зоопланктона Обского эстуария, их приуроченности к разным по трофическим условиям районам ЭФЗ, связаны различия трофических характеристик этих видов, таких как активность питания в разное время суток, скорость потребления автотрофных водорослей и величина суточного рациона. Высокая активность питания, как в темное, так и в светлое время суток, не зависящая от концентрации пищи, отмечена для *Cyclops* sp. и *S. siberica*, населяющих богатую аллохтонным фитопланктоном область – примыкающие к южной периферии ЭФЗ опресненные воды и южную периферию ЭФЗ (И.Н. Суханова, личное сообщение). Величина удельного суточного рациона *S. siberica* (11%) и *Cyclops* sp. (62%) в несколько раз превышает энергетические траты на обмен (3–6% от содержания углерода в теле рачков), рассчитанные по уравнению зависимости скорости дыхания от веса тела и температуры [12]. Высокие значения суточного рациона у этих видов (27–35%) были также получены в работе [1] в конце сентября. Эти результаты показывают, что, несмотря на конец вегетационного периода, популяции этих видов находились в активной фазе жизненного цикла, а избыток энергии получаемой при питании автотрофными водорослями использовался, главным образом, для создания, липидных резервов, преобладающими в популяциях старшими возрастными стадиями. Наибо-

лее отчетливо различия в характере питания в связи с особенностями распределения проявились у *L. macrurus*. В южной части ЭФЗ во время ночного подъема копепод в поверхностный слой существенно возрастает активность их питания, и, как следствие, величина суточного потребления фитопланктона в этой области в несколько раз выше, чем в районе северной границы ЭФЗ, где суточных миграций отмечено не было. Значения суточного рациона *L. macrurus* (0.2–1.4% содержания углерода в теле) существенно ниже значений удельного дыхания (1.8–2.7% содержания углерода в теле), рассчитанных по [12] при температурах 1 и 6°C. Другими словами, энергии, получаемой *L. macrurus* при питании автотрофными водорослями, недостаточно для компенсации трат в процессе метаболизма. Можно предположить, что в естественных условиях невысокая интенсивность питания растительной пищей компенсируется активным потреблением объектов животного происхождения, однако, анализ содержимого кишечника этих копепод не показал наличия остатков животной пищи (А.Ф. Пастернак, личное сообщение). Вероятнее всего, низкая активность питания связана с тем, что популяция *L. macrurus*, состоящая из взрослых самок и самцов, находилась в период наших исследований в сентябре на завершающем этапе активной фазы жизненного цикла. К такому же выводу пришел Хирше с соавторами [9] на основании данных о возрастном составе, количестве и составе липидов и активности питания этих копепод в районе Обского эстуария в начале сентября. Активность питания фитопланктоном другого вида, также встреченного практически во всем исследованном районе, включая и область распресненных вод, – *M. oculata*, определяется концентрацией автотрофных водорослей. У южной периферии ЭФЗ и в прилегающей опресненной области, где обилием фитопланктона было максимальным, суточный рацион рачков (8% содержания углерода тела) существенно превышает траты на обмен (2%) [12], что предполагает возможность активного роста. На северных станциях на фоне резкого снижения количества фитопланктона потребление только растительной пищи (<1% содержания углерода тела) не обеспечивает *M. oculata* минимальных энергетических затрат, связанных с процессом метаболизма. Характер питания *J. tolli* и *D. bungei*, большая часть популяций которых сосредоточена на северных станциях разреза в слое под пикноклином, имеет свои особенности. Активность потребления автотрофного фитопланктона *D. bungei* была невысокой и практически одинакова на всех станциях независимо от концентрации водорослей и времени суток. При этом удельный суточный рацион (2.3% углерода тела) был ниже рассчитанной величины удельного дыхания (3.6% углерода тела [12]). По нашим наблю-

дениям практически все особи этого вида имели жировую каплю, занимающую большую часть тела. Низкая активность питания и большое количество липидов указывает на то, что в исследованы период популяция *D. bungei* находилась на заключительном этапе подготовки к неблагоприятным зимним условиям. В отличие от *D. bungei*, активность питания *J. tolli*, пойманных на тех же станциях, была достаточно высока с хорошо выраженным максимумом в ночное время. Удельное суточное потребление видом автотрофных водорослей, основной вклад в которое давало ночное питание составляло 5.8% углерода тела, что перекрывает потери органического углерода связанные с дыханием (3.6% углерода тела [12]). Следует специально отметить, что активизация потребления фитопланктона *J. tolli* в темное время не была связана с вертикальным перемещением копепоид в более богатый фитопланктоном поверхностный слой, как это было показано для *L. macrurus*, поскольку вся популяция вида была круглосуточно сосредоточена в слое под пикноклином. Возможно, в данном случае суточные изменения активности питания носят эндогенный характер и являются одним из механизмов, снижающих смертность популяции за счет хищников, представленных в этом районе в основном хетогнатами *Sagitta elegans* [5].

Описанные особенности распределения и питания массовых видов зоопланктона Обского эстуария нашли непосредственное отражение в наших оценках суммарного выедания фитопланктона зоопланктоном и роли каждого вида в разных участках эстуария. Наиболее интенсивно процесс утилизации биомассы и продукции автотрофов происходит в относительно узкой по широтной протяженности (30 миль) области, включающую зону распресненных вод (ст. 125-16) и прилегающий к ней район южной периферии ЭФЗ (ст. 125-14). Ежесуточное суммарное потребление фитопланктона составляло 10–18% биомассы и 60–380% продукции. Наши оценки выедания биомассы фитопланктона почти на порядок выше величин, полученных Арашкевич с соавторами [1] в этом же районе в конце сентября – 1–2%. Одна из причин столь существенных различий – относительно невысокая численность популяции *S. siberica* – одного из самых эффективных потребителей планктонных водорослей. Максимум численности вида в исследованиях [5] в конце сентября не превышал 7500 экз/м², в то время как во время наших работ его численность достигала 23000 экз/м². По нашим данным именно популяция *S. siberica* играла ведущую роль в выедании фитопланктона: на ее долю приходилось 56–76% суммарного потребления. В зоне распресненных вод заметный вклад в выедание планктонных водорослей давали копепоиды *Cyclops* sp. (44%), в области южной периферии ЭФЗ – *L. macrurus*

(18%). Фактически эти три вида и определяли высокую величину суммарного потребления фитопланктона сообществом зоопланктона в области южной периферии ЭФЗ и прилежащих опресненных водах. Эту область, которую, вслед за Флинтом с соавторами [5], можно рассматривать как область, где формируется пелагический “биофильтр”, аккумулирующий приносимый речным стоком аллохтонный фитопланктон и ускоряющий процессы биоседиментации. Непосредственно в ЭФЗ выедание биомассы фитопланктона снижается до 2%, что согласуется с величинами, полученными в [1]. В районе северной периферии ЭФЗ благодаря чрезвычайно многочисленной (более 200000 экз/м²) популяции *D. bungei*, даже несмотря на низкую активность питания вида, суммарное потребление автотрофных водорослей возрастает до 7% биомассы и 14% продукции. Вклад, активно питавшихся, но немногочисленных (немногим более 1000 экз/м²) копепоид *J. tolli*, составлял около 10% суммарного выедания. Севернее ЭФЗ в области внутреннего Карского шельфа сообществом зоопланктона, в котором по численности доминировали растительноядные копепоиды *Pseudocalanus* sp. (80% общей численности), потреблялось менее 1% биомассы и продукции фитопланктона. Следует, однако, отметить, что из-за отсутствия данных по питанию, в наших расчетах не учитывался вклад наиболее многочисленных младших копепоидитных стадий *Pseudocalanus* sp. Вместе с тем, по данным [1] на внутреннем шельфе Карского моря возрастает роль мелкоразмерной фракции зоопланктона в утилизации планктонных водорослей, поэтому не исключено, что оценки, полученные для этого района в настоящей работе, могут быть занижены.

Анализ результатов, полученных в настоящей работе, позволяет сформулировать следующие заключительные положения:

1. Характер пространственного распределения массовых видов зоопланктона в Обском эстуарии определяется особенностями гидрофизического режима. Границы распространения одних видов (*Cyclops* sp., *S. siberica*, *Pseudocalanus* sp.) напрямую зависят от солености над и/или под пикноклином, другие виды (*J. tolli*, *D. bungei*, *L. macrurus*, *M. oculata*) населяют практически всю область эстуарной фронтальной зоны, при этом расположение максимумов их численности может либо совпадать, либо быть разобщенным в пространстве. Одним из факторов, определяющих степень разобщения, могут быть широтные градиенты солености в пределах эстуарной фронтальной зоны.

2. Впервые для Обского эстуария показано, что у разных массовых видов вертикальное распределение в темное и светлое время суток имеет различный характер: *J. tolli*, *D. bungei*, *Pseudocala-*

nus sp. постоянно населяют слой под пикноклином, *Cyclops* sp., *M. oculata* – верхний перемешанный слой, *L. macrurus* – может совершать суточные миграции, поднимаясь ночью к поверхности (южная часть ЭФЗ) или на протяжении суток концентрироваться в слое под пикноклином (северная часть ЭФЗ).

3. С различиями в характере распределения массовых видов зоопланктона Обского эстуария, их приуроченностью к районам с разными трофическими условиями, в большинстве случаев связаны различия характеристик питания этих видов, такие как активность питания в разное время суток, скорость потребления автотрофных водорослей и величина суточного рациона. Интенсивность питания зависит также от того, на каком этапе жизненного цикла находилась популяция того или иного вида в период работ.

4. Наиболее интенсивно процесс утилизации биомассы и продукции планктонных водорослей массовыми видами эстуарного мезопланктона происходит в области, включающую зону распресненных вод и прилегающую к ней южную периферию ЭФЗ. Ежедневное суммарное потребление биомассы фитопланктона составляло 10–18% продукции – 60–380%. Широтная протяженность этой области, которую можно рассматривать как область, где формируется естественный пелагический “биофильтр”, зависит от структуры поля солености на южной периферии эстуарной фронтальной зоны и связанного с ней характера распределения массовых видов зоопланктона. Она может составлять 5–10 миль [5] или увеличиваться, согласно нашим результатам, до 20–30 миль.

Авторы благодарят команду НИС “Профессор Штокман” за помощь в работе.

Работа выполнена при финансовой поддержке РНФ, проект № 14-17-00681 (обработка проб зоопланктона, обработка данных по концентрации хлорофилла), № 14-05-00095 (полевые исследования, обработка гидрофизических данных) и РФФИ, проект № 16-05-00037 (обработка и анализ результатов экспериментов по питанию зоопланктона).

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. Дриц А.В., Арашкевич Е.Г., Никишина А.Б. и др. Питание массовых видов мезопланктона и их роль в выедании фитопланктона в енисейском эстуарии в осенний сезон // *Океанология*. 2015. Т. 55. № 4. С. 632–642.
4. Зацепин А.Г., Морозов Е.Г., Пака В.Т. и др. Циркуляция вод в юго-западной части Карского моря в сентябре 2007 г. // *Океанология*. 2010. Т. 50. № 5. С. 1–15.
5. Флинт М.В., Семенова Т.Н., Арашкевич Е.Г. и др. Структура зоопланктонных сообществ Енисейского эстуария. *Океанология*. 2010. Т. 50. № 5. С. 809–822.
6. Численко Л.Л. Номограммы для определения веса водных организмов по размерам и форме тела. Л.: Наука, 1968. 106 с.
7. Численко Л.Л. Видовой состав и распределение зоопланктонных экологических групп в Енисейском заливе // *Исследование фауны морей*. 1972. Т. 12. № 20. С. 228–238.
8. 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.
9. Hirche H.J., Fetzer I., Graeve M., Kattner G. *Limnocalanus macrurus* in the Kara Sea (Arctic Ocean): an opportunistic copepod as evident from distribution and lipid patterns // *Polar Biol*. 2003. V. 26. P. 720–726.
10. 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.
11. ICES Zooplankton Methodology Manual / Eds. Harris R. et al. London: Academic Press, 2000. 684 p.
12. Ikeda T., Kanno Y., Ozaki K., Shinada A. Metabolic rates of epipelagic copepods as a function of body mass and temperature // *Mar. Biol*. 2001. V. 139. P. 587–596.
13. 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.
14. 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.
15. 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.

Spatial Distribution and Feeding of Dominant Zooplankton Species in the Estuary of Ob River

A. V. Drits, A. B. Nikishina, T. N. Semenova, V. M. Sergeeva, K. A. Solovyev, M. V. Flint

The investigation of distribution and feeding of dominant mesozooplankton species was carried out in the estuary of Ob river and adjacent inner Kara Sea shelf waters in September 2013. The distribution of *Cyclops sp.*, *Senecella siberica*, *Limnocalanus macrurus*, *Mysis oculata*, *Drepanopus bungei*, *Jashnovia tolli* and *Pseudocalanus sp.* was related to the specific characteristics of hydrographic regime in estuarine frontal zone. The distribution of *Cyclops sp.*, *Senecella siberica* and *Pseudocalanus sp.* was limited mainly by salinity, while other species inhabited the area with wide range of salinity values without clear preferences and the maximums of their abundance could be either consolidated or distanced in space. The populations of *J. tolli*, *D. bungei*, *Pseudocalanus sp.* were found only in deeper layers under pycnocline while the populations of *Cyclops sp.* and *M. oculata* inhabited the upper mixed layer. *L. macrurus* demonstrated different pattern of vertical distribution: in southern part of estuarine frontal zone the copepod undertook diel vertical migration, in northern part the population was concentrated below pycnocline during day and night hours. The difference in distribution of studied species reflected in differences in their feeding behavior and their role in phytoplankton grazing. The highest value of total zooplankton daily grazing impact on phytoplankton of 10–18% of biomass and 60–380% of primary production was estimated in the inner freshwater area and adjacent southern boundary of the estuarine frontal zone. Daily zooplankton consumption of phytoplankton in the estuarine frontal zone equaled 2–7% of biomass and 14% of primary production, in the inner shelf waters – less than 1% both in terms of phytoplankton biomass and production.