

УДК 574.523

ПИТАНИЕ, ПРОДУКЦИЯ ЯИЦ И ДЫХАНИЕ КРЫЛОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ *LIMACINA* В АРКТИЧЕСКИХ МОРЯХ

© 2017 г. А. Ф. Пастернак, А. В. Дриц, М. В. Флинт

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

e-mail: pasternakanna@hotmail.com

Поступила в редакцию 23.09.2016 г.

Исследовано питание, скорость продукции яиц и дыхания у доминирующего представителя крылоногих моллюсков *Limacina helicina* в российских арктических морях. Оценена скорость погружения фекальных пеллет и мертвых особей для выявления роли этих моллюсков в вертикальном потоке углерода. Показано, что скорость эколого-физиологических процессов у лимацин выше, чем у основных мезопланктонных потребителей фитопланктона — копепод. Содержание растительных пигментов в кишечнике лимацин (максимум — 3084 нг инд⁻¹) было на два порядка выше, чем у копепод, а плодовитость, даже в отсутствие питания, достигала 4000 яиц инд⁻¹ (при обычных для доминирующих копепод 350–450 яиц инд⁻¹ при избытке корма). Обнаружена необычайно тесная связь скорости питания птеропод с массой их тела, но не с концентрацией пищи. Скорость погружения пеллет, оцененная экспериментально, составила 270 м сут⁻¹, что выше, чем у большинства копепод. Скорость погружения мертвых моллюсков может составить более 2000 м сут⁻¹. По данным из литературы известно, что сброшенные птероподами слизистые ловчие сети погружались со скоростью от 80 до 1080 м сут⁻¹. Очевидно, что птероподы играют существенную роль в биогеохимических циклах, ускоряя седиментацию. Высокая скорость всех исследованных процессов предполагает, что роль лимацин в трофодинамике в местах их скопления может быть крайне высокой.

DOI: 10.7868/S0030157417010129

ВВЕДЕНИЕ

В пелагических сообществах высоких широт по численности и биомассе обычно преобладают копеподы, что убедительно продемонстрировано многими макромасштабными исследованиями [1, 22]. Копеподы, как правило, играют ведущую роль в выедании фитопланктона, седиментации и вторичной продукции. Однако, при рассмотрении распределения мезопланктона в мезомасштабе, в связи с особенностями изменения свойств пелагической среды на расстоянии от нескольких километров до нескольких десятков километров, часто выявляется доминирование других, “эфемерных”, групп организмов, которые локально в течение непродолжительного времени могут выедать значительную часть фитопланктона и существенно влиять на потоки вещества в планктонных сообществах. В арктических и антарктических морях довольно регулярно наблюдаются ситуации, когда роль основного потребителя фитопланктона переходит к пелагическим крылоногим моллюскам — птероподам [7, 8].

В последние годы птероподам, в частности, наиболее многочисленному и широко распространенному роду *Limacina*, посвящается все большее число исследований. Эти моллюски спо-

собны образовывать локальные скопления с высокой концентрацией [3], а из-за большой скорости потребления пищи [7, 8] их роль в выедании взвеси и в потоках органического вещества может в таких скоплениях превышать роль копепод [2]. Вторая причина повышенного интереса исследователей к экологии и физиологии раковинных птеропод — возможные изменения в их развитии под воздействием потепления климата и прогнозируемого уменьшения рН морской воды. Большинство современных исследований посвящены последнему вопросу [11, 27], в то время, как о жизненном цикле и эколого-физиологических характеристиках птеропод известно крайне мало.

Лимацины питаются, выпуская слизистую ловчую сеть [17]. Молодь потребляет в основном фитопланктон, однако может использовать и другие взвешенные частицы (например, науплий, инфузорий) подходящего размера [23]. Более крупные *Limacina helicina* считаются всеядными [18], впрочем, и молодь способна переходить с преимущественно растительной пищи на всеядный при низкой концентрации фитопланктона [15]. Моллюски откладывают яйца в слизистых тяжах, что было описано как для *L. helicina* [24, 32], так и для близкородственного вида *L. retroversa* [25]. Немногочисленные оценки сви-

детельствуют о высокой плодовитости птеропод [24, 32], при этом суточная скорость продукции яиц не исследовалась.

Производимые лимацинами фекальные пеллеты и сброшенные ловчие сети с налипшими на них частицами ускоряют перенос органического вещества в глубину [28, 30]. Существенную роль в вертикальном потоке углерода в пелагических экосистемах могут играть раковины отмерших птеропод [6, 35].

Для количественных оценок потоков энергии в разных пространственно-временных масштабах необходимы сведения о питании, дыхании, продукции яиц и скорости погружения продуктов жизнедеятельности птеропод. Для арктических сообществ есть лишь отрывочные сведения о составе пищи [17, 23], скорости питания молоди [2], составе и содержании липидов в теле лимацин [15].

В основные задачи нашей работы входило:

- исследовать характеристики питания лимацин (*Limacina helicina*) разного размера;
- измерить скорость дыхания птеропод;
- оценить скорость погружения фекальных пеллет и мертвых моллюсков;
- оценить скорость продукции яиц у лимацин.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал собран в нескольких рейсах в Карское море: 59- и 63-й рейсы НИС “Академик Мстислав Келдыш” (сентябрь 2011 г. и сентябрь–октябрь 2015 г.), рейсы 125-, 128- и 129-й НИС “Профессор Штокман” (сентябрь 2013 г., август и сентябрь 2014 г. и октябрь 2014 г., соответственно). Положение станций, где были отобраны птероподы, показано на рис. 1. Основные исследования были выполнены на *Limacina helicina* в Карском море и море Лаптевых. Три станции с анализом трофических и продукционных характеристик *Limacina retroversa* были выполнены в Баренцевом море.

Пробы для экспериментов были собраны планктонной сетью Джеди 37/50 (ячея фильтрующего конуса 180 мкм) из верхнего слоя водной толщи – 0–20 м или 0–50 м. У отобранных лимацин измеряли диаметр раковины. Питание исследовалось у моллюсков во всем встреченном размерном диапазоне, остальные оценки получены для взрослых животных размером >3.5 мм. Вес животных рассчитывался по формуле:

$$DW = 0.257 D^{2.141}, \text{ полученной для } L. helicina [15],$$

где DW – сухой вес, мг инд⁻¹, D – диаметр раковины, мм.

Состав пищи лимацин оценивали при анализе содержимого свежевыделенных фекальных пеллет под микроскопом.

Интенсивность питания оценивали флуоресцентным методом по содержанию растительных пигментов (хл “а” и фео пигментов) в кишечнике и времени переваривания пищи [26]. Чтобы предотвратить выделение пищи из кишечника, животных немедленно после отбора проб наркотизировали насыщенной углекислым газом фильтрованной морской водой. Обездвиженных животных под бинокляром сортировали по размеру раковины и помещали в 90% ацетон для экстракции фитопигментов. Для каждого анализа отбирали 15–30 моллюсков с диаметром раковины меньше 0.6 мм, и 1–7 моллюсков большего размера. Экстракцию проводили при температуре 7°C в течение 24 часов. Количество пигментов определяли по методике [34].

$$Chl-a = k(Fb - Fa)(V_{экстр}/n),$$

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

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 [5]:

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

Для оценки времени переваривания пищи выловленных из моря моллюсков помещали в экспериментальные сосуды объемом 50–100 мл, которые каждые 5 минут просматривались под бинокляром. Отмечалось время выхода первых трех фекальных пеллет. Получали средний интервал между выходом двух последовательных пеллет, t. Затем измерялась флуоресценция пеллет и оставшаяся флуоресценция моллюска. Время переваривания T определялось как:

$$T = Fl_{tot}/Fl_{pel}t,$$

где Fl_{tot} – суммарная содержание растительных пигментов в моллюске и выделенных им пеллетах, а Fl_{pel} – содержание пигментов в пеллетах.

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

$$I = G \times 24/T.$$

Продукция яиц. Для определения скорости продукции яиц взрослые моллюски *L. helicina* размером 4–4.5 мм помещались по одному в сосуды объемом 30–50 мл с фильтрованной морской водой. Лимацин содержали в темноте при температуре 4–5°C. Наличие кладок и число яиц в них отмечали дважды в сутки, утром и вечером. В течение 2 суток после поимки оценивалась скорость продукции яиц у 15 особей *L. helicina* и, для сравнения, у 17 особей *L. retroversa* размером 1.3–2 мм. Предварительные данные об общей пло-

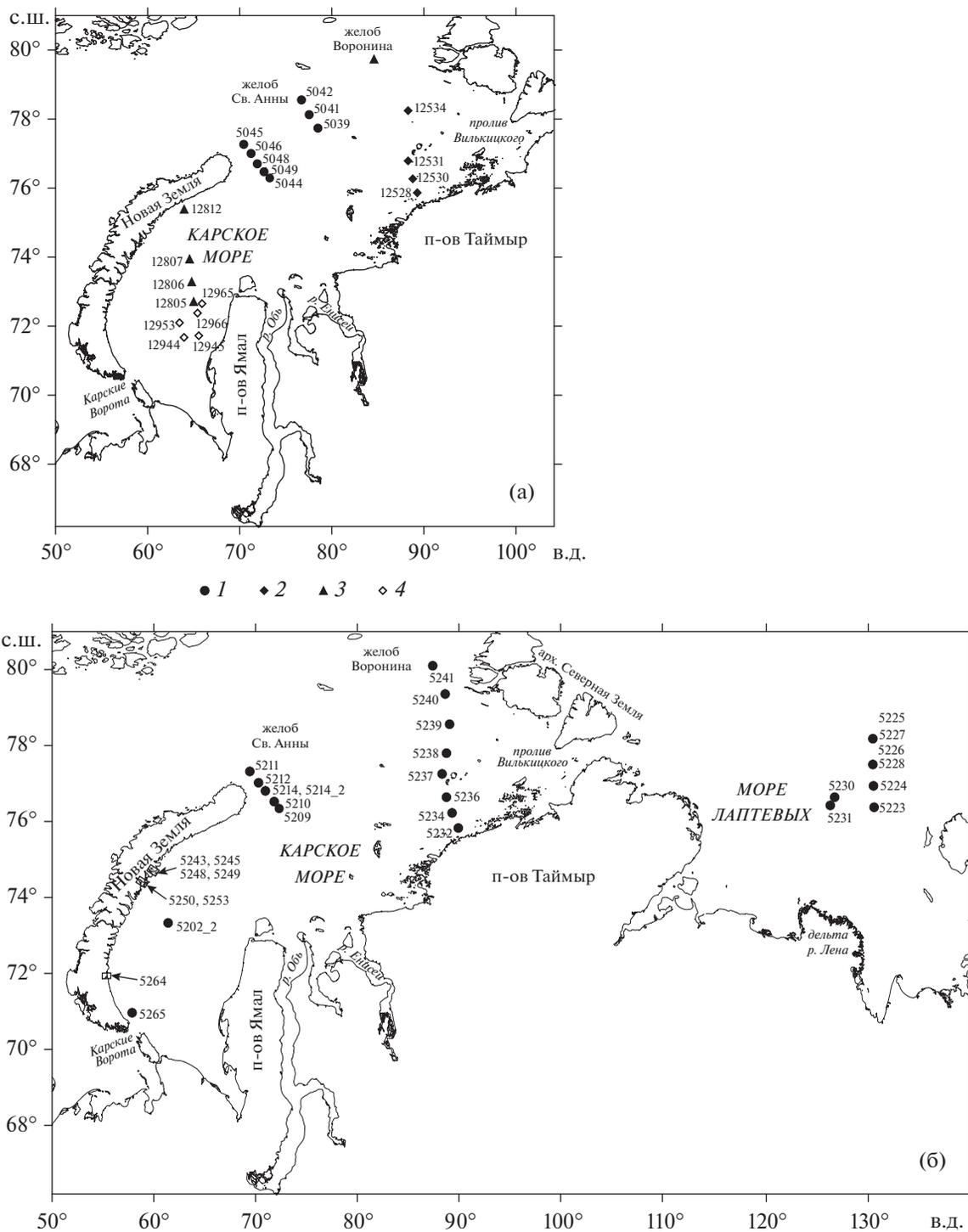


Рис. 1. Положение станций, где проводились исследования лимацин. (а): 1 – станции 59-го рейса НИС “Академик Мстислав Келдыш” (2011 г.), 2 – станции 125-го рейса НИС “Профессор Штокман” (2013 г.), 3 – станции 128-го рейса НИС “Профессор Штокман” (2014 г.), 4 – станции 129-го рейса НИС “Профессор Штокман” (2014 г.); на (б): 1 – станции 63-го рейса НИС “Академик Мстислав Келдыш” (2015 г.).

витости *L. helicina* получили при длительном (16 дней) содержании двух самок в сосудах объемом 50 мл. Ежедневно моллюсков переносили в свежую воду.

Скорость оседания фекальных пеллет и мертвых лимацин определялась при их погружении в биологическом цилиндре высотой 25 см и объемом 1 л, заполненном доверху профильтрован-



Рис. 2. Внешний вид фекальной пеллеты *Limacina helicina*. Цена маленького деления линейки 0.04 мм.

ной морской водой при температуре 5–6°C. Осторожно помещали пеллеты или раковины в поверхностный слой и отмечали время, в течение которого они преодолевали расстояние от верх-

Идентифицированные пищевые частицы в фекальных пеллетах

Пищевая частица	Размер	Частота встречаемости
Мелкие жгутиковые (<i>Micromonas</i> sp.?)	2 мкм	+++
<i>Archaeomonas</i> sp.	6–12 мкм	++
<i>Actinocyclus</i> sp.	30 мкм	+
<i>Chaetoceros socialis</i>	2–14 мкм	++
<i>Prorocentrum</i> sp.	25–35 мкм	+
<i>Rhizosolenia setigera</i>	30 мкм	++
<i>Thalassionema</i> sp.	50–60 мкм	+++
<i>Thalassionema nitzschioides</i>	40–100 мкм	++
<i>Thalassiosira</i> sp.	20–30 мкм	+++
<i>Ceratium arcticum</i>	200–300 мкм (тело 50–60 мкм)	++
<i>Dinophysis acuminata</i>	30–50 мкм	+
<i>Dinophysis rotundata</i>	35–60 мкм	++
<i>Heterocapsa</i> sp.	20 мкм	+
<i>Protoperdinium</i> sp.	20–30 мкм	+
<i>Dicthyocha speculum</i>	20–30 мкм	++
Цисты	5–10 мкм	++
Tintinnida	38–220 мкм	++
<i>Acanthostomella</i> sp.	30–40 мкм	++
<i>Parafavella denticulata</i>	130 мкм	++
Мандибула копеподы	70 × 30 мкм	1

Примечание. Индексы встречаемости объектов: + – встречено в 1–25% случаев; ++ – встречено в 26–50% случаев; +++ – встречено в более чем 50% случаев. Оценка на основе просмотра 20 фекальных пеллет. Единичное нахождение отмечено цифрой “1”.

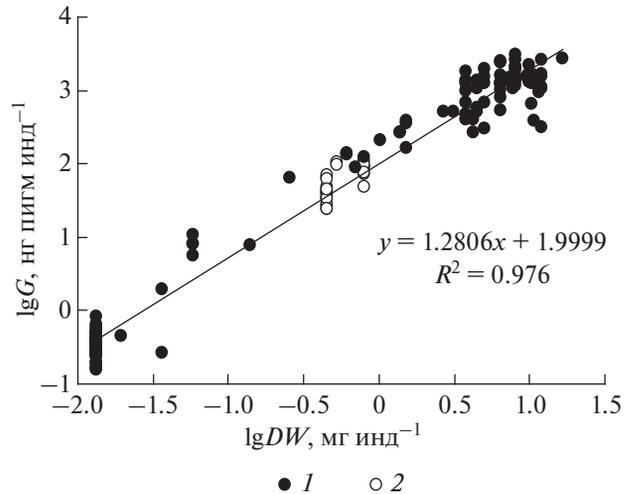


Рис. 3. Зависимость содержания растительных пигментов (нг хл “а” инд⁻¹) в кишечнике от сухого веса лимацин (мг инд⁻¹). 1 – *L. helicina*, 2 – *L. retroversa*.

ней отметки до дна. Выполнено 15 измерений скорости погружения пеллет и 5 измерений скорости погружения самих моллюсков.

Скорость дыхания лимацин с диаметром раковины 3.5–4.5 мм определялась в инкубационных экспериментах при температуре 6°C. Птеропод помещали индивидуально в сосуды объемом 30–40 мл. Содержание кислорода в начале и конце эксперимента, который продолжался 20 часов, определялось методом Винклера. Всего было поставлено 5 экспериментов с лимацинами при 3 контрольных (без животных) сосудах.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Остатки разнообразной, преимущественно растительной, пищи были обнаружены в фекальных пеллетах лимацин из Карского, Баренцева морей и моря Лаптевых (таблица). Регулярно встречались тинтинниды, но более крупных жертв не было обнаружено, лишь однажды встречена мандибула копеподы. Размер потребляемых частиц изменялся от 2 до ~220 микрон. Внешний вид фекальной пеллеты *L. helicina* приведен на рис. 2.

Скорость питания. Размер (диаметр раковины) лимацин изменялся в диапазоне от 0.25 до 5.9 мм, а содержание растительных пигментов в кишечнике – от 0.14 до 3084 нг хл “а” инд⁻¹. Получена высокая корреляция между содержанием пигментов в кишечнике и весом моллюсков (рис. 3, $R^2 = 0.976$, $p < 0.0001$). Для сравнения на эту зависимость положены наши данные, полученные в 129-м рейсе НИС “Профессор Штокман” в Баренцевом море для другого вида лимацин, *L. retroversa*. Добавление этих данных не изменило полученную зависимость. Содержание пигментов в кишечнике может зависеть от концентрации хло-

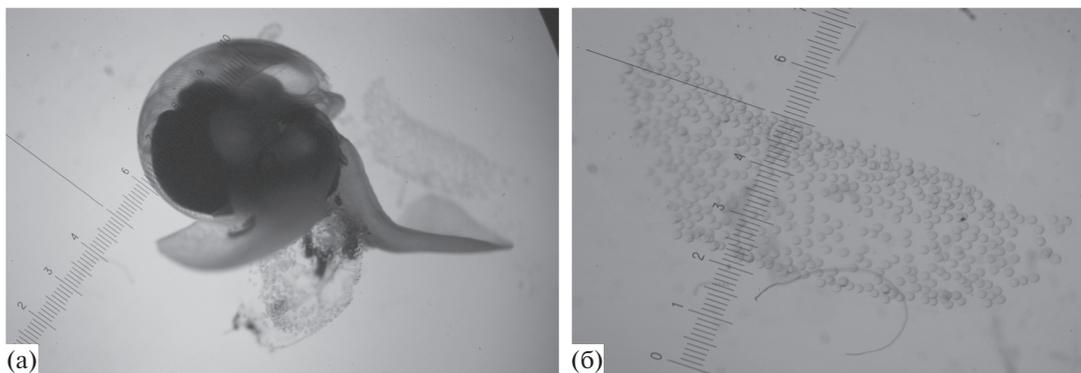


Рис. 4. Самка *Limacina helicina*, откладывающая яйца (а), кладка *L. helicina* (б). Цена маленького деления линейки на (а) – 1 мм, на (б) – 0.1 мм.

рофилла в среде, однако в наших исследованиях в том слое воды, где были собраны птероподы, она менялась не сильно: от 0.12 до 1.35 мг л⁻¹. Множественная регрессия показала, что при высокой зависимости от веса ($\beta = 0.91, p < 0.0000$) связи с концентрацией хлорофилла в среде не было ($\beta = 0.06, p = 0.09$).

Время переваривания пищи у лимацин с диаметром раковины 4.5–5.5 мм в среднем составило 14.4 ± 4.9 час, а у лимацин с диаметром раковины 1.3–1.6 мм – 8.7 ± 0.5 час. С учетом содержания пигментов и времени переваривания каждая особь лимацины, в зависимости от размера, потребляла от 161 до 5149 нг хл “а” сут⁻¹.

Продукция яиц. Яйца *L. helicina* как и у *L. retroversa* заключены в слизистый кокон (рис. 4). В кладке *L. helicina* обычно содержалось 120–350 яиц диаметром около 100 мкм, причем обычно самки откладывали 1 или 2 кладки в сутки. Средняя скорость откладки яиц особями *L. helicina* размером 4–4.5 мм составила 380 ± 142.4 яиц инд⁻¹ сут⁻¹, а самками *L. retroversa* размером 1.3–2 мм – 74.8 ± 39.7 яиц инд⁻¹ сут⁻¹. Длительное (16 дней) наблюдение за откладкой яиц *L. helicina* показало, что даже в отсутствие питания каждая самка отложила около 4000 яиц. Скорость продукции яиц снижалась (рис. 5) за счет уменьшения размера кладок, скорее всего, из-за нехватки энергии, но одна из самок продолжала кладки вплоть до конца эксперимента (16 сут). Таким образом, каждая особь в отсутствие питания способна отложить не менее, а скорее, более 4000 яиц. Появление велигеров было отмечено на 7-й день.

Потребление кислорода птероподами с диаметром раковины 3.5–4.5 мм составило 220.25 ± 87.88 мкл инд⁻¹ сут⁻¹.

Скорости оседания фекальных пеллет и мертвых особей *L. helicina*, измеренные в лаборатории, зависят от объема/веса пеллет ($R_S = 0.70, p = 0.004$) и моллюсков ($R_S = 0.90, p = 0.037$). Связь

между скоростью погружения пеллет и их объемом описывалась линейной зависимостью ($y = 11.28 + 0.08x, R^2 = 0.50, n = 15$, рис. 6). Связь между скоростью погружения и весом мертвых мол-

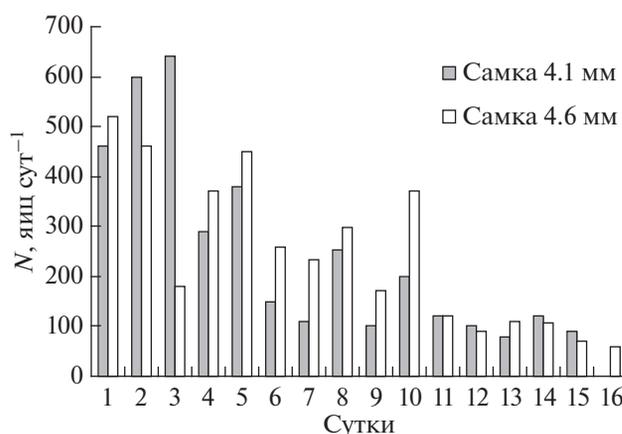


Рис. 5. Динамика откладки яиц двумя самками *Limacina helicina* при длительном содержании в лаборатории без пищи.

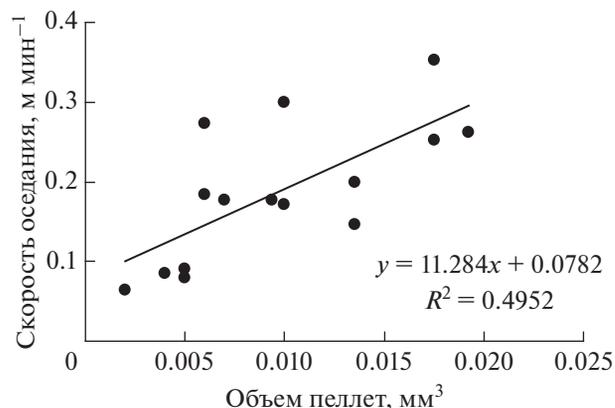


Рис. 6. Зависимость скорости оседания пеллет *Limacina helicina* от их объема.

люсков также носила линейный характер ($y = 0.05 + 1.22$, $R^2 = 0.74$, $n = 5$, однако из-за малого числа повторностей и небольшого диапазона весов рисунок не приведен). Скорость погружения пеллет в исследованном диапазоне объема (от 0.001 до 0.02 мм³) изменялась от 0.08 до 0.35 м мин⁻¹, а мертвых моллюсков — от 1.3 до 1.9 м мин⁻¹ (при весе от 5 до 15 мг).

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные эколого-физиологические характеристики *L. helicina* дают основание полагать, что скорость основных исследованных процессов у этих птеропод высока и может быть выше, чем у основных мезопланктонных потребителей фитопланктона в Арктике. Всеядность, высокая скорость потребления пищи и размножения, быстрая седиментация погубших моллюсков и их фекальных пеллет позволяют считать лимацин одним из основных элементов в потоке вещества в пелагиали в ситуации, когда их численность оказывается значительной.

Результаты исследования содержимого фекальных пеллет в целом подтверждают полученные ранее данные о всеядности лимацин [17, 23]. Форма пеллет, выделенных лимацинами в экспериментальных сосудах, сильно отличалась от описанных для антарктической лимацины [28]. Мы также не обнаружили столь высокой доли животной пищи, которую отметили Гилмер и Харбизон [17]. В этой работе авторы оценили долю животной пищи в 50%, причем эта пища состояла из тинтинид, мелких копепод и молодых самой *L. helicina*. В нашем исследовании тинтиниды также встречались часто, но остатки копепод были встречены в единственном случае, а собственная молодь вида не встречена ни разу. Авторы процитированной статьи полагают, что переход к преимущественному потреблению подвижной животной пищи происходит у крупных лимацин после окончания цветения, когда фитопланктона становится меньше. Но и в наших экспедициях цветения не было, и концентрация хлорофилла, как показателя обилия фитопланктона, в верхнем слое моря была невысока, обычно менее 1 мг хл “а” м⁻³. Кроме того, в наших сборах крупные взрослые особи и молодь не встречались одновременно; может быть, поэтому молодь лимацин и не была обнаружена в составе пищи крупных особей. Возможно, что причины различий наших данных и результатов [17] кроются в более крупных размерах особей — от 5 до 13 мм диаметром, которые анализировали упомянутые авторы, ином сезоне сбора материала (середина лета) и региональной специфике питания лимацин (Баренцево и Гренландское море). Обилие ранних стадий развития копепод и птеропод в се-

редине лета могло облегчить крупным птероподам благоприятные условия для питания этими объектами.

Содержание растительных пигментов в кишечнике лимацин было высоким (максимум — 3084 нг инд⁻¹), на два порядка выше, чем у остальных доминирующих планктонов. Так, среди копепод максимальные значения были обнаружены нами у *Metridia longa* (до 39.3 нг инд⁻¹) и *Calanus glacialis* CV (до 24.4 нг инд⁻¹). Среди остальных планктонных животных наполнение кишечника было значительным лишь у личинок Decapoda (22.6 нг инд⁻¹) (наши неопубликованные данные). Однако, наши эксперименты показали, что лимацины переваривают пищу гораздо дольше (от 8 до 14.5 ч), чем копеподы (0.7–1.5 ч) [33], поэтому суточное потребление пищи лимацинами и крупными копеподами различается не так резко, как содержание пищи в кишечнике, а “всего лишь” на порядок. Длительное время переваривания пищи арктическими лимацинами отмечалось и другими исследователями. Так, не менее 10 часов требовалось *L. helicina* для освобождения кишечника по данным [17], и около 13 часов по данным [12]. Обращает на себя внимание огромная разница в оценке времени прохождения пищи через кишечник между приведенными выше величинами и полученными для *L. retro-versa* из субантарктики — 45 минут [9] или 2 часа [31]. Авторы применяли другой метод оценки времени прохождения пищи через кишечник — по убыли пигментов в животных, помещенных в фильтрованную воду [14]. Однако вряд ли разница в методах могла привести к столь значительным различиям. Ранее тот же описанный выше подход был применен к *L. helicina* из Карского моря, и время прохождения пищи через кишечник было оценено в 19 часов [2], то есть достаточно близко к нашим оценкам. Остается предположить, что у близкородственных видов птеропод из разных районов Мирового океана этот показатель может существенно различаться. К числу причин, которые определяют эти различия, может относиться и разный размер потребителей, и разный состав и концентрация пищи. В наших экспериментах время прохождения пищи у мелких лимацин (1.3–1.6 мм) было почти в два раза меньше, чем у более крупных (4.5–5.5 мм). Размер лимацин в работе [9] точно не указан, сказано лишь, что это были “среднего размера” моллюски (в соответствии с авторской классификацией, от 0.5 до 1.5 мм). Величины суточного потребления, полученные нами и приведенные в работе [9] близки — до 5104 нг инд⁻¹ сут⁻¹ и средняя оценка в 4245 нг инд⁻¹ сут⁻¹, соответственно.

Обращает на себя внимание очень тесная связь между потреблением пищи и весом птеропод, с одной стороны, и отсутствие зависимости между

потреблением и концентрацией пищи. Это может говорить о двух обстоятельствах. Даже при невысокой концентрации, наблюдаемой в наших исследованиях, моллюски были способны питаться со скоростью, близкой к максимальной, иначе разброс в наполнении кишечника у моллюсков одного веса был бы выражен гораздо сильнее, и связь потребления пищи с размером/весом тела не была бы столь тесной. Второе обстоятельство связано с тем, что, вероятно, даже при дробном по вертикали отборе проб на хлорофилл (каждые 10–15 м, а иногда и чаще), и последующем интегрировании полученных данных на слой, из которого отбирали лимацин, полученные величины не обеспечивают адекватной оценки условий питания в природе. Можно предположить, что лимацины находят узкие слои с наиболее высокой концентрацией пищи, где и питаются с максимальной скоростью.

Пересчитав величину рациона в единицы углерода с использованием часто используемого соотношения $C_{орг} : \text{хл "а"} = 50$, и конвертировав потребление кислорода также в единицы $C_{орг}$, мы получили, что на метаболизм моллюски тратили 60–70% энергии, поступавшей с пищей. Таким образом, на рост и продукцию яиц у них еще осталось 30–40%.

Скорость продукции яиц и плодовитость *L. helicina*, даже в отсутствие питания, необычайно высока. Около 4000 яиц было отложено каждой самкой в отсутствие питания за две недели. Еще более высокие величины плодовитости (около 6000 яиц) были получены для *L. helicina*, собранных в северной части пролива Дэвиса [24]. Эти различия в оценках плодовитости могут быть связаны со способом подсчета яиц. Авторы [24] непосредственно учитывали число яиц только в первых пяти кладках, далее измеряли площадь кладок и умножали на среднее число яиц в кладке, что может привести к некоторой ошибке. Однако более вероятной причиной отмеченного различия следует считать более крупный размер самок, которые были использованы в экспериментах в районе пролива Дэвиса. Диаметр их раковины составлял от 6 до 10 мм, в то время как моллюски, использованные нами для оценки продукции яиц и плодовитости, были заметно мельче (4–4.5 мм). Возможно, гораздо более низкие оценки, полученные в настоящей работе для суточной скорости продукции яиц у *L. retroversa* – 75 яиц сут⁻¹, по сравнению с данными [24] – 260 яиц сут⁻¹, в значительной мере связаны с размером животных. Мы использовали в экспериментах животных с размером раковины 1.3–2 мм, а авторы [24] – лимацин размером 1.8–2 мм.

Плодовитость *L. helicina* может значительно превышать таковую у копепод, откладывающих яйца в воду, которая составляет 100–800 яиц за

жизнь [29]. Правда, при длительном содержании в лаборатории в условиях избытка пищи для некоторых копепод были получены крайне высокие значения: до 3800 яиц у *Calanus glacialis* [13] и до 1247 яиц у *C. glacialis* [19]. Следует подчеркнуть, что это максимальные значения, полученные при постоянном питании за всю жизнь. Средние же значения у этих копепод в тех же условиях составили 450 и 340 яиц, соответственно.

Известно, что птероподы играют существенную роль в биогеохимических циклах, ускоряя седиментацию, особенно за счет быстро погружающихся погибших моллюсков, имеющих арагонитовую раковину, но также их фекальных пеллет и слизистых сетей, на которые налипают взвешенные в воде частицы [11, 16, 20]. Скорость погружения пеллет лимацин, оцененная нами в 0.188 ± 0.087 м мин⁻¹, т.е. 270 м сут⁻¹, несколько ниже полученной для птероподы *Corolla spectabilis* – 440–1800 м сут⁻¹ [10], но при этом выше, чем у большинства копепод [21]. По данным [30], сброшенные птероподами слизистые ловчие сети погружались со скоростью от 80 до 1080 (в среднем, 301) м сут⁻¹. Скорость погружения мертвых моллюсков, по нашим оценкам, может составить более 2000 м сут⁻¹. Очевидно, что в арктических морях к концу сезонного популяционного цикла отмершие птероподы в местах массовых скоплений, где их биомасса достигает 20–45 г/м², а вклад в суммарную биомассу мезопланктона превышает 50–70% [3], вносят основной вклад в вертикальный поток органического вещества [4, 11, 16, 35].

Таким образом, наши исследования показали, что в эпиконтинентальных арктических морях *L. helicina* не только являются весьма эффективными потребителями взвешенных частиц (фитопланктона), но и производят громадное число потомства, при этом размножение и объем потребляемой пищи хорошо синхронизованы. Необычайно тесная связь наполненности кишечника лимацин с массой их тела, полученная на полевом материале, разительно отличается от соответствующих зависимостей, обычно получаемых для копепод. Изменчивость показателей скорости питания среди копепод гораздо выше. Это предполагает, что вклад копепод и птеропод в трофодинамику планктона принципиально различен: жизнедеятельность птеропод в плотных локальных скоплениях в гораздо более высокой степени синхронизована, чем в популяциях копепод. Птероподы, при высокой скорости питания, размножения и значительной роли в осаждении органического вещества, вносят существенный вклад в локальную мезомасштабную трофодинамику планктонных сообществ. Оценки роли птеропод в потоках вещества в масштабе экосистемы бассейна в целом, требует знаний пространствен-

ных характеристик и частоты встречаемости скоплений этих пелагических моллюсков.

Экспедиционные и полевые работы выполнены при поддержке РФФ (проект № 14-17-00681) и РФФИ (проект № 14-05-05003Кар_а). Экспериментальные работы по оценке скорости питания и анализ результатов поддержаны РФФИ (проект № 16-04-00064), эксперименты по скорости погружения и плодовитости (проект № 16-05-00037).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Воронина Н.М. Экосистемы пелагиали южного океана М.: Наука, 1984. 206 с.
2. Дриц А.В., Арашкевич Е.Г., Никишина А.Б. и др. Роль массовых видов мезозoopлankтона в выедании фитоплankтона в северных районах Карского моря в осенний сезон // Океанология. 2015. Т. 55. № 4. С. 656–667.
3. Флинт М.В., Поярков С.Г., Тимонин А.Г. и др. Структура мезоплankтонного сообщества в области континентального склона желоба Святой Анны (Карское море) // Океанология. 2015. Т. 55. № 4. С. 643–655.
4. Accornero A., Manno C., Esposito F. et al. The vertical flux of particulate matter in the polynya of Terra Nova Bay // Part II. Biological components. Antarct. Sci. 2003. V. 15. P. 175–188.
5. Båmstedt 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.
6. Bednaršek N., Tarling G.A., Fielding S. et al. Population dynamics and biogeochemical significance of *Limacina helicina antarctica* in the Scotia Sea (Southern Ocean) // Deep-Sea Res. II. 2012. V. 59–60. P. 105–116.
7. Bernard K.S. The role of the euthecosome pteropod, *Limacina retroversa*, in the Polar Frontal Zone, Southern Ocean. PhD thesis, Rhodes University. 2006. 196 p.
8. Bernard K.S., Froneman P.W. Trophodynamics of selected mesozooplankton in the west-Indian sector of the Polar Frontal Zone, Southern Ocean // Polar Biol. 2005. V. 28. P. 594–606.
9. Bernard K.S., Froneman P.W. The sub-Antarctic euthecosome pteropod, *Limacina retroversa*: Distribution patterns and trophic role // Deep-Sea Res. I. 2009. V. 56. P. 582–598.
10. Bruland K.W., Silver M.W. Sinking rates of faecal pellets from gelatinous zooplankton (salps, pteropods, doliolids) // Marine Biology. 1981. V. 63. P. 295–300.
11. Collier R., Dymond J., Honjo S.M. et al. The vertical flux of biogenic and lithogenic material in the Ross Sea: moored sediment trap observations 1996–1998 // Deep-Sea Res. II. 2000. V. 47. P. 3491–3520.
12. Comeau S., Jeffree R., Teyssié J.-L. et al. Response of the Arctic pteropod *Limacina helicina* to projected future environmental conditions // PLoS ONE. 2010. V. 5(6). e11362. doi 10.1371/journal.pone.0011362
13. Conover R.J. Reproductive cycle, early development, and fecundity in laboratory populations of the copepod *Calanus hyperboreus* // Crustaceana. 1967. V. 13. P. 61–72.
14. Dam H.G., Peterson W.T. The effect of temperature on the gut clearance rate constant of planktonic copepods // J. Experimental Marine Biology and Ecology. 1988. V. 123. P. 1–14.
15. Gannefors C., Böer M., Kattner G. et al. The Arctic sea butterfly *Limacina helicina*: lipids and life strategy // Marine Biology. 2005. V. 147. P. 169–177.
16. Gardner W.D., Richardson M.J., Smith W.O. Seasonal patterns of water column particulate organic carbon and fluxes in the Ross Sea, Antarctica // Deep-Sea Res. II. 2000. V. 47. P. 3423–3449.
17. Gilmer R.W., Harbison G.R. Morphology and field behavior of pteropod molluscs: feeding methods in the families Cavoliniidae, Limacinidae and Peraclididae (Gastropoda: Thecosomata) // Marine Biology. 1986. V. 91. P. 47–57.
18. Gilmer R.W., Harbison G.R. Diet of *Limacina helicina* (Gastropoda: Thecosomata) in Arctic waters in mid-summer // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1991. V. 77. P. 125–134
19. Hirche H.-J. Egg production in the Arctic copepod *Calanus glacialis*: laboratory experiments // Mar Biol. 1989. V. 103. P. 311–318.
20. Howard W.R., Roberts D., Moy A.D. et al. Distribution, abundance and seasonal flux of pteropods in the Sub-Antarctic zone // Deep-Sea Res. II. 2011. V. 58. P. 2293–2300.
21. Komar P.D., Morse A.P., Small L.F. et al. An analysis of sinking rates of natural copepod and euphausiid fecal pellets // Limnol. Oceanogr. 1981. V. 26. P. 172–180.
22. Kosobokova K.N., Hopcroft R.R. Diversity and vertical distribution of mesozooplankton in the Arctic's Canada Basin // Deep-Sea Res. II. 2010. V. 57. P. 96–110.
23. Lalli C.M., Gilmer R.W. Pelagic Snails: The biology of holoplanktonic gastropod mollusks. California, USA: Stanford University Press, 1989. 259 p.
24. Lalli C.M., Wells F.E. Reproduction in the genus *Limacina* (Opisthobranchia: Thecosomata) // J. Zool. London, 1978. V. 186. P. 95–108.
25. Lebour M. V. *Limacina retroversa* in Plymouth waters // J. Mar. Biol. Ass. U.K. 1932. V. 18. P. 123–129.
26. 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.
27. Mackas D.L., Galbraith M.D. Pteropod time-series from the NE Pacific // ICES J. of Marine Science. 2012. V. 69. № 3. P. 448–459. doi 10.1093/icesjms/fsr163
28. Manno C., Tirelli V., Accornero A. et al. Importance of the contribution of *Limacina helicina* faecal pellets to the carbon pump in Terra Nova Bay (Antarctica) // J. of Plankton Res. 2010. V. 32. № 2. P. 145–152.
29. Mauchline J. The biology of calanoid copepods. San Diego, USA: Academic Press, 1998. 707 p

30. *Noji T., Ulrich V., Bathmann U.V., von Bodungen B. et al.* Clearance of picoplankton-sized particles and formation of rapidly sinking aggregates by the pteropod, *Limacina retroversa* // J. of Plankton Res. 1997. V.19. №.7. P. 863–875.
31. *Pakhomov E.A., Perissinotto R.* Mesozooplankton community structure and grazing impact in the region of the Subtropical Convergence south of Africa // J. of Plankton Res. 1997. V. 19. P. 675–691.
32. *Paranjape M.A.* The egg mass and veligers of *Limacina helicina* Phipps // Veliger. 1968. V. 10. P. 322–326.
33. *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.
34. *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.
35. *Tsurumi M., Mackas D.L., Whitney F.A. et al.* Pteropods, eddies, carbon flux, and climate variability in the Alaska Gyre // Deep-Sea Res. II. 2005. V. 52. P. 1037–1053.

Feeding, Egg Production and Respiration Rate of Pteropods *Limacina* in the Arctic Seas

A. F. Pasternak, A. V. Drits, M. V. Flint

Feeding, egg production and respiration rate of dominating pteropods *Limacina helicina* were studied in Russian Arctic seas. Sinking rate of fecal pellets and dead individuals were measured to estimate their role in carbon vertical flux. It was shown that the rate of eco-physiological processes in the pteropods is higher than that in copepods – the main consumers of phytoplankton. The pigment content in *Limacina* guts (3084 ng ind⁻¹ as a maximum) was two orders of magnitude higher than in copepods. Egg production rate in *Limacina* even in a lack of food reached 4000 egg ind⁻¹ while for dominating Copepods 350–450 egg ind⁻¹ was typical even in condition when food was ad libitum. Well pronounced correlation between feeding rate and individual body weight but not with food concentration was revealed for *Limacina*. Sinking rate of *Limacina* fecal pellets estimated experimentally was 270 m day⁻¹ what was higher than that of the most of copepods. Descending rate of dead copepods may reach 2000 m day⁻¹. According of published data mucous net traps were descending at a rate of 80 to 1080 m day⁻¹. Evidently Pteropods accelerating sedimentation and play a significant role in biogeochemical cycles. High rate of all investigated physiological processes suggests important role of *Limacina* in plankton communities trophodynamics in the places of their dense aggregations.