

УДК 551.465

ПИТАНИЕ МАССОВЫХ ВИДОВ РАСТИТЕЛЬНОВАЯДНОГО ПЛАНКТОНА ЧЕРНОГО МОРЯ И ИХ РОЛЬ В ПОТРЕБЛЕНИИ КОККОЛИТОФОРИД

© 2017 г. А. Б. Амелина¹, В. М. Сергеева¹, Е. Г. Арашкевич¹, А. В. Дриц¹,
Н. Е. Луппова², К. А. Соловьев¹

¹ Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва, Россия

² Южное отделение Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Геленджик, Россия
e-mail: Anastasia.nikishina@gmail.com

Поступила в редакцию 10.12.2015 г.

Исследовано питание массовых видов растительновоядного планктона в разные периоды развития кокколитофорид в Северо-Восточной части Черного моря – от начальной стадии (март 2009 г.) до массового цветения (июнь 2011 г. и май 2013 г.).

Впервые для Черного моря получены оценки роли кокколитофорид как источника пищи для копепод *Calanus euxinus*, *Acartia clausi* и *Pseudocalanus elongatus*, гетеротрофной динофлагелляты *Noctiluca scintillans* и аппендикулярии *Oikopleura dioica*. Доля кокколитофорид в рационах копепод во все периоды наблюдений была низкой – от 0.2 до 13% от общего рациона в углероде. В рационе *N. scintillans* их доля составляла от 17 до 100%. Полученные данные свидетельствуют о том, что развитие кокколитофорид создает более благополучные пищевые условия для тонких фильтраторов, таких как *N. scintillans* и *O. dioica*, чем для копепод. Суточное выедание кокколитофорид зоопланктоном в разные периоды изменялось от 0.7 до 39.4% биомассы. Наибольший вклад в потребление кокколитофорид вносили популяции *N. scintillans* и *O. dioica* – до 26 и 23% биомассы кокколитофорид, соответственно.

DOI: 10.7868/S0030157417060053

ВВЕДЕНИЕ

Традиционно принято считать, что основу рациона планктонных фитофагов составляют диатомовые водоросли, и развитие массовых видов растительновоядного зоопланктона приурочено к весеннему “цветению” фитопланктона [22, 27]. Однако в разных районах Мирового океана часто наблюдаются вспышки “цветения” недиатомового фитопланктона [20, 34], что влечет за собой изменение трофических условий для растительновоядного планктона. Одной из таких групп недиатомового фитопланктона являются кокколитофориды. В Черном море за последние десятилетия кокколитофориды стали постоянной и зачастую доминирующей группой фитоцены. Они могут формировать массовые скопления с концентрацией до нескольких миллионов клеток в литре на 40–60% акватории Черного моря [14, 29]. Их доля в общей биомассе фитопланктона может достигать 84% [4, 9]. Это указывает на то, что кокколитофориды в периоды их массового развития могут служить важным источником пищи для растительновоядных организмов. Однако количественных оценок потребления кокколитофорид растительновоядным зоопланктоном в Черном море нет, и пути трансформации новообразованного кокколитофоридами вещества и его включение в трофические планктонные сети остаются для

этого бассейна малоизученными. Целью нашей работы было изучение питания массовых видов растительновоядного зоопланктона (копепод *Calanus euxinus*, *Acartia clausi*, *Pseudocalanus elongatus*, аппендикулярии *Oikopleura dioica* и гетеротрофной динофлагелляты *Noctiluca scintillans*) в периоды, когда значительная часть биомассы фитопланктона представлена кокколитофоридами. В наши задачи входило исследование состава пищи, определение роли кокколитофорид как источника пищи массовых видов планктонных фитофагов в Черном море, а также оценка выедания зоопланктоном кокколитофорид и фитопланктона в целом.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал для исследований был собран в 100-м рейсе НИС “Профессор Штокман” в марте 2009 г. и в рейсах МНИС “Ашамба” в декабре 2010 г., в июне 2011 г. и в мае 2013 г. в северо-восточной части Черного моря (табл. 1). Отбор проб проводили в слое наиболее активного потребления фитопланктона зоопланктоном. Далее мы будем условно называть этот слой слоем трофической активности (СТА). Согласно [7, 10] это верхний слой, в котором сосредоточена большая часть фитопланктона. Протяженность этого слоя определяли на

Таблица 1. Координаты и глубина станций

Дата	Координаты		Глубина, м	Слой трофической активности (СТА), м
	Широта	Долгота		
16.03.2009	44° 01.1 с.ш.	36° 37.6 в.д.	2000	40–0
14.05.2013	44° 31 с.ш.	37° 54.6 в.д.	500	40–0
20.06.2011	44° 32.25 с.ш.	37° 58.19 в.д.	250	30–0
24.12.2010	44° 30 с.ш.	37° 57.47 в.д.	1000	50–0

основании вертикального распределения флуоресценции (30–50 м, табл. 1), определенных предварительным зондированием STD-зондом. Наблюдения проводили в светлое и темное время суток на каждой станции.

Пробы для измерения концентрации хлорофилла-*a*, фитопланктона и органического углерода взвеси были собраны батометрами Нискина комплекса *Rosett Sea Bird SBE* на 4–5 горизонтах, выбранных на основании профилей вертикального распределения температуры и флуоресценции.

Для измерения концентрации *Chl-a* воду (0.5 л) фильтровали через фильтры GF/F. Экстракцию проводили 90-% ацетоном при температуре +4 °C в темноте в течение 24 ч. Флуоресценция экстрактов была измерена на флуориметре Trilogy Turner Design USA. Концентрацию фитопигментов рассчитывали по методике [33].

Пробы фитопланктона (1.5 л) фиксировали нейтрализованным формалином (конечная концентрация 1%). После отстаивания пробы декантировали до объема 80–100 мл. Видовой и количественный состав фитопланктона определяли под световым микроскопом в камерах Ножотта (0.05 мл) и Наумана (1 мл). Для выражения биомассы фитопланктона в единицах углерода (C_{ph}) использовали уравнение [28] зависимости содержания углерода в клетке от ее объема.

Для определения концентрации органического углерода взвеси (C_{org}) 1 л воды фильтровали на прокаленный GF/F фильтр и определяли C_{org} на анализаторе общего углерода Shimadzu TOC-VCPH.

Данные по первичной продукции в СТА в исследованные периоды были любезно предоставлены С.А. Мошаровым и А.Б. Демидовым.

Пробы зоопланктона собирали вертикальными ловами соответственно толщине СТА сетью Джеди (диаметр входного отверстия 37 см, размер ячеек сита 180 мкм). Сразу после отбора пробы делили пополам, одну часть фиксировали нейтрализованным формалином (конечная концентрация 4%) для дальнейшего определения видового состава и численности зоопланктона, а также для определения

состава пищи зоопланктона, другую – помещали в сосуд Дюара с жидким азотом для последующего измерения количества фитопигментов в пищеварительном тракте зоопланктеров.

Питание копепод изучали только для старших копеподитных стадий (CV–CVI), которые составляли большую часть биомассы популяций.

Для анализа содержимого кишечника копепод и аппендикулярий и пищеварительных вакуолей ноктилюки проводили вскрытия животных и ноктилюки, отобранных из фиксированных проб зоопланктона, по 3–5 экземпляров каждого вида из каждой пробы. Состав пищи определяли под световым микроскопом при увеличении $\times 400$.

Активность потребления фитопланктона определяли флуоресцентным методом [26] на основании количества фитопигментов в кишечниках копепод и клетках ноктилюки. Активность питания видов, совершающих суточные вертикальные миграции (копеподы *Calanus euxinus* и *Pseudocalanus elongates*) оценивали по ночным пробам, а для немигрирующих видов (копеподы *Acartia clausi* и гетеротрофные динофлагелляты *Noctiluca scintillans*) в расчетах использовали средние значения для дневных и ночных проб, в связи с отсутствием у этих организмов суточных ритмов питания [7]. Суточное потребление фитопигментов для немигрирующих видов (I_{ph} , нг/экз сут) рассчитывали по формуле $I_{ph} = 24 * G_{ph} / T_{ph}$, где G_{ph} – количество пигментов (нг/экз), T_{ph} – время переваривания водорослей. I_{ph} для мигрирующих зоопланктеров рассчитывали по формуле $I_{ph} = 10 * G_{ph} / T_{ph}$, принимая время их пребывания в верхнем слое равным 10 ч [10, 12]. Суточное потребление кокколитофорид зоопланктерами (I_c , кл/экз сут) рассчитывали аналогично потреблению фитопланктона (I_{ph}), используя вместо G_{ph} количество клеток кокколитофорид (G_c , кл/экз), обнаруженное в кишечниках/вакуолях. Время переваривания T_{ph} принимали равным для ноктилюки 8 часам [5], для акарции – 3 ч [7], для калянуса – 1.5 ч [5], для псевдокалянуса – 0.67 ч [31]. Для аппендикулярий время переваривания рассчитывали, используя зависимость T_{ph} от концентрации пищи и температуры воды [25]. Значения T_{ph} составили 0.42 ч – в марте 2009, 0.14 ч – в июне 2011 и 0.24 ч в декабре 2010.

Пересчет суточного рациона зоопланктов в единицы органического углерода проводили, используя соотношение C_{ph}/Chl . Для ноктилюки использовали соотношение C_{org}/Chl , так как этот вид отличается эврифагией [5, 10, 15].

Избирательность потребления кокколитофорид массовыми видами зоопланктона оценивали с помощью индекса Ивлева [3]: $E_c = (r_c - p_c)/(r_c + p_c)$. При этом долю кокколитофорид в пище зоопланктов (r_c) оценивали как G_c/G_{ph} , а долю кокколитофорид в воде (p_c) как отношение численности кокколитофорид к количеству хл “а” в СТА.

На основании данных о численности зоопланктов и скорости потребления ими фито-

планктона и, в частности, кокколитофорид был оценен вклад массовых растительных видов в потребление биомассы фитопланктона.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Гидрофизические условия и состояние планктонного сообщества в периоды наблюдений

Полученные в разные периоды наблюдений гидрофизические данные (рис. 1) отражают сезонную динамику термальной структуры вод, характерную для Черного моря [1, 8].

В марте, в результате ветрового воздействия и зимней конвекции водная толща имела

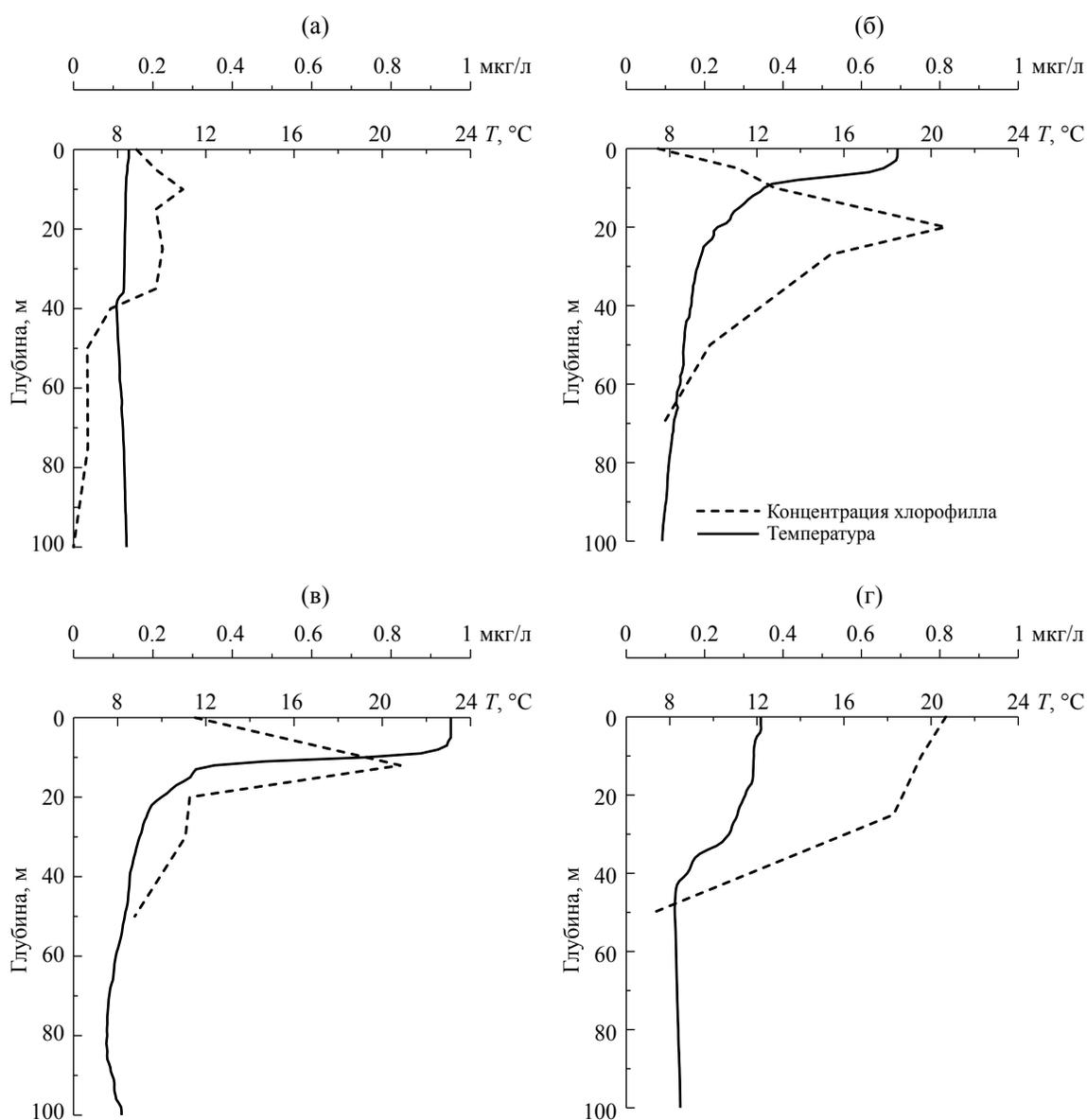


Рис. 1. Вертикальное распределение температуры и концентрации хлорофилла-а в разные периоды наблюдений: (а) – 16.03.2009 г., (б) – 14.05.2013 г., (в) – 25.06.2011 г., (г) – 24.12.2010 г.

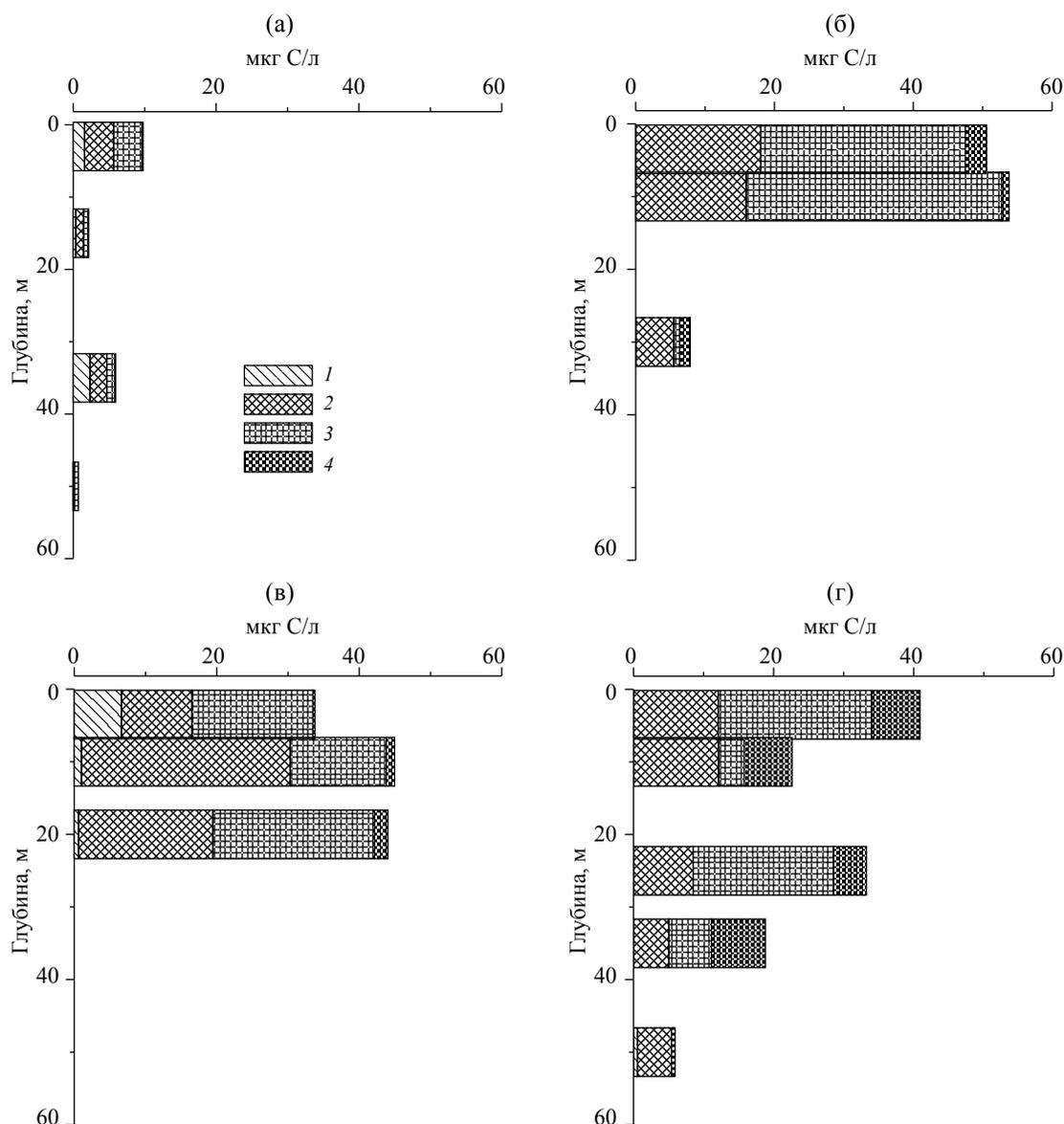


Рис. 2. Вертикальное распределение групп фитопланктона (1 – Bacillariophyta, 2 – Dynophyta, 3 – Coccolithophorida, 4 – другие группы) в разные периоды наблюдений: (а) – 16.03.2009 г., (б) – 14.05.2013 г., (в) – 25.06.2011 г., (г) – 24.12.2010 г.

однородную структуру до глубины залегания основного пикноклина (рис. 1а). Хлорофилл-*a* был равномерно распределен в верхнем сорокаметровом слое, и его концентрация не превышала 0.3 мкг/л (рис. 1а). Биомасса фитопланктона была чрезвычайно мала и составляла в среднем для слоя 5 мкг С/л; доминирующими группами были кокколитофориды и динофитовые водоросли (рис. 2а). Концентрация кокколитофорид составляла в среднем 53.3 тыс. кл/л, с максимумом 112 тыс. кл/л на поверхности.

В мае 2013 г. верхний 5–7 метровый слой был прогрет до температуры 18.5 °С (рис. 1б). Максимум хлорофилла располагался в нижней части сезонного термоклина, на глубине 20 м и достигал

концентрации 0.8 мкг/л. Биомасса фитопланктона в СТА была максимальной за все периоды наблюдений и составляла в среднем 46 мкг С/л (рис. 2б). Большую часть биомассы фитопланктона составляли кокколитофориды, их концентрация в верхнем 30-метровом слое превышала 1.5 млн кл/л.

В июне 2011 г. толщина верхнего перемешанного слоя составляла 10 м (рис. 1в). Максимум концентрации хлорофилла (0.8 мкг/л) располагался на глубине 10–12 метров, на верхней границе термоклина. Общая биомасса фитопланктона в СТА была ниже, чем в мае 2014 г, и в среднем равнялась 39.2 мкг С/л (рис. 2в). Значительную долю в биомассе фитопланктона составляли динофлагелляты. Концентрация кокколитофорид

достигала 850 тыс. кл/л в верхнем тридцатиметровом слое.

В декабре 2010 г. сезонный термоклин был слабо выражен, что было обусловлено его разрушением под воздействием осенних штормов, однако верхний 30-м слой воды еще сохранял температуру 11–12 °С (рис. 1г). Наибольшая концентрация хлорофилла наблюдалась у поверхности, при этом во всем верхнем тридцатиметровом слое она превышала 0.7 мкг/л. По биомассе доминировали кокколитофориды и на отдельных горизонтах – динофлагелляты (рис. 2г). При этом биомасса фитопланктона была ниже, чем в мае и июне и составляла чуть более 20 мкг С/л в среднем для слоя.

Концентрация взвешенного органического углерода в марте (C_{org}) была очень низкой – 8.4 мкг С/л. В мае и июне наблюдались наибольшие концентрации C_{org} , они составили 293 и 235 мкг С/л соответственно. В декабре этот показатель был значительно ниже – 112 мкг С/л.

Массовыми видами растительноядного зоопланктона в исследованные периоды были копеподы *Calanus euxinus*, *Pseudocalanus elongatus* и *Acartia clausi*, аппендикулярия *Oikopleura dioica* и гетеротрофная динофлагеллята *Noctiluca scintillans*. В разные периоды наблюдений численность этих видов значительно менялась (рис. 3). Аппендикулярии массово встречались в планктоне в марте 2009 г. и в июне 2011 г., причем в июне их численность превышала 40 тыс. экз/м². Ноктилюка присутствовала в планктоне во все периоды наблюдений, достигая наибольшей численности в июне 2011 г. (658.5 тыс. кл/м²). В декабре 2010 г. также наблюдалось массовое развитие ноктилюки (200 тыс. кл/м²). Максимум численности акарции (44.9 тыс. экз/м²)

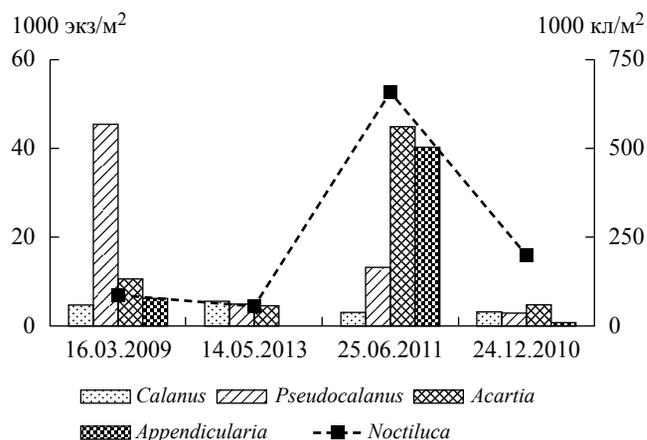


Рис. 3. Численность массовых растительноядных видов (копеподитные стадии CV–CVI для копепоид) в разные периоды наблюдений.

наблюдался в июне 2011 г., а псевдокалянуса (45.5 тыс. экз/м²) – в марте 2009 г. Численность калянуса составляла в среднем 5 тыс. экз/м², максимум наблюдался в мае, достигнув 7 тыс. экз/м².

Питание зоопланктона

Состав пищи. Данные по содержанию клеток кокколитофорид в желудках зоопланктона и пищеварительных вакуолях ноктилюки приведены на рис. 4. Наибольшее число клеток кокколитофорид было обнаружено в пищеварительных вакуолях ноктилюки. Максимальное число клеток было обнаружено в марте (более 3 тыс. кл/экз). В другие месяцы этот показатель был ниже и составлял около 1000 кл/экз. Аналогичный тренд наблюдался и в изменениях числа клеток кокколитофорид в желудках акарции и калянуса: максимальные значения наблюдались в марте

Таблица 2. Рационы массовых видов зоопланктона в разные периоды наблюдений: R, мкг С /экз. сут, R₁, % от веса тела в углеводе, R_C/R, доля кокколитофорид в рационе (%). Веса зоопланктона приведены согласно [11]

Вид	Вес, мкг С/ инд.	16.03.2009			14.05.2013		
		R	R ₁	R _C /R	R	R ₁	R _C /R
<i>C. euxinus</i>	110.18	1.92	1.74	12.93	3.96	3.59	6.36
<i>P. elongatus</i>	2.76	0.17	6.26	10.12	0.65	23.45	0.23
<i>A. clausi</i>	3.01	0.14	4.67	7.78	0.23	7.79	4.83
<i>N. scintillans</i>	0.30	0.2	66.43	90.33	0.13	41.77	100

Вид	20.06.2011			24.12.2010		
	R	R ₁	R _C /R	R	R ₁	R _C /R
<i>C. euxinus</i>	2.29	2.07	6.26	1.06	0.96	1.74
<i>P. elongatus</i>	0.36	12.96	3.15	–	–	–
<i>A. clausi</i>	0.11	3.54	4.50	0.19	6.31	0.25
<i>N. scintillans</i>	0.33	109.9	17.2	0.15	48.65	26.15

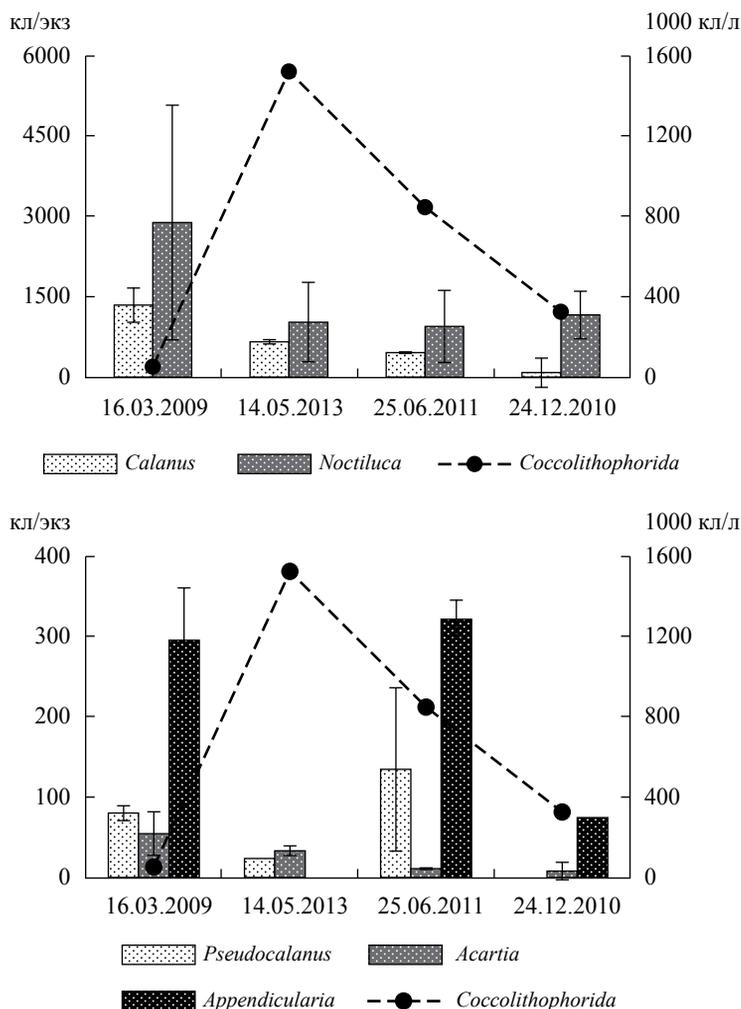


Рис. 4. Средняя в СТА концентрация кокколитофорид и содержание клеток кокколитофорид в кишечниках зоопланктона и пищеварительных вакуолях ноктилюки в разные периоды наблюдений.

и составили 1345 и 55 кл/экз для калянуса и акарции соответственно. Аппендикулярии содержали большое количество кокколитофорид в марте и июне (около 300 кл/экз). Количество клеток кокколитофорид в кишечниках псевдокалянуса изменялось от 23 в мае до 135 в июне.

Содержание фитопигментов в пищеварительном тракте. Данные о количестве фитопигментов

в желудках планктонных животных и вакуолях ноктилюки приведены на рис. 5. Наиболее выраженные различия в содержании пигментов наблюдались в клетках ноктилюки: достигнув в марте 1.7 нг/кл, оно не превышало в другие месяцы 0.25 нг/кл. Снижение этого параметра в летние месяцы наблюдалось и у акарции. У калянуса максимальное содержание пигментов отмечалось в марте

Таблица 3. Выедание биомассы и продукции фитопланктона зоопланктоном в СТА

Дата	Биомасса фитопланктона		Первичная продукция, мг С/м ² сут	Выедание биомассы			Выедание продукции, %
	Chl a, мг/м ²	C _{ph} , мг/м ²		мг Chl/м ² сут	мг С/м ² сут	%	
16.03.2009	8.4	204	120	1.2	29	14.2	24.1
14.05.2013	19.5	1858	82.35	0.3	26.95	1.45	32.7
20.06.2011	14.1	1176	232.4	0.6	64.2	4.4	27.6
24.12.2010	28	1183	195.75	0.25	10.4	0.9	5.3

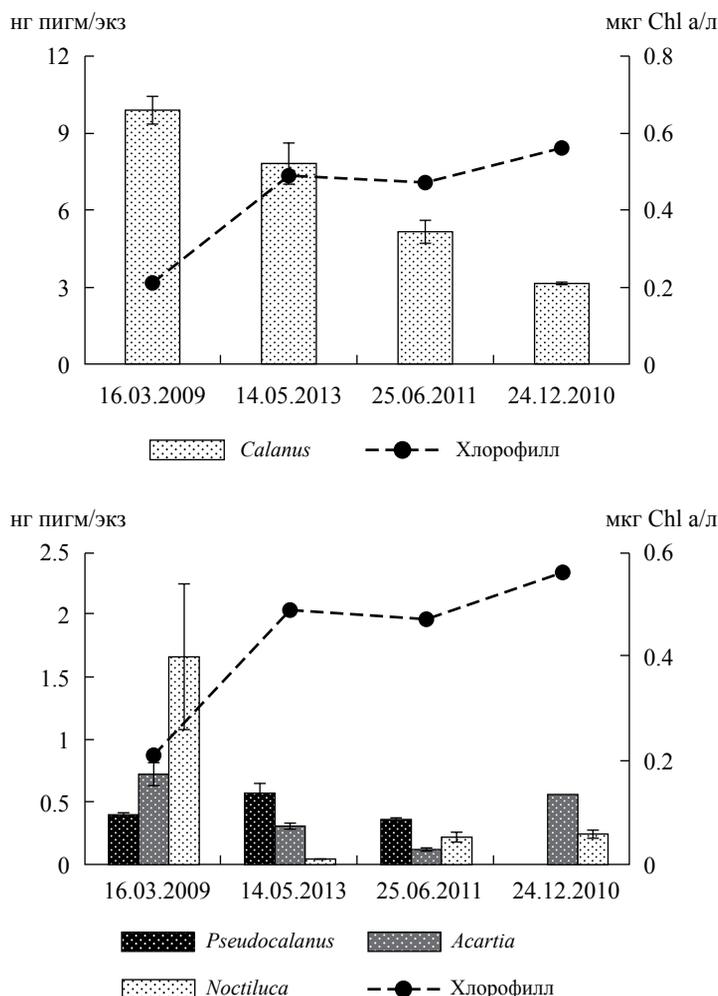


Рис. 5. Средняя для СТА концентрация хлорофилла *a* и содержание фитопигментов в кишечниках зоопланктона и пищеварительных вакуолях ноктилюки в разные периоды наблюдений, планки погрешностей показывают стандартную ошибку.

(9.8 нг/экз), а минимальное – в декабре (3.1 нг/экз). Содержание фитопигментов в желудках псевдокалянуса менялось незначительно от 0.4 до 0.6 нг/экз.

Рацион. На основании данных о потреблении фитопланктона были рассчитаны суточные рационы четырех массовых видов растительноядного планктона. У копепоид рационы были наибольшими в мае 2013 г., у ноктилюки – в июне 2011 г. (табл. 2). Доля кокколитофорид в рационах копепоид во все периоды наблюдений была невысокой (0.2–6.4%), только в марте 2009 г. она увеличивалась до 7.8–12.9%. В рационе ноктилюки, напротив, кокколитофориды играли значительную роль, составляя от 17 до 100% суточного потребления органической взвеси.

Выедание фитопланктона. В марте 2009 г. суточное потребление фитопланктона зоопланктоном составило 14.2% от общей биомассы фитопланктона, 24.1% от первичной продукции (табл. 3) и 39.4% от биомассы кокколитофорид (табл. 4). Основной

вклад в суммарное выедание фитопланктона вносили ноктилюка и копепоиды калянус и псевдокалянус: 36, 31 и 27%, соответственно (рис. 6а). Наибольший вклад в выедание кокколитофорид (более 60%) вносила популяция ноктилюки (рис. 6б), вклад популяции ойкоплевры составлял до 25% (рис. 6б), копепоид – до 15%.

В мае 2014 г. вклад зоопланктона в суточное потребление фитопланктона составил менее 2%

Таблица 4. Выедание биомассы кокколитофорид зоопланктоном в СТА

Дата	Биомасса кокколитофорид, мг С/м ²	Выедание биомассы	
		мг С/м ² сут	%
16.03.2009	59.4	23.4	39.4
14.05.2013	1146.4	8.4	0.7
20.06.2011	502.15	154	30.7
24.12.2010	481.3	7.8	1.6

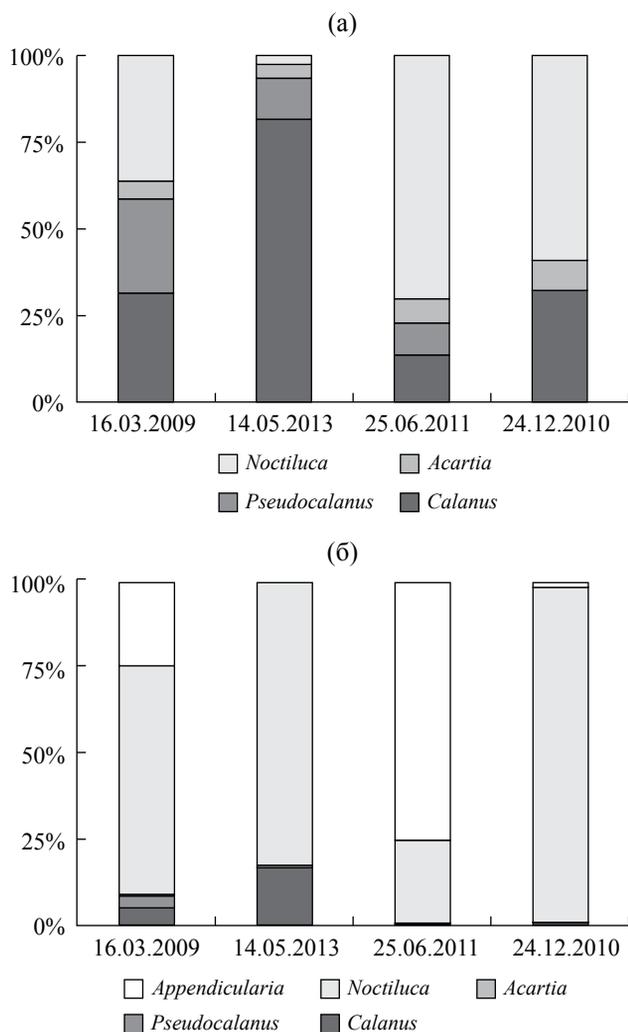


Рис. 6. Вклад разных зоопланктеров и ноктилюки в общее потребление биомассы фитопланктона (а) и биомассы кокколитофорид (б) в разные периоды наблюдений.

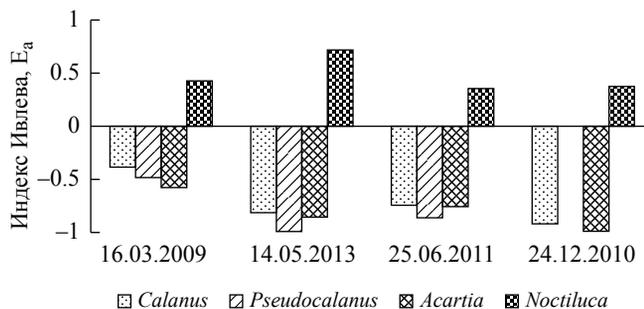


Рис. 7. Избирательность питания массовых видов растительноядного планктона.

биомассы и 32.7% первичной продукции (табл. 3). Потребление кокколитофорид было низким – 0.7% биомассы (табл. 4). Основными потребителями фитопланктона и, в частности, кокколитофорид были калянус и ноктилюка (рис. 6а, 6б).

В июне 2011 г. потребление фитопланктона зоопланктоном было выше и составило 4.4% биомассы, 27.6% первичной продукции и 30.7% биомассы кокколитофорид (табл. 3, 4). Вклад ноктилюки и ойкоплевры в суммарное выедание кокколитофорид составил 24 и 75% соответственно (рис. 6б).

В декабре 2010 г. выедание фитопланктона зоопланктоном было незначительным. Потребление биомассы составило менее 1%, первичной продукции – 5.3% (табл. 3). При этом основной вклад в выедание вносили ноктилюка и калянус (рис. 6а). Потребление кокколитофорид также было низким (1.6% биомассы) и основным потребителем была популяция ноктилюки (рис. 6б).

ОБСУЖДЕНИЕ

Данные по составу и обилию фитопланктона свидетельствуют о том, что наши наблюдения охватили различные этапы цветения кокколитофорид – от начальной стадии развития (март 2009 г.) до массового цветения (май 2013 и июнь 2011 г.). Это позволило оценить роль кокколитофорид как источника пищи для зоопланктона в разных трофических условиях.

Состав пищи зоопланктеров и ноктилюки значительно менялся в разные периоды наблюдений, однако связи этих изменений с развитием кокколитофорид в воде обнаружено не было. Среди изученных зоопланктеров наибольшее количество клеток были обнаружены в пищеварительных вакуолях динофлагелляты *Noctiluca scintillans*, в кишечниках копеподы *Calanus euxinus* и аппендикулярии *Oikopleura dioica*. Несмотря на то, что размер клеток кокколитофорид (< 20 мкм) меньше оптимального размера пищевых объектов для ноктилюки [24] большое количество кокколитофорид в клетках ноктилюки отмечалось и в предыдущих исследованиях [2, 5]. В составе пищи черноморского калянуса, согласно предыдущим исследованиям, клетки кокколитофорид встречались единично [7]. Однако ряд авторов отмечает, что при недостатке других источников пищи кокколитофориды могут составлять значительную часть диеты копепод рода *Calanus* [17, 30, 35]. Поэтому низкая встречаемость кокколитофорид в кишечниках калянуса в предыдущих исследованиях могла быть обусловлена биотическими условиями среды в период наблюдений. Данные о питании аппендикулярий кокколитофоридами в литературе представлены только одной работой [35]. В этом исследовании состава пищи зоопланктеров у берегов Ньюфаундленда отмечали высокое содержание клеток кокколитофорид в фекальных пеллетах *Oikopleura vanhoeffeni*.

Данные об избирательности питания зоопланктеров и ноктилюки свидетельствуют о значительных различиях в диете копепод и ноктилюки (рис. 7). Для копепод кокколитофориды это мало-съедобный пищевой объект, о чем свидетельствует отрицательное значение этого индекса. Ноктилюка, напротив, во все периоды наблюдений демонстрировала положительную избирательность кокколитофорид. Вероятный механизм положительной избирательности ноктилюкой клеток кокколитофорид мог быть связан с гетерогенностью распределения фитопланктона в среде. Ноктилюка питается, выделяя слизевые тяжи, на которых задерживаются любые взвешенные частицы [24]. При этом клеткой ноктилюки безвыборочно отфильтровываются большие объемы воды, поэтому она способна с большой вероятностью находить микроскопления фитопланктона. Учитывая длительное время переваривания пищи ноктилюкой [5], концентрация клеток кокколитофорид в пищеварительных вакуолях может значительно превышать средние концентрации кокколитофорид в воде. С другой стороны, избирательность питания может быть обусловлена особенностями самого пищевого объекта. Высокая скорость оседания клеток кокколитофорид [18] может способствовать тому, что при опускании эти частицы эффективно улавливаются агрегатами клеток ноктилюки, которые образуются за счет связывания клеток между собой слизевыми тяжами [24].

Полученные нами величины рационов копепод чрезвычайно низки по сравнению с приводимыми в литературе данными [7, 12, 27] – в среднем менее 10% веса животного в единицах углерода. Низкие величины рациона отмечались в экспериментах по питанию самок *Calanus helgolandicus* на монокультурах кокколитофорид [21]. Согласно этим данным рацион самок *C. helgolandicus* составлял 4.8 ± 0.5 мкг С/экз. сут, что сопоставимо с полученными нами величинами рационов для *C. euxinus* (2.3 ± 1.2 мкг С/экз. сут). Максимальная доля кокколитофорид в рационах копепод – *C. euxinus* (12.9%), *P. elongatus* (10.1%) и *A. clausi* (7.8%), наблюдалась в период, когда доля кокколитофорид в общей органической взвеси была наибольшей (март 2009 г). Это согласуется с результатами исследования питания *Calanus finmarchicus* на органической взвеси с преобладанием кокколитофорид [30]. Оно показало, что увеличение роли кокколитофорид в рационе копепод может быть связано с высокой долей этого источника пищи в общей органической взвеси. В этом исследовании доля кокколитофорид в рационе копепод достигала 74%, что значительно выше полученных нами величин, однако и концентрации кокколитофорид в воде при этом составляли более 200 мкг С/л, что в разы превышает измеренные нами концентрации (28.7 мкг С/л).

Обобщая литературные и оригинальные данные по составу пищи и рационам копепод, мы можем сделать вывод о том, что хотя в отсутствии других источников пищи кокколитофориды и могут вносить определенный вклад в рацион, в целом они являются малопригодным пищевым объектом. При этом отметим, что для мелких копепод (*Acartia clausi* и *Pseudocalanus elongatus*) этот вывод особенно важен, так как данных о питании этих видов в условиях развития кокколитофорид в литературе нет.

Для ноктилюки, напротив, кокколитофориды являлись важным источником пищи во все периоды наблюдений, обеспечивая от 17 до 100% рациона на органической взвеси. Вместе с данными о положительной избирательности питания ноктилюки клетками кокколитофорид это позволяет сделать вывод о высокой значимости данного вида корма для ноктилюки.

Оценки суммарного выедания продукции фитопланктона зоопланктоном, полученные на основании наших данных (5.3–32.7%), несколько ниже оценок, приводимых в литературе для Черного моря. В весенний период потребление фитопланктона растительноядными копеподами составляло 84% первичной продукции [6], в осенний период достигало 32% [12], а в инкубационных экспериментах от 28 до 41% [32].

Основной вклад в выедание фитопланктона вносила популяция ноктилюки, потребляя до 5% биомассы фитопланктона в день. Роль копепод, и прежде всего калянуса, увеличивалась в периоды низкой численности ноктилюки и была определяющей только в мае, когда вклад популяции калянуса составлял до 80% всего суммарного потребления фитопланктона зоопланктоном. Вклад популяции ойкоплевры в потребление фитопланктона в нашем исследовании оценивался только в виде потребления ею кокколитофорид. Согласно данным по выеданию кокколитофорид популяция этого зоопланктера потребляла 5.7, 115.9 и 0.1 мг С/сут в марте 2009 г., июне 2011 г. и декабре 2010 г. соответственно. Следовательно, в июне только за счет потребления кокколитофорид популяция ойкоплевры выедала до 11% биомассы и 50% продукции фитопланктона. Важность роли ойкоплевры в потреблении фитопланктона отмечалась в предыдущих исследованиях [10], однако ее количественная оценка ранее не проводилась. Полученные результаты свидетельствуют о том, что в Черном море выедание фитопланктона определяется в основном массовым развитием популяций ноктилюки и аппендикулярий, трофическая роль которых часто недооценивается [13].

Оригинальная методика определения интенсивности потребления кокколитофорид, использованная в нашем исследовании, позволила впервые

оценить роль разных видов черноморского планктона в выедании кокколитофорид в природных условиях. Эти оценки показали, что на начальном этапе развития кокколитофорид в воде до 40% их биомассы может потребляться растительноядным зоопланктоном. В периоды массового цветения трофический пресс зоопланктона может сильно различаться. При этом, кроме обилия кокколитофорид в воде, другим важным фактором, определяющим интенсивность их выедания, является видовой состав доминирующих групп зоопланктона. Так высокие численности популяций ноктилюки и аппендикулярии *Oikopleura dioica* обеспечивали значительный вклад зоопланктона в утилизацию биомассы кокколитофорид в июне 2011 г. (более 30%). Вклад копепод на ранних этапах развития кокколитофорид не превышал 3% биомассы, а в периоды массового развития этой группы фитопланктона составлял доли процентов. Это согласуется с принятым представлением о снижении трофического пресса копепод в периоды развития малопригодных для их питания групп фитопланктона [16, 18, 19, 32]. В целом наши данные о питании зоопланктона свидетельствуют о ведущей роли тонких фильтраторов, ноктилюки и ойкоплевры, в утилизации цветения кокколитофорид.

К сожалению, литературных данных о выедании фитопланктона при развитии кокколитофорид мало не только для Черного моря, но и для всего Мирового океана в целом. В районе умеренных широт Северной Атлантики при исследовании питания растительноядного зоопланктона отмечали снижение выедания фитопланктона с 8.9% до 2.1% биомассы при увеличении концентрации кокколитофорид от 1 до 90 мкг С/л [18]. В нашем исследовании наблюдалось аналогичное снижение трофического пресса от 14.2 до 1.45% биомассы фитопланктона при увеличении концентрации кокколитофорид от 1.5 до 28.7 мкг С/л. При концентрации кокколитофорид 16.7 мкг С/л (июнь 2011 г.) выедание составляло 4.4%, что также подтверждает вывод о снижении трофического пресса при развитии кокколитофорид. Однако если учесть вклад ойкоплевры, то суммарное выедание составит 15.3% биомассы фитопланктона. Таким образом, наши наблюдения вместе с литературными данными свидетельствуют о том, что цветение кокколитофорид может обуславливать снижение трофического пресса зоопланктона на фитопланктон. При этом такая реакция на цветение кокколитофорид характерна в большей степени для сообществ, где основными потребителями фитопланктона являются копеподы, что обусловлено малой предпочтительностью кокколитофорид как источника пищи для копепод [17, 23]. Развитие в планктоне таких организмов, как ноктилюка и ойкоплевра может в значительной степени

увеличивать трофический пресс зоопланктона на фитопланктон.

Наше исследование позволяет впервые для Черного моря сформулировать следующие особенности трофодинамики планктонного сообщества в период развития в воде кокколитофорид:

1. Кокколитофориды в периоды их массового развития являются основным источником пищи для ноктилюки (до 100% суточного рациона), для копепод этот пищевой объект является малосъедобным.
2. Развитие кокколитофорид в воде существенно снижает потребление фитопланктона копеподами, при этом более тонкие фильтраторы, ноктилюка и ойкоплевра, приобретают решающее значение в выедании фитопланктона.
3. Вклад зоопланктонного сообщества в потребление кокколитофорид может быть очень значительным (до 40% биомассы). Основную роль в элиминации цветения кокколитофорид играют популяции ноктилюки и ойкоплевры.

Исследование проводилось при поддержке грантов РФФИ № 14-05-00792 А (руководитель Е.Г. Арашкевич) и № 13-04-00613 А (руководитель А.Ф. Пастернак). Анализ проб зоопланктона и фитопланктона проводился за счет гранта РНФ № 14-50-00095.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гинзбург А.И., Костяной А.Г., Шеремет Н.А. Сезонная и межгодовая изменчивость температуры поверхности Черного моря по спутниковым данным (1981–2000 гг.) // Комплексные исследования Северо-Восточной части Черного моря / Ред. Зацепин А.Г., Флинт М.В. М.: Наука, 2002. С. 20–27.
2. Дриц А.В., Никишина А.Б., Сергеева В.М. и др. Питание, дыхание и экскреция черноморской *Noctiluca scintillans* MacCartney в летний период // Океанология. 2013. Т. 53. № 4. С. 1–10.
3. Ивлев В.С. Экспериментальная экология питания рыб. Киев: Наукова думка, 1977. 272 с.
4. Микаэлян А.С., Силкин В.А., Паутова Л.А. Развитие кокколитофорид в Черном море: межгодовые и многолетние изменения // Океанология. 2011. Т. 51, № 1. С. 45–53.
5. Никишина А.Б., Дриц А.В., Васильева Ю.В. и др. Роль популяции *Noctiluca scintillans* в трофодинамике планктона Черного моря в весенний период // Океанология. 2011. Т. 51, № 6. С. 1090–1101.
6. Петина Т.С. Питание планктонных ракообразных в Черном море // Биологические исследования Черного моря и его промысловых ресурсов / Ред. Водяницкий В.А. М.: Наука, 1968. 278 с.

7. *Петуна Т.С.* Трофодинамика копепод в морских планктонных сообществах: закономерности потребления и превращения вещества и энергии у особи. Киев: Наукова думка, 1981. 242 с.
8. *Прокопов О.И.* Внутригодовая изменчивость структуры вод в поле значений градиентов температуры (северо-восточная часть Черного моря) // Комплексные исследования Северо-Восточной части Черного моря / Ред. Зацепин А.Г., Флинт М.В. М.: Наука, 2002. С. 40–47.
9. *Силкин В.А., Прокопов О.И., Паутова Л.А. и др.* Климатические изменения и факторы, лимитирующие развитие фитопланктона // Комплексные исследования Черного моря / Ред. Есин Н.В., Ломазов Б.С. М.: Научный мир, 2011. С. 269–284.
10. *Сорокин Ю.И.* Черное море: Природа, ресурсы. М.: Наука, 1982. 216 с.
11. *Arashkevich E.G., Stefanova K., Bandelj V. et al.* Mesozooplankton in the open Black Sea: Regional and seasonal characteristics // J. of Marine Systems. 2014. V. 135. P. 81–96.
12. *Besiktepe S.* Diel vertical distribution, and herbivory of copepods in the south-western part of the Black Sea // J. Mar. Syst. 2001. V. 28. P. 281–301.
13. *Calbet A.* Mesozooplankton grazing effect on primary production: A global comparative analysis in marine ecosystems // Limnol. Oceanogr. 2001. V. 46. № 7. P. 1824–1830.
14. *Cokasar T., Oguz T., Kubilay N.* Satellite Detected Early Summer coccolithophore blooms and their inter-annual variability in the Black Sea // Deep-Sea Res. 2004. V. 51. № 8. P. 1017–1031.
15. *Daan R.* Impact of egg predation by *Noctiluca miliaris* on the summer development of copepod populations in the southern North Sea // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1987. V. 37. P. 9–17.
16. *Dam H. G., Miller C. A., Jonasdottir S.H.* The trophic role of mesozooplankton at 47°N, 20°W during the North Atlantic Bloom Experiment // Deep-Sea Res. Pt II., 1993. V. 40. P. 197–212.
17. *Harris R.P., Irigoien X., Head R.N. et al.* Feeding, growth, and reproduction in the genus *Calanus* // ICES Journal of Marine Science. 2000. V. 57. P. 1708–1726.
18. *Harris R.P.* Zooplankton grazing on the coccolithophore *Emiliania huxleyi* and its role in inorganic carbon flux // Marine Biology. 1994. V. 119. P. 431–439.
19. *Head R.N., Harris R.P., Bonnet D. et al.* A comparative study of size fractionated mesozooplankton biomass and grazing in the North east Atlantic // J. Plankton Res. 1999. V. 21. № 12. P. 2285–2308.
20. *Heil C.A., Steidinger K.A.* Monitoring, management and mitigation of *Karenia* blooms in the eastern Gulf of Mexico // Harmful Algae. 2009. V. 8. P. 611–617.
21. *Huskin I., Anadon R., Alvarez-Marques F., Harris R.P.* Ingestion, faecal pellet and egg production rates of *Calanus helgolandicus* feeding coccolithophorid versus non-coccolithophorid diets // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2000. V. 248. P. 239–254.
22. *Ianora A., Poulet S.A., Miralto A. et al.* The diatom *Thalassiosira rotula* affects reproductive success in the copepod *Acartia clausi* // Mar. Biol. 1996. V. 125. P. 279–286.
23. *Irigoien X., Harris R.P., Head R.N. et al.* Physiology and population structure of *Calanus finmarchicus* (Copepoda: Calanoida) during a Lagrangian tracer release experiment in the North Atlantic // J. Plankton Res. 2000. V. 22. P. 205–221.
24. *Kjørboe T., Titelman J.* Feeding, prey selection and prey encounter mechanisms in the heterotrophic dinoflagellate *Noctiluca scintillans* // J. of Plankton Res. 1998. V. 20. P. 1615–1636.
25. *Lopez-Urrutia A., Acuna J.L.* Gut throughput dynamics in the appendicularian *Oikopleura dioica* // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1999. V. 191. P. 195–205.
26. *Mackas D., Bohrer R.* Fluorescence analysis of zooplankton gut contents and an investigation of diel feeding patterns // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1976. V. 25. P. 77–85.
27. *Mauchline J.* The Biology of calanoid copepods. London: Academic Press, 1998. 710 p.
28. *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.
29. *Mikaelyan A.S., Pautova L.A., Pogosyan S.I. et al.* Summer bloom of coccolithophorids in the northeastern Black Sea // Oceanology. 2005. V. 45. Suppl. 1. P. S27-S38.
30. *Nejstgaard J.C., Gismervik I., Solberg P.T.* Feeding and reproduction by *Calanus finmarchicus*, and microzooplankton grazing during mesocosm blooms of diatoms and the coccolithophore *Emiliania huxleyi* // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1997. V. 147. P. 197–217.
31. *Pasternak A., Arashkevich E., Reigstad M. et al.* Diving mesozooplankton into upper and lower size groups: Applications to the grazing impact in the Marginal Ice Zone of the Barents Sea // Deep-Sea Res. Pt. II. 2008. V. 55. P. 2245–2256.
32. *Stel'makh L.V., Babich I.I., Tugrul S. et al.* Phytoplankton Growth Rate and Zooplankton Grazing in the Western Part of the Black Sea in the Autumn Period // Oceanology. 2009. V. 49. № 1. P. 83–92.
33. *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.
34. *Sukhanova, I.N., Flint M.V., Hibaum V. et al.* *Exuviaella cordata* red tide in Bulgarian coastal waters (May to June 1986) // Mar. Biol. 1988. V. 99. P. 1–8.
35. *Urban J.L., McKenzie C.H., Deibel D.* Seasonal differences in the content of *Oikopleura vanhoeffeni* and *Calanus finmarchicus* faecal pellets: illustrations of zooplankton food web shifts in coastal Newfoundland waters // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1992. V. 84. P. 255–264.

Feeding of the Dominant Herbivorous Plankton Species in the Black Sea and Their Role in Coccolithophorid Consumption

A. B. Amelina, V. M. Sergeeva, E. G. Arashkevich, A. V. Drits,
N. E. Louppova, K. A. Solovyev

The feeding of the dominant herbivorous plankton species was studied at different stages of development of coccolithophorids in the North-Eastern part of the Black Sea: from the early stage (March 2009) to the massive bloom (June 2011 and May 2013).

For the first time in the Black Sea the role of coccolithophorids as a food source for copepods *Calanus euxinus*, *Acartia clausi* and *Pseudocalanus elongatus*, heterotrophic dinoflagellate *Noctiluca scintillans* and appendicularian *Oikopleura dioica* was estimated. The share of coccolithophorids in rations of copepods was low – 0.2–13% of total carbon ingested daily. The share of coccolithophorids in *Noctiluca* ration was from 17 to 100%. The obtained data show that feeding conditions during the coccolithophorid bloom are more favorable for fine filter-feeders such as *N. scintillans* and *O. dioica* than for copepods. The daily zooplankton consumption of coccolithophorids biomass varied from 0.7 to 39.4%. The highest grazing impact was due to *N. scintillans* and *O. dioica* – up to 26% and 23% coccolithophorids biomass respectively.