

УДК 574.24

БИОХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И СОДЕРЖАНИЕ ЭНЕРГИИ В ЗООПЛАНКТОНЕ КАРСКОГО МОРЯ

© 2020 г. Н. В. Лобус^{1, *}, М. В. Флинт¹, Е. А. Флёрова², Я. В. Щеглова¹¹Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва, Россия²Ярославский государственный университет им. П.Г. Демидова, Ярославль, Россия

*e-mail: lobus.nikolay@gmail.com

Поступила в редакцию 16.03.2020 г.

После доработки 23.05.2020 г.

Принята к публикации 22.06.2020 г.

В статье приводятся данные по содержанию золы, белков, жиров, углеводов, хитина, органического углерода (ОУ), общего азота ($N_{\text{общ}}$), общего фосфора ($P_{\text{общ}}$), атомного соотношения основных биогенных элементов и содержания энергии в зоопланктоне (размерная фракция >500 мкм) Карского моря. Материал для исследования был собран на 22 комплексных океанологических станциях в ходе 76-го рейса НИС “Академик Мстислав Келдыш” в июле 2019 г. Белки были доминирующим компонентом сухой массы зоопланктона ($43.39 \pm 2.57\%$), затем следовали липиды ($26.67 \pm 2.28\%$) и углеводы ($4.91 \pm 0.49\%$). Содержание золы и хитина составило 18.78 ± 1.39 и $3.68 \pm 0.37\%$ сух. веса соответственно. Концентрация основных биогенных элементов на сухой вес составила в среднем $47.52 \pm 1.12\%$ ОУ, $7.34 \pm 0.39\%$ $N_{\text{общ}}$ и $0.70 \pm 0.04\%$ $P_{\text{общ}}$, что соответствует величинам, характерным для морского арктического зоопланктона. Вклад отдельных компонентов биохимического состава зоопланктона Карского моря в общее содержание ОУ свидетельствовал о доминирующей роли не только жиров, но и белков, в качестве соединений, используемых зоопланктоном для накопления органического углерода. Стехиометрическое соотношение Редфилда изменялось в широком диапазоне. Средние значения $C_{6,6} : N$, $C_{70} : P$ и $N_{10,5} : P$ были невысокими и отражали особенности биохимического состава сообщества зоопланктона Карского моря в весенний период. Количество энергии, аккумулированной в зоопланктоне, варьировало от 18.3 до 25.58 Дж мг^{-1} , составляя в среднем 20.25 ± 0.53 Дж мг^{-1} сух. веса. На долю жиров и белков в общем энергетическом запасе зоопланктона приходилось ~47 и ~46% соответственно, тогда как вклад углеводов их дериватов и хитина в сумме составлял ~7%.

Ключевые слова: Арктические экосистемы, Карское море, зоопланктон, биохимический состав, соотношение Редфилда, содержание энергии

DOI: 10.31857/S0030157420050147

ВВЕДЕНИЕ

Зоопланктон является неотъемлемым компонентом морских экосистем и играет ключевую роль в поддержании их стабильности [25, 53]. Он оказывает прямое воздействие на трансформацию органического вещества (ОВ) и его передачу от первичных продуцентов на более высокие трофические уровни [29, 54]. Наряду с этим, за счет продукции быстро тонущих фекальных пеллет, яиц, экзувиев, а также в результате погружения на дно остатков организмов после гибели, зоопланктон принимает активное участие в формировании и регулировании вертикального потока ОВ [5, 7, 55]. Анализ биохимических компонентов зоопланктона и оценка его общей калорийности имеют важное значение для понимания биоэнергетических процессов, протекающих в морских экосистемах и сопровождающих трофи-

ческие и осадочные пути переноса ОВ [1, 14, 53]. В краткосрочной перспективе изменения в биохимическом составе зоопланктона отражают состояние питания и/или репродуктивный статус, а в долгосрочной перспективе коррелируют с изменениями условий среды обитания [15, 25, 54].

Функционирование экосистемы Карского моря, как и других морей Сибирской Арктики, находится под мощным влиянием пресноводного стока и имеет значительные сезонные изменения [10, 11, 52]. Поступление больших объемов речных вод формирует кросс-шельфовую зональность основных гидрофизических и гидрохимических свойств водных масс [3, 6, 8], которые регулируют биологическую продуктивность различных акваторий моря [2, 9] и определяют горизонтальные и вертикальные потоки ОВ и энергии в экосистеме [5, 7, 23, 30]. Целью нашего исследо-

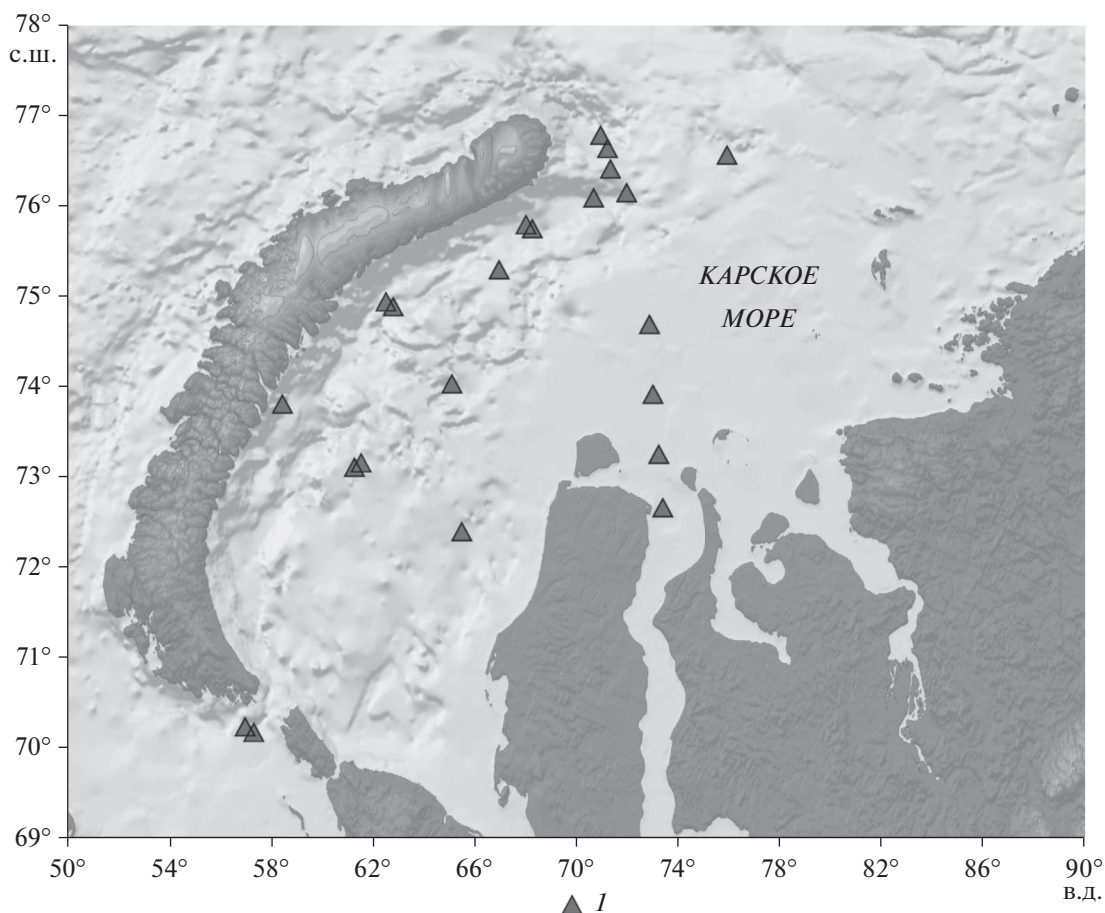


Рис. 1. Карта района исследований. I – станции отбора проб.

вания являлось изучение биохимического состава зоопланктона Карского моря и оценка его энергетического резерва в период арктической весны.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Работы были выполнены в июле 2019 г. в 76-м рейсе НИС “Академик Мстислав Келдыш” на акватории Карского моря. Карта расположения станций отбора проб представлена на рис. 1.

Пробы зоопланктона были собраны сетью Бонго (диаметр 80 см, размер ячеи 500 мкм) в процессе горизонтального траления в течение 15 мин при скорости судна 2 узла. После поднятия пробы на борт судна зоопланктон помещался в полиэтиленовые емкости, заполненные профильтрованной морской водой. Из проб удаляли желетельных зоопланктеров, личинок рыб и крабов (*Chionocetes opilio*). Далее пробы зоопланктона концентрировали на капроновом сите с размером ячеи 500 мкм, дважды промывали дистиллированной водой, а ее излишки убирали с помощью фильтровальной бумаги. Пробы помещали в емкости,

выполненные из высококачественного пластика, герметично закрывали и замораживали при -25°C . В лабораторных условиях пробы были лиофильно высушены (температура конденсора -85°C , вакуум 1.0 мБар) в течение 48 ч. Остаточная влажность образцов составляла не более 3%.

Определение зольности и биохимический анализ зоопланктона. Содержание золы определяли гравиметрическим методом. Пробы зоопланктона нагревали при температуре $225 \pm 25^{\circ}\text{C}$ в течение 1 ч и далее сжигали при температуре $525 \pm 25^{\circ}\text{C}$ в течение 5 ч [38]. Общее содержание белков определяли спектрофотометрическим методом по Лоури [40]. Концентрацию липидов определяли гравиметрическим методом по Фолчу [28]. Трехкратную экстракцию липидов проводили смесью растворителей метилен-метанол в соотношении 2 : 1 с использованием ультразвуковой бани “Branson-1210” в течение 30 мин [39]. Удаление нелипидных примесей осуществляли 0.05% раствором CaCl_2 [46]. Определение хитина осуществляли гравиметрическим методом по Рэймонт [47, 49] в модификации Омори [44]. Измельченную пробу зоопланктона обрабатывали 4 Н NaOH

и нагревали на водяной бане в течение 30 мин. После охлаждения пробу промывали Milli-Q, обрабатывали 1Н HCl и нагревали на водяной бане в течение 10 мин. Это обеспечивало удаления всех органических компонентов кроме хитина. После охлаждения пробу центрифугировали, осадок тщательно промывали Milli-Q, высушивали при температуре +60°C в течение 24 ч, взвешивали и проводили озоление. Содержание чистого хитина рассчитывали как разницу между сухой массой и массой зольных компонентов [44, 46]. Для каждой пробы анализ белков, жиров, хитина и золы проводили в трех повторностях. Концентрацию определяемых показателей для каждой пробы рассчитывали как среднее значение по трем параллельным измерениям.

Общее содержание всех нехитиновых углеводов и их дериватов ($C_{УГВ}$) рассчитывали в % на сух. вес с использованием уравнения:

$$C_{УГВ} = [100\% \text{ сухого вещества} - C_B - C_J - C_{ХИТ} - C_3 - C_{ВЛ}] \% \text{ сух. веса,}$$

где C_B – концентрация белков в пробе в %; C_J – концентрация жиров в пробе в %; $C_{ХИТ}$ – содержание хитина в пробе в %; C_3 – содержание золы в пробе в %; $C_{ВЛ}$ – содержание остаточной влаги в пробе в %.

Элементный анализ. Определение общего азота ($N_{общ}$) осуществляли по методу Кьельдаля [44, 46]. Количество азота, ассоциированного с хитином, рассчитывали в % на сух. вес по формуле:

$$N_{ХИТ} = [C_{ХИТ}/14.5] \% \text{ сух. вес,}$$

где $N_{ХИТ}$ – азот хитина; $C_{ХИТ}$ – концентрация хитина в пробе в %; 14.5 – коэффициент пересчета [46].

Содержание общего фосфора ($P_{общ}$) определяли методом атомно-эмиссионной спектроскопии с индуктивно связанной плазмой с использованием спектрометра iCAP-6500 Duo (Thermo Scientific, США). Разложение анализируемых образцов проводили в смеси концентрированных HNO_3 и H_2O_2 в соотношении 3 : 1 с использованием автоклава Анкон-АТ-2 (Россия) [37–39].

Содержания органического углерода (ОУ) в зоопланктоне рассчитывали в % на сух. вес с использованием уравнения:

$$ОУ = [(C_B \times 0.533) + (C_J \times 0.772) + (C_{УГВ} \times 0.422) + (C_{ХИТ} \times 0.473)] \% \text{ сух. веса,}$$

где C_B – содержание белков в пробе в %; C_J – содержание жиров в пробе в %; $C_{УГВ}$ – содержание углеводов и их дериватов в пробе в %; $C_{ХИТ}$ – содержание хитина в пробе в %. Коэффициенты для жиров (0.772), белков (0.533), углеводов (0.422) и хитина (0.473) являются средней долей ОУ в соответствующих биохимических компонентах [46].

Содержание энергии в зоопланктоне ($E_{ЗР}$) рассчитывали в Джоулях (Дж) на миллиграмм сухого веса с использованием уравнения:

$$E_{ЗР} = [(C_B \times 21.4) + (C_J \times 35.6) + (C_{УГВ} \times 17.2) + (C_{ХИТ} \times 17.2)] \text{ Дж мг}^{-1} \text{ сух. веса,}$$

где C_B – концентрация белков в мг на 1 мг пробы; C_J – концентрация жиров в мг на 1 мг пробы; $C_{УГВ}$ – концентрация углеводов и их дериватов в мг на 1 мг пробы; $C_{ХИТ}$ – концентрация хитина в мг на 1 мг пробы. Энергетические эквиваленты 35.6 Дж на 1 мг жиров, 21.4 Дж на 1 мг белков и 17.2 Дж на 1 мг углеводов являются коэффициентами пересчета, рекомендованными для зоопланктона [17, 46]. Энергетический вклад хитина оценивали с использованием того же коэффициента пересчета, что и для углеводов (17.2) [24].

Статистическую обработку данных производили с помощью пакета программ Statistica 10. Результаты представляли в виде средних значений и их ошибок ($x \pm mx$).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Содержание золы в зоопланктоне Карского моря было высоким и варьировало от 9.45 до 21.91% сух. веса (табл. 1). Полученные результаты, вероятно, отражают гетерогенность видового состава сообщества, а также свидетельствуют о присутствии в пробах организмов зоопланктона с плотным и сильно кальцинированным экзоскелетом [45]. Низкие значения зольности характерны для копепод (2–5%) и эвфаузиид (8–10%), тогда как у некоторых планктонных амфипод содержание золы может достигать ~20%, а у планктонных моллюсков до ~40% [43, 46]. Ранее нами было показано, что даже незначительное количество птеропод *Limacina helicina* в составе сообщества зоопланктона моря Лаптевых увеличивало зольность пробы в 2–2.5 раза [38]. Высокое содержание золы в нашем случае может быть объяснено как отсутствием мелкой фракции зоопланктона, так и значительным количеством крылоногих моллюсков и амфипод в пробах, собранных сетью Бонго.

Белки были доминирующими органическими соединениями биохимического состава зоопланктона Карского моря (табл. 1). Их содержание изменялось от 26.81 до 60.51% и в среднем составляло 43.39% сух. веса. Несмотря на то, что концентрация белков может сильно различаться между таксономическими группами и видами зоопланктона, полученные нами результаты и диапазон их варьирования хорошо согласуются с литературными данными [12, 15, 24, 33, 45, 46]. Практически для всех групп арктического морского зоопланктона, за исключением желетелых, среднее содержание белков всегда высокое и составляет ~40–50% сух. веса [45]. В то же время для

Таблица 1. Содержание золы и основных биохимических компонентов (в % сух. веса) в зоопланктоне Карского моря (размерная фракция >500 мкм)

Зола	Белки	Жиры	Углеводы и их дериваты	Хитин
18.78 ± 1.39 9.45–21.91	43.39 ± 2.57 26.81–60.51	26.67 ± 2.28 15.84–46.97	4.91 ± 0.49 1.72–8.41	3.68 ± 0.37 2.12–6.16

Примечание (здесь и далее): над чертой – среднее значение и стандартная ошибка, под чертой – минимальное и максимальное значение.

некоторых видов хетогнат (*Parasagitta elegans*) и крылоногих моллюсков (*Limacina helicina*), широко распространенных в водах Арктического бассейна, концентрация белков может быть еще выше и достигать 70–77% сух. веса. [33, 42, 45]. Необходимо отметить, что содержание белков, как и биохимический состав зоопланктона в целом, имеют существенные видовые и сезонные различия [45]. Однако вне зависимости от условий среды обитания, сезона года и таксономического состава сообщества, протеины практически всегда являются основным классом органических соединений зоопланктона [20, 24, 32]. Это отражает их ведущую роль в пластическом обмене у живых организмов моря [18].

Липиды были вторым по представленности компонентом биохимического состава зоопланктона Карского моря, их доля в среднем составила 26.67% сух. веса (табл. 1). Полученные нами результаты сопоставимы с ранее опубликованными данными для этого региона. Средняя концентрация липидов в некоторых видах эстуарного (*Limnocalanus macrurus* и *Senecella siberica*) и морского (*Calanus* spp.) зоопланктона Карского моря составляла 27.4% [39].

В морских экосистемах высоких широт накопление липидов зоопланктоном имеет большое значение и характеризуется выраженной сезонной и видовой изменчивостью [12, 15, 17, 46]. Минимальная концентрация жиров наблюдается в конце полярной зимы, когда в условиях прекращения или существенного сокращения поступления пищи извне наиболее полно расходуются энергетические резервы организма [27, 36]. Максимальное содержание регистрируется, как правило, в конце вегетационного сезона (летне-осенний период), когда за счет обилия пищи организмам удается вновь накопить достаточное количество резервных жиров [27, 45].

Наряду с сезонными различиями для арктического зоопланктона характерны значительные видовые особенности липидного обмена. Максимальное содержание жиров отмечено у каланоидных видов копепоид, в жизненном цикле которых имеется диапауза. Доля липидов у них может достигать до 50–70% сух. веса [51]. В целом, в пределах таксономических групп зоопланктона кон-

центрация жиров варьирует в очень широком диапазоне: копепоиды – от 20 до 70% сух. веса, эвфаузииды – от 15–20 до 50% сух. веса, птероподы – от 17 до 25% сух. веса, хетогнаты – от 10–15 до 20–25% сух. веса [27, 43, 45]. Минимальные значения характерны для желетелого зоопланктона, у которого количество липидов составляет от <5 до 10% сух. веса [45].

Углеводы и их дериваты были незначительными компонентами биохимического состава зоопланктона. Их концентрация варьировала от 1.72 до 8.41% и в среднем составила 4.91% сух. веса (табл. 1). В целом, считается, что в морском зоопланктоне содержание углеводов низкое (~2% сух. веса) [46] и они не формируют в организме существенного резерва питательных веществ [48]. Однако было показано, что возможно кратковременное увеличение их концентрации (>10% сух. веса) [44, 50], связанное с изменением обилия пищи и/или рациона питания [48, 49]. В арктических условиях среды это приурочено, как правило, к непродолжительному периоду цветения водорослей, для которых углеводы являются важным компонентом биохимического состава клеток (~20–30% сух. веса) [50].

Наши исследования проводились в период арктической весны, сопровождавшейся интенсивным развитием фитопланктона в Карском море [11]. Полученные нами более высокие значения суммарного содержания нехитиновых углеводов и их дериватов (до 8.4% – максимум, в среднем 4.9%), с одной стороны, могли быть связаны с механическим попаданием клеток фитопланктона в пробу вместе с содержимым кишечника растительноядных видов зоопланктона [34]. С другой стороны, могли отражать биохимическую реакцию сообщества зоопланктона на цветение водорослей [49, 50].

Хитин представляет собой природный биополимер из группы азотсодержащих полисахаридов и является важным структурным компонентом экзоскелета беспозвоночных животных. Его средняя концентрация в зоопланктоне Карского моря была невысокой и составила 3.68% сух. веса (табл. 1). Содержание хитина характеризуется межвидовыми различиями, поэтому варьирование его концентрации в пробах смешенного зоопланктона

определяется, главным образом, видовым составом сообщества [35].

Содержание ОУ, аккумулированного в зоопланктоне Карского моря, изменялось от 43.59 до 58.42% сух. веса, составляя в среднем $47.52 \pm 1.12\%$ сух. веса (табл. 2). Полученные значения и диапазон их варьирования хорошо согласуются с ранее опубликованными результатами как прямых измерений ОУ в зоопланктоне Карского моря ($49.5 \pm 4.8\%$) [37], эстуария р. Обь (~50.7%) [39] и моря Лаптевых ($55.31 \pm 1.9\%$) [38], так и с данными аналогично рассчитанного содержания ОУ в зоопланктоне Белого, Баренцева, Северного морей (~45.5% сух. веса) [4] и Северной части Тихого океана (от 40 до 65% сух. веса) [43].

Количество органического углерода, аккумулированного в отдельных компонентах биохимического состава зоопланктона Карского моря (табл. 2), свидетельствует о доминирующей роли не только жиров, но и белков, в качестве соединений, используемых зоопланктоном для накопления ОУ.

Содержание $N_{\text{общ}}$ изменялось в диапазоне от 4.71 до 9.83%, составляя в среднем $7.34 \pm 0.39\%$ сух. веса (табл. 3). Его концентрация у различных таксономических групп зоопланктона варьирует в довольно широких пределах (от 1.5–2 до 15–20% сух. веса) [46, 54]. Содержание неорганических форм азота в зоопланктоне очень маленькое, поэтому метод Кьельдаля, фактически, позволяет определять органический азот, основное количество которого приходится на белковую фракцию [44, 54]. К биохимическим компонентам зоопланктона, содержащим органические формы небелкового азота, относятся, главным образом, хитин и свободные аминокислоты, а также амины, нуклеиновые кислоты, производные холина и др. [54]. Однако их вклад в $N_{\text{общ}}$, за исключением хитина, невелик. За счет более высокого содержания хитина у некоторых видов зоопланктона концентрация небелкового азота может увеличиваться до 10–20% от $N_{\text{общ}}$ [46]. В зоопланктоне Карского моря содержание $N_{\text{хит}}$ было низким и варьировало от 0.15 до 0.42% сух. веса (в среднем $0.25 \pm 0.03\%$), что составляло всего ~3.5% от $N_{\text{общ}}$.

Азот является неотъемлемым элементом всех живых организмов и участвует в интенсивном биогеохимическом круговороте. Активно питающийся зоопланктон ассимилирует из пищи на рост только ~25–27% азота. Большая его часть выделяется в окружающую среду с фекальными пеллетами (~37–38%) и в виде жидких азотсодержащих метаболитов (~35%), пополняя резерв растворенного и взвешенного ОВ в океане [14, 50, 54]. Соединения азота, аккумулированные в морской биоте, по степени биохимической подвижности разделяются на лабильные и прочно связанные формы. Подавляющая часть $N_{\text{общ}}$ в зоопланктоне

Таблица 2. Количество органического углерода (в % сух. веса), аккумулированного в зоопланктоне Карского моря и вклад отдельных биохимических компонентов

Биохимический компонент	ОУ
Белки	23.13 ± 1.37
	14.29–32.25
Жиры	20.59 ± 1.76
	12.23–36.26
Углеводы и их дериваты	2.07 ± 0.21
	0.73–3.55
Хитин	1.74 ± 0.18
	1.0–2.91
Общее содержание	47.52 ± 1.12
	43.59–58.42

Таблица 3. Концентрация общего азота и фосфора (в % сух. веса) и соотношение основных биогенных элементов в зоопланктоне Карского моря

$N_{\text{общ}}$	$P_{\text{общ}}$	C : N	C : P	N : P
7.34 ± 0.39	0.70 ± 0.05	6.6 ± 0.4	70.0 ± 5.78	10.5 ± 0.35
4.71–9.83	0.4–1.1	4.9–9.6	45.4–112.6	8.3–13.2

легко гидролизуются. Это, как правило, азот белков, нуклеиновых кислот, свободных аминокислот, который сразу после гибели организмов быстро вступает в рециклинг в водном столбе. Азот хитина, наоборот, гидролизуются значительно труднее [50]. В природной среде он способен вновь ассимилироваться биотой только после ферментативной минерализации хитина [16]. У зоопланктона количество органического углерода и азота, аккумулированного в хитине несопоставимо мало по сравнению с белками [54]. Однако в морских экосистемах хитин является важным источником органических форм углерода и азота для некоторых групп гетеротрофных бактерий [13, 16]. При этом после гибели зоопланктона, наиболее интенсивные процессы минерализации биохимических компонентов ОВ, содержащих органические формы азота и углерода, разнесены в пространстве и времени. В экосистемах холодных арктических морей хитин, синтезируемый многочисленными ракообразными, утилизируется медленнее, чем в более теплых районах океана. Ферментативный гидролиз планктоногенного хитина до простых сахаров, биохимически доступных для биоты, протекает, главным образом, в наддонной области и/или верхнем слое донных осадков. Связано это с тем, что численность гетеротрофных бактерий, обладающих хи-

тинолитической активностью, здесь многократно выше по сравнению с водным столбом [13].

Содержание $P_{\text{общ}}$ в зоопланктоне варьировало от 0.4 до 1.1% и в среднем составило $0.70 \pm 0.04\%$ сух. веса (табл. 3). Полученные нами результаты сопоставимы с ранее опубликованными данными по концентрации $P_{\text{общ}}$ в смешанном зоопланктоне Карского моря ($\sim 0.83\%$), заливов Новой Земли ($\sim 0.89\%$) и в смешанном растительном зоопланктоне моря Лаптевых ($\sim 0.62\%$) [37–39]. В настоящее время имеется явный недостаток данных об уровнях содержания фосфора в морском зоопланктоне. Количество работ по сравнению с широко исследуемым углеродом и азотом существенно меньше [22, 46]. Согласно имеющейся информации, концентрация фосфора в зоопланктоне чаще всего меньше 1%. Однако, несмотря на невысокие значения, фосфор занимает центральное место в энергетическом обмене, синтезе белков, фосфолипидов и скелетного материала у живых организмов [46]. Фосфор и его неорганические производные являются составной частью нуклеиновых кислот, ферментов и биохимических компонентов разного энергетического уровня (аденозин три-, два- и монофосфат). Относительное количество последних характеризует метаболическую активность организмов [50].

В зоопланктоне Карского моря концентрация фосфора в значительной степени контролировалась общим содержанием белков. Сильная положительная корреляция Пирсона между белками и фосфором ($r_p = 0.91$; $p \leq 0.001$; $n = 22$) и отрицательная корреляция между липидами и фосфором ($r_p = -0.69$; $p \leq 0.01$; $n = 22$), хитином и фосфором ($r_p = -0.67$; $p \leq 0.01$; $n = 22$), а также отсутствие какой-либо взаимосвязи между углеводами и фосфором ($r_p = 0.10$) указывали на то, что практически весь P был ассоциирован с протеинами зоопланктона и/или участвовал в процессах их синтеза. Активно питающийся зоопланктон использует на рост только $\sim 17\%$ фосфора из пищи. Большая его часть выделяется в окружающую среду. Однако, в отличие от азота, с фекальными пеллетами удаляется только $\sim 23\%$ P, тогда как на долю жидких фосфорсодержащих метаболитов, приходится $\sim 60\%$ (преимущественно в виде PO_4^{3-}) [14, 46, 50].

Фосфор относится к числу биогенных элементов с самым быстрым рециклингом [50]. Несмотря на низкие температуры, во всех арктических и субарктических морях в период активного первичного продуцирования, когда запасы его неорганических форм практически выбраны, наблюдаются высокие скорости регенерации фосфатов из фосфорорганических соединений, поступающих из отмирающей автохтонной органики.

Среднее время рециклинга фосфатов в эвфотическом слое арктических морей колеблется в диапазоне часы-сутки [1].

Стехиометрическое соотношение биогенных элементов. Углерод, азот и фосфор относятся к основным биогенным элементам [21, 53, 54]. Их стехиометрическое соотношение (соотношение Редфилда) широко используется при изучении трофического и осадочного путей переноса ОВ и химических элементов в экосистеме, а также при оценке эффективности рециклинга последних [14, 50]. Организмы обычно имеют согласованные стехиометрические сигнатуры, которые являются уникальными для их таксономических групп [46, 54, 56].

В весенний период соотношение основных биогенных элементов в зоопланктоне Карского моря варьировало в широком диапазоне (табл. 3). Несмотря на отдельные неопределенности в интерпретации взаимосвязи элементного и биохимического состава зоопланктона, соотношение Редфилда дает некоторые представления о состоянии живых организмов. C : N указывает на сдвиги в составе основных биохимических компонентов, особенно белковых и небелковых соединений [14]. Поскольку содержание углеводов в зоопланктоне незначительно, C : N характеризует, главным образом, соотношение между белками и липидами [54, 56]. Для смешанного зоопланктона Карского моря C : N было низким (табл. 3). Для различных таксономических групп зоопланктона Северной части Тихого океана оно варьировало от 3.5 до 13.2 [43, 44], для *Calanus* spp., *Pseudocalanus* sp. и *Acartia clausi* Северного моря от 4.9 до 11.6 [31], а для смешанного зоопланктона Балтийского моря от 6.1 до 13.4 [46]. Более высокие значения, как правило, были приурочены к периоду поздней осени, а низкие – к весне. В целом, уменьшение атомного соотношения углерода и азота отражает сезонное изменение биохимического состава сообщества зоопланктона, связанное со снижением содержания жиров [46, 56].

В отличие от C : N, соотношение C : P и N : P в большей степени отражают физиологическое состояние организма [19, 31, 45]. Результаты некоторых работ в области стехиометрии биогенных элементов живых организмов позволили выдвинуть гипотезу о том, что различия в элементном составе зоопланктона связаны с различиями в удельной скорости их роста (“*growth rate hypothesis*”) [26, 41]. Быстро растущие организмы/виды обычно имеют низкое соотношение C : P и N : P в своей биомассе. Это отражает непропорциональную потребность их клеток в богатой фосфором рибосомальной РНК, поскольку для быстрого роста необходим быстрый синтез белка рибосомами [26]. Это предположение было проверено межвидовым методом с использованием таксо-

нов зоопланктона с различными удельными скоростями роста и внутривидовым методом с использованием разных онтогенетических стадий в пределах одного вида. Полученные данные убедительно подтвердили эту гипотезу [26, 41].

Стехиометрическое соотношение С : Р и N : Р для зоопланктона Карского моря составило 70 и 10.5 соответственно (табл. 3). Установленные значения и диапазон их варьирования были существенно ниже средних величин, характерных для арктических видов зоопланктона из Ослофьорда (C_{149.2} : Р и N_{22.8} : Р) и Море Бофорта (C_{168.3} : Р и N_{29.1} : Р) [22, 31]. Полученные соотношения С : Р и N : Р в сочетании с данными по корреляции содержания белка и Р в зоопланктоне, вероятно, отражали особенности функционального состояния сообщества в весенний период, когда в экосистеме Карского моря протекали наиболее интенсивные процессы роста и развития живых организмов пелагиали [11].

Пространственные различия стехиометрического соотношения биогенных элементов у смешанного зоопланктона также могут быть связаны с неоднородностью видового, полового, возрастного состава сообщества и зависеть от типа питания видов [31, 43].

Содержание энергии в зоопланктоне Карского моря варьировало от 18.3 до 25.58 Дж мг⁻¹, в среднем составляя 20.25 Дж мг⁻¹ сух. веса (табл. 4). Считается, что запас энергии определяется, главным образом, концентрацией жиров, поскольку их энергетические эквиваленты существенно выше, чем у белков и углеводов [17, 46]. Отклонение от этого может быть связано с изменением биохимического состава гидробионтов и в некоторой степени отражать их физиологическое состояние [12]. За счет высокого содержания белков (табл. 1) их вклад в содержание общей энергии, аккумулированной в зоопланктоне Карского моря в весенний период, был сопоставим с вкладом жиров (табл. 4). На их долю в общем количестве энергии приходилось ~46 и ~47% соответственно, тогда как на сумму углеводов их дериватов и хитина ~7%. Наши результаты согласуются с выводом о том, что углеводы у морского зоопланктона не представляют значительного энергетического резерва [45, 49].

Одним из основных факторов, влияющих на интенсивность энергетического обмена, является обеспеченность пищей. От условий питания зависит скорость роста организмов зоопланктона и интенсивность накопления ими резервных жиров [27, 36]. Сезонное изменение биохимического состава арктического зоопланктона определяет наиболее высокое содержание энергии в организмах в период позднего лета—осени. Пространственно-временная изменчивость количества энергии, аккумулированной сообществом

Таблица 4. Количество энергии (в Дж мг⁻¹ сух. веса), аккумулированной в зоопланктоне Карского моря и вклад отдельных биохимических компонентов

Биохимический компонент	Энергия
Белки	9.29 ± 0.55
	5.74–12.95
Жиры	9.49 ± 0.81
	5.64–16.72
Углеводы и их дериваты	0.84 ± 0.09
	0.3–1.45
Хитин	0.63 ± 0.06
	0.36–1.06
Общее количество	20.25 ± 0.53
	18.3–25.58

зоопланктона, напрямую зависит от его видового состава. Самые высокие значения содержания энергии характерны для пелагических копепод (до 25–27 Дж мг⁻¹ сух. веса), а наименьшие для медуз и гребневиков (~3.5–8.5 Дж мг⁻¹ сух. веса). Эвфаузииды и гиперииды содержат ~20–22 Дж мг⁻¹, хетогнаты ~18–20 Дж мг⁻¹, а крылоногие моллюски ~15–19 Дж мг⁻¹ сух. веса [12, 15, 33, 45].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Несмотря на хорошую изученность структурной, функциональной и трофической организации сообщества зоопланктона Карского моря, полученные результаты исследования впервые дают общее представление о его биохимическом составе и количестве содержащейся энергии.

Наши данные позволяют заключить, что в весенний период белки являлись доминирующим классом органических соединений. За счет своего высокого содержания они практически в равных долях с жирами обеспечивали формирование основного запаса органического углерода и энергии в зоопланктоне. Вклад резервных и структурных углеводов при этом был минимален.

Анализ данных по содержанию и стехиометрическому соотношению основных биогенных элементов показал хорошие индикаторные возможности их использования для комплексной оценки состояния сообщества. Низкие значения атомного отношения углерода и азота отражали особенности биохимического состава зоопланктона и были связаны со снижением содержания жиров в весенний период.

Имеется достаточно большое количество информации о плотности энергии у отдельных, как правило, массовых и относительно легко доступных таксонов арктического зоопланктона. Однако

эти данные не учитывают энергетику сообщества в целом, что затрудняет оценку общих энергетических потоков в экосистеме. Представленные материалы показывают пространственные различия в количестве энергии, аккумулированной сообществом зоопланктона Карского моря в весенний период. Учитывая сезонные изменения его биохимического состава можно ожидать существенного увеличения накопления энергии в летне-осенний период.

В целом, результаты настоящей работы весьма актуальны. Зафиксированы параметры биохимического состава и биоэнергетического состояния сообщества в наименее изученный период схода сезонного льда. Дальнейшие исследования, которые будут проводиться в Карском море, опираясь на полученные данные, будут отражать динамику возможных изменений. Это очень важно для понимания закономерностей функционирования пелагической экосистемы Карского моря и необходимо учитывать при моделировании биоэнергетических процессов, сопровождающих трофические и осадочные пути переноса ОВ.

Благодарности. Авторы благодарят научный состав и команду 76-го рейса НИС “Академик Мстислав Келдыш” за профессиональную помощь и поддержку при проведении исследований. Особую благодарность авторский коллектив выражает рецензенту статьи за проявленный интерес к работе, высказанные ценные замечания и предложения.

Источники финансирования. Работа выполнена в рамках государственного задания ИО РАН (Тема № 0128-2019-0011, организация и финансирование морских экспедиционных исследований) при финансовой поддержке РФФ (Проект № 18-77-00064, определение содержания основных биогенных элементов) и РФФИ (Проект № 18-05-60214 определение компонентов биохимического состава зоопланктона).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агатова А.И., Лапина Н.М., Торгунова Н.И. Скорость трансформации органического вещества в экосистемах арктических морей // Арктика и Антарктика / Ред. В.М. Котляков. М.: Наука, 2004. Вып. 3 (37). С. 171–195.
2. 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.
3. Буренков В.И., Васильков А.П. О влиянии материкового стока на пространственное распределение гидрологических характеристик вод Карского моря // Океанология. 1994. Т. 34. № 5. С. 652–661.
4. Виноградов А.П. Химический состав морского планктона // Труды ВНИРО. 1938. Т.7. С. 97–112.
5. Дриц А.В., Кравчишина М.Д., Пастернак А.Ф. и др. Роль зоопланктона в вертикальном потоке вещества в Карском море и море Лаптевых в осенний сезон // Океанология. 2017. Т. 57. № 6. С. 934–948.
6. Зацепин А.Г., Завьялов П.О., Кременецкий В.В. и др. Поверхностный опресненный слой в Карском море // Океанология. 2010. Т. 50. № 5. С. 698–708.
7. Пастернак А.Ф., Дриц А.В., Кравчишина М.Д. и др. Вклад зоопланктона в вертикальный поток вещества в морях Сибирской Арктики // Докл. РАН. 2017. Т. 477. №. 3. С. 380–383.
8. Полухин А.А., Маккавеев П.Н. Особенности распространения материкового стока по акватории Карского моря // Океанология. 2017. Т. 57. № 1. С. 25–37.
9. Суханова И.Н., Флинт М.В., Мошаров С.А. и др. Структура сообществ фитопланктона и первичная продукция в Обском эстуарии и на прилежащем Карском шельфе // Океанология. 2010. Т. 50. № 5. С. 785–800.
10. Флинт М.В. 54-й экспедиционный рейс научно-исследовательского судна “Академик Мстислав Келдыш” в Карское море // Океанология. 2010. Т. 50. № 5. С. 677–682.
11. Флинт М.В., Поярко С.Г., Римский-Корсаков Н.А. и др. Экосистемы морей Сибирской Арктики – 2019: весенние процессы в Карском море (76-й рейс научно-исследовательского судна “Академик Мстислав Келдыш”) // Океанология. 2020. Т. 60. № 1. С. 154–157.
12. Шершнева В.И., Коваль М.В. Калорийность массовых видов зоопланктона и ихтиопланктона Прикамчатских вод // Изв. ТИНРО. 2004. Т. 139. С. 349–369.
13. Шумская Н.В., Узбекова О.Р., Новиков В.Ю. и др. Роль микроорганизмов в поддержании баланса хитина в водах Баренцева моря // Прикладная биохимия и микробиология. 2016. Т. 52. № 5. С. 550–556.
14. Alcaraz M., Almeda R., Calbet A. et al. The role of arctic zooplankton in biogeochemical cycles: respiration and excretion of ammonia and phosphate during summer // Polar Biology. 2010. V. 33. P. 1719–1731.
15. Bamstedt U. Chemical composition and energy content // The Biological Chemistry of Marine Copepods / Eds. Corner, E.D.S., O'Hara, S.C.M. New York: Oxford University Press, 1986. P. 1–58.
16. Beier S., Bertilsson S. Bacterial chitin degradation – mechanisms and ecophysiological strategies // Frontiers in Microbiology. 2013. V. 4. P. 149.
17. Beukema J.J. Caloric values of marine invertebrates with an emphasis on the soft parts of marine bivalves // Oceanography and Marine Biology: an annual review. 1997. V. 5. P. 387–414.
18. Carlotti F., Krause M., Radach G. Growth and development of *Calanus finmarchicus* related to the influence of temperature: Experimental results and conceptual model // Limnol. Oceanogr. 1993. V. 38. № 6. P. 1125–1134.
19. Carrillo P., Villar-Argaiz M., Medina-Sánchez J.M. Relationship between N: P ratio and growth rate during the life cycle of calanoid copepods: an in situ measure-

- ment // Journal of Plankton Research. 2001. V. 23. № 5. P. 537–547.
20. *Chen C.-T., Bănaru D., Carlotti F. et al.* Seasonal variation in biochemical and energy content of size-fractionated zooplankton in the Bay of Marseille (North-Western Mediterranean Sea) // J. of Marine Systems. 2019. V. 199. P. 103223.
 21. *Clarke A., Holmes L.J., Gore D.J.* Proximate and elemental composition of gelatinous zooplankton from the Southern Ocean // J. of Experimental Marine Biology and Ecology. 1992. V. 155. 1. P. 55–68.
 22. *Connelly T.L., Deibel D., Parrish C.C.* Elemental composition, total lipid content, and lipid class proportions in zooplankton from the benthic boundary layer of the Beaufort Sea shelf (Canadian Arctic) // Polar Biology. 2012. V. 35. P. 941–957.
 23. *Dittmar T., Kattner G.* The biogeochemistry of the river and shelf ecosystem of the Arctic Ocean: a review // Marine Chemistry. 2003. V. 83. № 3–4. P. 103–120.
 24. *Donnelly J., Torres J.J., Hopkins T.L. et al.* Chemical composition of Antarctic zooplankton during austral fall and winter // Polar Biology. 1994. V. 14. № 3. P. 171–183.
 25. *Edwards M.* Plankton and Global Change // Marine Plankton: A Practical Guide to Ecology, Methodology, and Taxonomy / Eds. Castellani C. and Edwards, M. Oxford: Oxford University Press, 2017. P. 67–80.
 26. *Elser J.J., Sterner R.W., Gorokhova E.A. et al.* Biological stoichiometry from genes to ecosystems // Ecology letters. 2000. V. 3. №6. P. 540–550.
 27. *Falk-Petersen S., Mayzaud P., Kattner G. et al.* Lipids and life strategy of Arctic Calanus // Marine Biology Research. 2009. V. 5. № 1. P. 18–39.
 28. *Folch J., Lees M., Sloane-Stanley G.H.* A simple method for the isolation and purification of total lipides from animal tissues // The J. of biological chemistry. 1957. V. 226. № 1. P. 497–509.
 29. *Frederiksen M., Edwards M., Richardson A.J. et al.* From plankton to top predators: bottom-up control of a marine food web across four trophic levels // J. of Animal Ecology. 2006. V. 75. №. 6. P. 1259–1268.
 30. *Gaye B., Fahl K., Kodina L.A. et al.* Particulate matter fluxes in the southern and central Kara Sea compared to sediments: Bulk fluxes, amino acids, stable carbon and nitrogen isotopes, sterols and fatty acids // Continental Shelf Research. 2007. V. 27. № 20. P. 2570–2594.
 31. *Gismervik I.* Stoichiometry of some marine planktonic crustaceans // J. of Plankton Research. 1997. V. 19. № 2. P. 279–285.
 32. *Harmelin-Vivien M., Bănaru D., Dromard C.R. et al.* Biochemical composition and energy content of size-fractionated zooplankton east of the Kerguelen Islands // Polar Biology. 2019. V. 42. № 3. P. 603–617.
 33. *Ikeda T.* Chemical composition and nutrition of zooplankton in the Bering Sea // Biological oceanography of the northern North Pacific Ocean / Ed. Takenouti A.Y. Tokyo: Idemitsu Shoten, 1972. P. 433–442.
 34. *Jagadeesan L., Arivuselvan N., Thirumaran G. et al.* Biomass and Biochemical Composition of Zooplankton along the Arabian Sea, West Coast of India // Advance Journal of Food Science and Technology. 2010. V. 2(2). P. 96–99.
 35. *Jeuniaux C., Voss-Foucart M.F.* Chitin biomass and production in the marine environment // Biochemical Systematics and Ecology. 1991. V. 19. № 5. P. 347–356.
 36. *Lee R., Hagen W., Kattner G.* Lipid storage in marine zooplankton // Marine Ecology Progress Series. 2006. V. 307. № 1863. P. 273–306.
 37. *Lobus N.V.* Elemental composition of zooplankton in the Kara Sea and the bays on the eastern side of Novaya Zemlya // Oceanology. 2016. V. 56. № 6. P. 809–818.
 38. *Lobus N.V., Arashkevich E.G., Flerova E.A.* Major, trace, and rare-earth elements in the zooplankton of the Laptev Sea in relation to community composition // Environmental Science and Pollution Research. 2019. V. 26. № 22. P. 23044–23060.
 39. *Lobus N.V., Drits A.V., Flint M.V.* Accumulation of Chemical Elements in the Dominant Species of Copepods in the Ob Estuary and the Adjacent Shelf of the Kara Sea // Oceanology. 2018. V. 58. №. 3. P. 405–415.
 40. *Lowry O.H., Rosebrough N.J., Farr A.L. et al.* Protein measurement with the Folin phenol reagent // The J. of biological chemistry. 1951. V. 193. P. 265–275.
 41. *Main T.M., Dobberfuhl D.R., Elser J.J.* N : P stoichiometry and ontogeny of crustacean zooplankton: a test of the growth rate hypothesis // Limnology and Oceanography. 1997. V. 42. №. 6. P. 1474–1478.
 42. *Mayzaud P., Martin J.L.M.* Some aspects of the biochemical and mineral composition of marine plankton // J. of Experimental Marine Biology and Ecology. 1975. V. 17. № 3. P. 297–310.
 43. *Omori M.* Weight and chemical composition of some important oceanic zooplankton in the North Pacific Ocean // Marine Biology. 1969. V. 3. № 1. P. 4–10.
 44. *Omori M., Ikeda T.* Methods in Marine Zooplankton Ecology. New York: John Wiley, 1984. 322 p.
 45. *Percy J.A., Fife F.J.* The Biochemical Composition and Energy Content of Arctic Marine Macrozooplankton // Arctic. 1981. V. 34. № 4. P. 307–313.
 46. *Postel L., Fock H., Hagen W.* Biomass and abundance // Zooplankton Methodology Manual / Eds. Harris R., Wiebe P., Lenz J. et al. London: Academic Press, 2000. P. 83–192.
 47. *Raymont J.E.G., Austin J., Linford E.* Biochemical Studies on Marine Zooplankton: I. The Biochemical Composition of *Neomysis integer* // ICES J. of Marine Science. 1964. V. 28. № 3. P. 354–363.
 48. *Raymont J.E.G., Conover R.J.* Further investigations on the carbohydrate content of marine zooplankton // Limnology and Oceanography. 1961. V. 6. № 2. P. 154–164.
 49. *Raymont J.E.G., Srinivasagam R.T., Raymont J.K.B.* The Biochemical Composition of *Euphausia superba* // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 1971. V. 51. № 3. P. 581–588.
 50. *Romankevich E.A.* Geochemistry of organic matter in the Ocean. Berlin: Springer, 1984. 334 p.
 51. *Scott C.L., Kwasniewski S., Falk-Petersen S.* Lipids and life strategies of *Calanus finmarchicus*, *Calanus glacialis* and *Calanus hyperboreus* in late autumn, Kongsfjorden,

- Svalbard // *Polar Biology*. 2000. V. 23. № 7. P. 510–516.
52. Siberian river run-off in the Kara Sea: Characterisation, Quantification, Variability, and Environmental Significance / Stein R., Fahl K., Fütterer D.K. et al. Amsterdam: Elsevier Science, 2003. 496 p.
53. *Steinberg D.K., Landry M.R.* Zooplankton and the Ocean Carbon Cycle // *Annual review of marine science*. 2017. V. 9. № 1. P. 413–444.
54. *Steinberg D.K., Saba G.K.* Nitrogen Consumption and Metabolism in Marine Zooplankton // *Nitrogen in the Marine Environment* / Eds. Capone D.G., Bronk D.A., Mulholland M.R. et al. Elsevier Inc., 2008. P. 1135–1196.
55. *Tang K.W., Elliott D.T.* Copepod Carcasses: Occurrence, fate and Ecological Importance // *Copepods: Diversity, Habitat and Behavior* / Ed. Seuront L. Nova Science, Incorporated, 2014. P. 255–278.
56. *Vollenweider R.A.* Elemental and biochemical composition of plankton biomass; some comments and explorations // *Archiv für Hydrobiologie*. 1985. V. 105. № 1. P. 11–29.

Biochemical Composition and Energy Content in the Zooplankton of the Kara Sea

N. V. Lobus^{a, #}, M. V. Flint^a, E. A. Flerova^b, Ya. V. Shcheglova^a

^a*Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

^b*Demidov Yaroslavl State University, Yaroslavl, Russia*

[#]*e-mail: lobus.nikolay@gmail.com*

This article presents a dataset on ash, proteins, fats, carbohydrates, chitin, organic carbon (OC), total nitrogen (TN) and total phosphorus (TP) contents, macronutrients ratio (C, N, and P) and energy content of zooplankton (size fraction >500 μm) from the Kara Sea. Zooplankton samples were collected at 22 stations during the 76th interdisciplinary cruise of the R/V “Akademik Mstislav Keldysh” in July 2019. Proteins constituted the main component of zooplankton dry weight ($43.39 \pm 2.57\%$ DW) while lipids amounted to $26.67 \pm 2.28\%$ DW and carbohydrates reached $4.91 \pm 0.49\%$ DW. Ash and chitin contents were $18.78 \pm 1.39\%$ and $3.68 \pm 0.37\%$ DW, respectively. The concentrations of the macronutrients (C, N, and P) corresponded to the values of Arctic zooplankton and averaged $47.52 \pm 1.12\%$ for OC, $7.34 \pm 0.39\%$ for TN and $0.70 \pm 0.04\%$ for TP of dry weight. The contribution of the individual components of the biochemical composition of zooplankton of the Kara Sea to the total OC revealed the dominant role of not only lipids but also proteins as compounds used by zooplankton in organic carbon accumulation. The Redfield ratio varied widely. The average values of $C_{6,6} : N$, $C_{70} : P$ and $N_{10,5} : P$ were low and reflected certain features of the biochemical composition of the Kara Sea zooplankton community in the spring. The energy content of zooplankton of the Kara Sea ranged from 18.3 to 25.58 J mg⁻¹ and averaged 20.25 ± 0.53 J mg⁻¹ DW. The proportion of lipids and proteins in the total energy reserve of zooplankton were ~47 and ~46%, respectively, while the share of carbohydrates, their derivatives and chitin amounted to ~7%.

Keywords: Arctic ecosystems, Kara Sea, Zooplankton, Biochemical composition, Redfield ratio, Energy content