

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

На правах рукописи

МАРТЫНОВА
Дарья Михайловна

ПИТАНИЕ МАССОВЫХ ВИДОВ КОПЕПОД
НАДСЕМЕЙСТВА *Centropagoidea*
В БЕЛОМ МОРЕ

03.00.18 - гидробиология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург
2004

Работа выполнена в Зоологическом институте Российской академии наук

Научные руководители:

Доктор биологических наук **Виктор Яковлевич Бергер**
Кандидат биологических наук **Алексей Александрович Сухотин**

Официальные оппоненты:

Доктор биологических наук **Марина Борисовна Иванова**
Кандидат биологических наук **Елена Германовна Арашкевич**

Ведущая организация:

Санкт-Петербургский государственный университет

Защита состоится «17» ноября 2004 г. в 14 час.
на заседании специального совета Д 002.223.02
при Зоологическом институте РАН
(199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 1, факс 8(812)3282941)

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке
Зоологического института РАН.

Автореферат разослан «14» октября 2004 г.

Ученый секретарь
специализированного совета
кандидат биологических наук



Валентина Григорьевна Сиделева

2005-4
15753

889306

3

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Исследование организации и функционирования экосистем невозможно без изучения трофических взаимодействий элементов сообщества. Тепловодные веслоногие ракообразные надсемейства Centropagoidea (*Acartia bifilosa*, *Centropages hamatus*, *Temora longicornis*) играют важную роль в пелагических экосистемах Белого моря. Обильно развиваясь в период гидрологического лета в верхних слоях пелагиали, они активно потребляют различные частицы сестона. В теплое время года, когда холодноводные каляиды (*Pseudocalanus minutus*, *Metridia longa* и *Calanus glacialis*) практически не присутствуют в поверхностных слоях воды, рачки изучаемых видов остаются основными потребителями фито- и микрозоопланктона.

Особенности питания беломорских копепод малоизучены. Имеются немногочисленные сведения о питании рачков старших копеподитных стадий холодноводных видов *C. glacialis* и *M. longa* (Перуева, 1971, 1976, 1982, 1984; Арашкевич, Дриц, 1984; Арашкевич, Сергеева, 1991). В то же время, особенности питания рачков н/с Centropagoidea в Белом море до сих пор не получили освещения в литературе.

Цель настоящей работы - изучение процессов питания и оценка вклада копепод н/с Centropagoidea в потоки органического вещества в пелагических экосистемах Белого моря. В соответствии с поставленной целью решались следующие задачи:

1. Определить скорость потребления пищи и ее качественный состав;
2. Определить скорость выделения фекальных pellets;
3. Определить энергетические и некоторые биохимические характеристики рачков, потребляемой пищи и фекальных pellets;
4. Изучить динамику плотности популяций массовых видов зоопланктона верхнего слоя пелагиали Белого моря.

Научная новизна. В работе изучены основные характеристики питания рачков н/с Centropagoidea в Белом море. Впервые описан способ добывания пищи и ее состав, а также тип питания (принадлежность рачка к определенной трофической группе) копепод трех массовых тепловодных видов. Впервые определены скорости питания на натуральном сестоне в условиях, близких к естественным, оценено влияние некоторых биотических (вид, стадия развития, концентрация пищи) и абиотических (освещенность, температура) факторов на скорость питания. Разработаны схемы экспериментов, позволяющие наиболее точно охарактеризовать питания копепод в условиях, приближенном к естественным. Впервые определено содержание белков, липидов, жирных кислот, а также органических углерода и азота в рачках и установлена взаимосвязь этих параметров с особенностями жизненного цикла. Впервые установлены скорости образования и погружения pellets различных типов, а



также проанализировано их распределение в пелагиали Белого моря. Впервые оценен поток органического вещества, проходящего через сообщества копепоид н/с Centropagoidea в Белом море.

Теоретическое и практическое значение. Методы, примененные в данной работе (комплексное изучение типа питания и состава пищи различными методами, методики постановки экспериментов в условиях, приближенных к *in situ*, схемы расчета потока вещества), могут быть использованы при работе с другими видами копепоид. Выявленные особенности питания и биохимического состава необходимы для дальнейшего исследования взаимосвязи этих характеристик и жизненного цикла изученных видов. Полученные в работе значения потока органического вещества, проходящего через сообщества беломорских копепоид н/с Centropagoidea, в дальнейшем могут быть использованы при расчетах потоков вещества и энергии в экосистемах Белого моря.

Апробация работы. Результаты были доложены на I международной конференции "Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера" (Архангельск, 1998), II международной конференции "Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера" (Петрозаводск, 1999), VIII региональной научно-практической конференции "Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря" (Архангельск, 2001), Научно-практической конференции молодых ученых по проблемам Севера (Мурманск, 2001; Архангельск, 2003), научно-практических семинарах «Система Белого моря» Института Океанологии РАН (г. Москва, 2001, 2002), Европейской конференции European Conference of Coastal Zone Research: an ELOISE Approach (Gdansk, Poland, 2003), Ежегодной отчетной сессии Зоологического Института РАН (г. Санкт-Петербург, 2003), международных научных семинарах «Metabolic Pathways of Organic Matter in the White Sea» (г. Москва, 2002; Turku/Abo, Finland, 2003), научных семинарах Беломорской биологической станции им. акад. О.А. Скарлато ЗИН РАН (1998 - 2004).

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 9 печатных работ, 1 работа находится в печати.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 4 глав, выводов, списка литературы, таблиц и рисунков. Общий объем работы - 283 стр., из них текст 135 стр. Рукопись иллюстрирована 35 таблицами и 61 рисунком. Список литературы включает 413 названий, в том числе 247 иностранных.

Благодарности. Научное руководство работой осуществляли В.Я. Бергер и А.А. Сухотин (БС ЗИН РАН), которым автор выражает глубокую благодарность.

Я искренне признательна Е.Г. Арашкевич (Москва), И.П. Кутчевой и другим сотрудникам ЗИН РАН (С-Петербург), U.V. Bathmann (Бремерхафен, Германия), Р.М. Сабирову (Казань), М.Б. Ивановой (С-Петербург), А.П. Лисищину (Москва), К.Н. Кособоковой (Москва), Т.Н. Ратьковой (Москва), О.М. Сергеевой (Москва), Ы.М. Перцовой (Москва), В.П. Шевченко и другим сотрудникам лаборатории геофизики ИО РАН (Москва), А.Ю. Ажимовой (Архангельск), E. Rachor (Бремерхафен, Германия), K. Logenzen (Бремерхафен, Германия), H. Schwarz (Бремерхафен, Германия), M. Graeve (Бремерхафен, Германия), Н.Н. Шунатовой (С-Петербург), Р.А. Алиеву (Москва), П.В. Хлебопашеву (Москва), А.А. Свертилову (Москва), А.И. Голубеву (Казань), экипажам научно-исследовательских судов «Профессор Владимир Кузнецов», «Картеш», «Иван Петров», «Профессор Штокман», за ценные комментарии, помощь в сборе материала и техническое обеспечение, а также моим родителям и друзьям за поддержку.

Работа выполнена при поддержке фондов Copernicus Foundation (грант №ICA2-CT-2000-10053), DAAD (грант MBFOKU2001.№A/2403), РФФИ (фанты №02-04-49717а и №03-04-63003к).

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во введении обосновывается необходимость изучения питания и динамики плотности популяций веслоногих ракообразных н/с Centropagoidea в Белом море.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Копеподы потребляют разнообразную пищу. Ее состав зависит от строения ротового аппарата и экологической ниши, занимаемой видом (сезон, район и глубина обитания рачков). В настоящее время признано, что большинство видов копепоид не являются ни исключительно растительноядными, ни исключительно хищными. Для них характерен смешанный тип питания, когда рачки потребляют как фитопланктон, так и некоторые зоопланктонные организмы, а также детрит (Mauchline, 1977). В последние 15 лет состав пищи копепоид определяют также, исходя из данных анализа жирных кислот (Falk-Petersen et al., 1987, 2002; Tande, Henderson, 1988; Saito, Kotani, 2000). Жирные кислоты (ЖК) не синтезируются в теле копепоиды, но поступают в ткани из потребленной пищи. Планктонные организмы, которыми питаются рачки, нередко синтезируют специфические ЖК. Зная состав ЖК в рачке, можно определить объект питания копепоиды.

Количественные закономерности питания копепоид обычно исследуют, предлагая рачкам в качестве пищи культуры фиопланктонных водорослей (Richman et al., 1977; Poulet, 1978; Skiver, 1980 и др.). И лишь в последнее десятилетие началась разработка методик, позволяющих оценить питание в условиях, приближенных к естественным (Kleppel et al., 1991, 1996; Kleppel, Hazzard, 2000;

Vincent, Hartmann, 2001).

Скорость потребления пищи рачком (рацион), как и состав потребляемой пищи, является важнейшей характеристикой его питания. Кроме этого показателя, питание копепод характеризуют относительный (удельный) рацион, скорость фильтрации (скорость осветления воды) и усвояемость.

Факторы, влияющие на скорость питания, делят на абиотические (освещенность, температура, соленость и другие показатели среды, а также время суток и гидродинамические условия) и биотические (размер рачка, возрастная стадия, стадия полового цикла, состав и концентрация потенциальной пищи в среде, плотность популяции, присутствие хищников и другие). Исследования, посвященные суточной ритмике питания копепод, проводились многими авторами (Duval, Geen, 1976; Лрашкевич, 1977; Перуева, 1983; Bautista et al., 1988; Castro et al., 1991; Pagano et al., 1993; Pasternak et al., 1994; Tang et al., 1994; Pasternak, 1995; Atkinson et al., 1996; Saito, Taguchi, 1996; Dagg et al., 1997; Hattori, Saito, 1997; Calbet et al., 1999 и др.), однако единого представления о влиянии освещенности на скорость питания нет до сих пор. Данные по влиянию температуры на скорость потребления пищи копеподами немногочисленны, однако хорошо согласуются между собой. При повышении температуры среды в пределах толерантного диапазона наблюдается увеличение скорости питания (McMahon, 1965; Крючкова, Кондратьев, 1966; Сушеня, 1975; Трубсцова, 1982; Гутельмахер, 1986). Скорость фильтрации и рацион возрастают при увеличении длины тела рачка (Cushing, 1968; Millin, Brooks, 1970; Frost, 1972; Reeve, Walter, 1977; Richman et al., 1977; Roman, 1977; Conover, Huntley, 1980; Wang, Conover, 1986; Huntley, 1988; Gasparini et al., 2000). Относительный (удельный) рацион уменьшается при увеличении сухого веса рачка (Лстипа и др., 1974; Ikeda, 1977; Гутельмахер, Алимов, 1979; Гутельмахер, 1986; Paffenhofer, 1988; Atkinson, 1994). Скорость потребления пищи копеподами зависит от концентрации пищевых частиц (Беклемишев, 1954; Перуева, Виленкин, 1970; Gaudy, 1974, 1996; Ikeda, 1977; Арашкевич, Цейтлин, 1978; Арашкевич и др., 1980; Dagg, Grill, 1980; Kleppel et al., 1998; Tirelli, Mayzaud, 1998; Turner et al., 1998 и др.). График такой зависимости имеет S-образный вид (Дриц, 1985). При низких концентрациях пищи рачок не питается, однако, после преодоления критического уровня при увеличении концентрации пищи скорость потребления экспоненциально возрастает, а при достижении уровня насыщения выходит на плато.

Из неусвоенной пищи рачок образует пеллеты размером до нескольких миллиметров (Арашкевич, 1980). Эти образования обладают более высокими скоростями погружения, чем мелкие частицы взвеси, и быстрее достигают дна (Fiadeiro, 1980; Лисицын, Виноградов, 1982; Corner et al., 1986; Лукашин и др., 1993). Фекальные пеллеты играют существенную роль в вертикальном переносе органического и неорганического вещества в водных экосистемах. Так, в некоторых районах Мирового океана до 92% органического углерода во взвешенном веществе составляют пеллеты (Graf, 1989). Они формируют часть донного биогенного осадоч-

ного материала (Корнеева и др., 1992; Романкевич, Ветров, 2001). Пеллеты могут служить важным источником пищи для бентосных и бенто-пелагических животных, так как содержат значительное количество органических веществ, защищенных от размывания перитрофической мембраной (Atkinson, Wacasey, 1987; Urban-Rich, 1997; Mayzaud et al., 1998).

Вес, размеры тела и соотношение липидов и белков в тканях многих видов копепод, в особенности населяющих моря средних и высоких широт, изменяются в течение сезона и жизненного цикла (Pagano, 1981; Иванова, 1985; Bottger, Schnack, 1986; Uye, 1991; Cataletto, Fonda Umani, 1994; Thompson et al., 1994; Klein Breteler et al., 1994; Klein Breteler et al., 1995; Hirst, Lampitt, 1998). В Белом море подобные наблюдения не проводились. Для беломорских копепод существует единственная работа Н. М. Перцовой (1967), посвященная определению их сырого веса и размеров тела.

Основными веществами, входящими в состав тела копепод, являются белки и липиды. Содержание белков в теле каляноидных раков составляет от 24 до 82% сухого веса тела (Mauchline, 1998). Немногочисленные данные о содержании общего белка в беломорских копеподах приводятся только для рачков *Calanus glacialis* (Арашкевич, Кособокова, 1988; Кособокова, 1990). Липиды копепод состоят из триацилглицеролов (ТАГ) и восковых эфиров (ВЭ). ВЭ - запасные липиды, предназначенные для использования во время длительной голодовки, в то время как ТАГ - структурные липиды, включающиеся в метаболизм в обычных условиях (Ward et al., 1996). Для науплиальных стадий характерно высокое содержание длинноцепочечных полиненасыщенных жирных кислот (основных составляющих ТАГ), в то время как старшие стадии накапливают насыщенные и мононенасыщенные жирные кислоты (Stettrup et al., 1999). Общеизвестно, что ТАГ обычно доминируют у науплиев и младших копеподитных стадий, тогда как ВЭ являются запасными липидами у рачков с длинным жизненным циклом с зимовкой. Изменения липидного состава также могут быть связаны с качеством пищи, температурой и условиями солености (Payne, Ripplingale, 2001).

Питание и жизненный цикл копепод тесно взаимосвязаны (Steidinger, Walker, 1984). У калянид можно выделить два типа жизненного цикла - длинный и короткий. В Белом море длинный цикл присущ видам надсемейств Megacalanoidea (*Calanus glacialis* Jashnov 1955) и Clausocalanoidea (*Pseudocalanus minutus* Kroyer 1845). Физиолого-биохимической основой такого цикла является способность к аккумуляции запасных веществ за счет активного потребления пищи в вегетационный период, а также прекращение питания и снижение уровня обмена веществ во время диапаузы (Кособокова, 1990). В Белом море копеподы n/c Centropagoidea характеризуются коротким жизненным циклом, переживая зиму на стадии латентного яйца (Прыгункова, 1974; Перцова, 1974). Во время роста и созревания рачки всех стадий интенсивно питаются.

Зоопланктонные сообщества Белого моря и гидрологические особенности последнего достаточно изучены (Дерюгин, 1928; Тимонов, 1947; Перцова, Сахарова, 1967; Шувалов, 1970; Слонова, 1974; Шувалов, 1978; Беклемишев, Семенова, 1981; Прыгункова, 1987а, б; Бабков и др., 1988). Белое море по своим гидрологическим и зоогеографическим особенностям относится к водоему, с арктическим и атлантическо-бореальным сообществами (Гейнрих, 1993). Летом в верхнем слое 0-25 метров основу биомассы зоопланктона составляют типично неритические виды *Acartia longiremis*, *A. bifilosa*, *Centropages hamatus*, *Temora longicornis* (Перцова, 1962, 1963, 1970; Прыгункова, 1982). В годы, когда массовое развитие получают неритические виды, тепловодные или эвритермные, общая биомасса зоопланктона в верхнем слое оказывается наиболее высокой, а с глубиной резко уменьшается (Прыгункова, 1973, 1985б,в; 1987б).

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Характер питания копепод изучали, применяя три подхода:

1. Определение состава пищевого комка. Для анализа готовили временные давленные препараты кишечника и пеллет рачков разных возрастных стадий. В общей сложности определено содержание 390 кишечника и 184 пеллет копепод из разных районов Белого моря
2. Изучение строения ротовых придатков (Арашкевич, 1969). Проанализировано 72 препарата.
3. Определение избирательности (элективности) питания:

(1) расчет элективности растительной пищи (по содержанию растительных пигментов) по данным экспериментов. Расчет проводили по формуле (Ивлев, 1955):

$$E = (r - p_i) / (r + p_i),$$

где r , и p_i - относительное содержание растительных пигментов (хлорофилла a и феофитина) в рационе рачков и в sestone по отношению к содержанию органического углерода. Избирательность растительной пищи изучена по данным 28 экспериментов (119 проб).

(2) определение предпочитаемых пищевых объектов по данным анализа жирных кислот (Saito, Kotani, 2000). Данное исследование проведено на 30 пробах.

Для определения скорости потребления пищи, скорости фильтрации, относительного рациона, усвояемости, скорости образования пеллет проводили эксперименты как в лаборатории, так и в условиях, максимально приближенных к естественным. Для оценки влияния освещенности на питание прозрачные 5-л пластиковые сосуды с рачками определенного вида и возрастной стадии вывешивали на глубине 0 м и 5 м в море (суточные опыты). В лаборатории использовали 500-мл склянки светлого и темного стекла (4-часовые опыты). В качестве пищи использовали

естественный сестон. В общей сложности поставлен 41 эксперимент в 3-5 повторностях. После окончания опыта из сосуда выбирали pellets для морфометрического анализа, взвешивания, определения скоростей погружения. Проведено 8 экспериментов в 30 повторностях для определения скорости погружения pellets.

Содержание органического углерода, азота и хлорофилла *a* в потенциальной пище и pellets определяли по стандартным методикам (Falk-Petersen et al., 1987; Tande, Henderson, 1988). Анализ осуществляли в Институте морских и полярных исследований им. Альфреда Вегенера (AWI, г. Бремерхафен, Германия).

Расчет характеристик питания проводили по следующим формулам:

1. Скорость потребления пищи (Арашкевич, 1978)

$$I = (q_0 - q_1) \cdot V / nt \text{ (мг/экз/ч)}$$

2. Скорость фильтрации (Gauld, 1951)

$$F = V \cdot (I g q_0 - I g q_1) / (I g e \cdot nt) \text{ (мл/экз/ч)}$$

3. Суточный относительный рацион

$$C = (I / m_{\text{сop}}) \cdot 24 \cdot 100 \text{ (\%)}$$

4. Эффективность ассимиляции (Conover, 1966a,b)

$$a = [(m_{\text{съед}} - m_{\text{непер}}) / m_{\text{съед}}] \cdot 100 \text{ (\%)}$$

где

q_0 и q_1 – начальные и конечные концентрации взвеси в опытном сосуде (сухой вес или содержание органического углерода), мг/мл

V – объем опытного сосуда, мл

n – количество животных в сосуде

t – время экспозиции, ч

$m_{\text{сop}}$ – содержание органического углерода в рачке, мг

$m_{\text{съед}}$ и $m_{\text{непер}}$ – содержание органического углерода в съеденной и непереваренной пище (выделенной в виде pellets), мг

Для анализа влияния температуры на скорость питания применяли коэффициент Вант-Гоффа (Q_{10}).

$$Q_{10} = (I_2 / I_1)^{10 / (T_2 - T_1)}$$

где I_2 и I_1 – скорость потребления пищи при температуре T_2 и T_1 , мг/экз·ч

С помощью дисперсионного анализа оценивали влияние таких факторов, как вид (три градации), стадия развития (три градации), освещенность (две градации).

Влияние концентрации потенциальной пищи и плотности субпопуляций рачков *n* экспериментальном сосуде оценивали с помощью регрессионного анализа.

Для оценки выедания сестона (фракция 1 - 76 мкм) и общей продукции pellets в зоопланктонном сообществе, обитающем в слое воды 0-10 м, ставили полевые эксперименты с периодичностью раз в 9-11 дней в июне - сентябре 2002 года у мыса Картеш (Кандалакшский залив), а также в 52-ом рейсе НИС «Иван Петров» (27 июня - 8 июля 2002 г.) в Двинском, Онежском, Кандалакшском заливах и в Бассейне Белого моря. Выборки зоопланктонного сообщества помещали в 5-л пласти-

ковые бутылки. Длительность эксперимента составляла 24 часа, в качестве пищи рачкам предлагали естественный сестон. В общей сложности поставлено 17 опытов в 4 повторностях.

Сухой вес рачков разных видов и возрастных стадий, длину просомы, содержание органического углерода и азота, общих белков и липидов определяли по стандартным методикам (Folin, Lawry, 1981; Hagen et al, 1995; Hagen et al., 2001). Определяли сухой вес, содержание $C_{орг}$ и $N_{орг}$, хлорофилла a в потенциальной пище и пеллетах. В общей сложности обработано 424 пробы на сухой вес и содержание $C_{орг}$ и $N_{орг}$ в рачках, пеллетах и потенциальной пище, 119 проб на содержание хлорофилла a в потенциальной пище и пеллетах, 58 проб в трех повторностях на содержание общего белка в рачках и зоопланктоне, 30 проб на общее содержание липидов в рачках разных видов и возрастных стадий. Анализы проводили в Институте морских и полярных исследований им. Альфреда Вегенера (AWI, г. Бремерхафен, Германия).

Динамику плотности популяций массовых видов зоопланктона изучали в 1997 - 2002 гг. в Кандалакшском, Онежском, Двинском заливах и Бассейне Белого моря. Отбор и обработку проб проводили по стандартной методике (ВНИРО, 1981). Зоопланктонные пробы отбирали сетью Джеди (диаметр входного отверстия 36 см, газ с ячейей 133 мкм). В общей сложности проанализировано 259 количественных зоопланктонных проб. Гидрологические работы проводили одновременно с отбором зоопланктонных проб. Пробы воды отбирали со стандартных горизонтов 0, 5, 10, 15, 25, 50, 75, 100 и 200 м опрокидывающимся батометром БМ-48. Температуру воды определяли с помощью термометров типа ТГ, закрепленных в раме опрокидывающегося батометра, соленость - с помощью электросолемера ГМ-65М.

Выявление доминирующих видов в сообществе производили по плотности их популяций. Для расчета упорядоченности структуры зоопланктонного сообщества для каждой пробы вычисляли индекс Шеннона-Уивера (индекс видового разнообразия, ИВР), который применим также и к водным экосистемам (Виноградов, Шушкина, 1987). Уравнение представлено в виде:

$$H = -\sum p_i \log_2 p_i \text{ бит}$$

где p_i - вероятность того, что одна особь принадлежит к виду i с численностью N_i , то есть $p_i = N_i / N_{общ}$.

Кроме этого, вычисляли индекс выравнимости структуры сообщества (ИВС) (Науумов, 1991).

$$I_0 = \sqrt{S \cdot (\sigma_N / N)}$$

где S – количество видов в сообществе,

N – плотность сообщества,

σ_N – среднее квадратичное отклонение.

Ошибку выборочности определяли как

$$m_{I_0} = I_0 / \sqrt{2S}$$

Этот индекс в известной мере отражает степень разнообразия биоценоза и определен в области $0 \leq I_s \leq 1$.

Для изучения потоков вещества в виде пеллет анализировали их распределение в пелагиали Белого моря. Материал собирали в шести рейсах научно-исследовательских судов «Профессор Вл. Кузнецов», «Каргеш», «Иван Петров», «Профессор Штокман» в 2001-2003 гг. Отбирали пробы воды точного объема для определения содержания взвеси. В общей сложности обработано 243 пробы. Пеллеты относили к шести размерным группам (Pasternak et al., 2000).

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

3.1. Состав пищи, избирательность питания и строение ротового аппарата рачков исследованных видов. Состав пищи рачков разнообразен и включает как растительную, так и животную пищу. Во многих кишечниках копепод присутствовала неоформленная масса. Она представляла собой желеобразную субстанцию, иногда с вкраплениями мелких частиц неясного происхождения. Частота встречаемости неоформленной массы у рачков всех видов и возрастных стадий была высока и составляла от 53 до 100%. Кроме нее, в кишечниках обнаружены обломки диатомовых водорослей, часто не поддающихся определению родовой принадлежности. До рода определены следующие диатомовые: *Chaetoceros* spp., *Coscinodiscus* spp. (Centricae), *Navicula* spp., *Thalassionema* sp. (Pennatae). Другие группы фитопланктона были представлены жгутиковыми (Flagellatae), до рода определены *Peridinium* spp. (Pyrophyta), *Dinophysis* spp. (Dinoflagellatae). Рассмотрена зависимость состава пищи от вида и возрастной стадии рачка. Наибольшее относительное количество растительной пищи характерно для рачков *Acartia biflisa*. Тип питания рачков *Centropages hamatus* и *Temora longicornis* в целом схож. Половозрелые особи обоих видов демонстрируют высокое содержание животной пищи в кишечниках. У рачков младших копеподитных стадий остатков зоопланктона обнаружено не было.

Рачки половозрелых и старших копеподитных стадий (кроме *A. biflisa*) имеют ротовые придатки практически одинакового строения. Для них характерны грубые щетинки на максиллах, а мандибулы несут как тупые, так и острые зубцы. По способу добывания пищи их можно отнести к животным со смешанным типом питания. Ротовые придатки рачков младших копеподитных стадий *C. hamatus* и *T. longicornis* и копепод старших возрастов *A. biflisa* также схожи по строению. Отличие их от таковых у рачков старших стадий заключается в том, что мандибулы не несут острых зубцов, однако щетинки на максиллах грубые. Этот тип придатков характеризует рачка как преимущественного фильтратора. Рачки младших копеподитных стадий *A. biflisa* демонстрируют "классический" ротовой аппарат фильтратора: щетинки на максиллах тонкие, а мандибулы несут малое количество тупых зубцов.

Копеподы изучаемых видов содержат различные ЖК и жирные спирты, однако их список ограничен и в целом совпадает у рачков различных возрастных стадий и видов. Основными ЖК, встречающимися в копеподах, являются насыщенные кислоты с длиной цепи 14, 16 и 18 атомов углерода (C14:0, C16:0 и C18:0), мононенасыщенные ЖК с длиной цепи 16 и 18 атомов углерода (C16:1 и C18:1), а также полиненасыщенные ЖК семейств C18, C20 и C22. Жирные спирты представлены только спиртами с цепями (C14:0) и (C16:0). Кроме того, обнаружены ЖК, происхождение которых пока не установлено.

Избирательность растительной пищи, рассчитанная по хлорофиллу *a*, различна у рачков разных видов и возрастных стадий. Наиболее низкой избирательностью растительной пищи обладают самки *A. bifilosa* и *C. hamatus* ($0,08 \pm 0,04$ и $0,09 \pm 0,04$, соответственно). Рачки всех возрастных стадий *T. longicornis* также демонстрируют низкий уровень избирательности - $0,14 \pm 0,06$ у самок, $0,11 \pm 0,06$ и $0,12 \pm 0,06$ у копепоидов старших и младших стадий, соответственно. Неполовозрелые копеподы *A. bifilosa* обладают наиболее высокой избирательностью фитопланктона - $0,33 \pm 0,04$ и $0,31 \pm 0,00$ у копепоидов старших и младших стадий, соответственно. Однако диапазон значений элективности у рачков старших копепоидных стадий этого вида отличается большим размахом. Пища копепоидов старших стадий *C. hamatus* на четверть состоит из фитопланктона (коэффициент элективности составляет $0,23 \pm 0,07$). Избирательность растительной пищи различна у рачков разных видов и возрастных стадий и зависит от концентрации растительной пищи (в пересчете на хлорофилл *a*) и уровня освещенности. Рачки младших возрастных стадий *A. bifilosa* и *C. hamatus* достоверно потребляют больше растительной пищи, чем половозрелые особи. *T. longicornis* такой зависимости не обнаруживает. При пониженной освещенности доля растительной пищи, потребленной рачком, возрастает.

3.2. Скорости питания исследованных видов. По данным суточных экспериментов, скорость потребления пищи составляла от $4,6 \cdot 10^3$ мкгC_{орг}/экз/ч (рачки второй-третьей копепоидных стадий *T. longicornis*) до **62,1-10** мкгC_{орг}/экз/ч (самки того же вида). Скорость потребления растительной пищи в пересчете на хлорофилл *a* составляла от $0,04 \cdot 10^3$ мкг хлорофилла/экз/ч (рачки второй-третьей копепоидных стадий *T. longicornis*) до $0,67 \cdot 10^3$ мкг хлорофилла/экз/ч (рачки четвертой и пятой копепоидных стадий *C. hamatus*) (таблица 1). Скорость потребления пищи в пересчете на органический углерод, а также скорость фильтрации достоверно различались у рачков разных видов и стадий. Рачки младших копепоидных стадий имели наименьшие показатели скорости, которые возрастали по мере взросления животного. Наибольшие скорости потребления пищи демонстрируют самки и рачки старших копепоидных стадий *T. longicornis*. Скорость питания и скорость фильтрации у рачков различных стадий в суточных экспериментах зависит от уровня освещенности по-разному. Наиболее высокая ско-

рость питания присуща самкам на глубине 0 м, наиболее низкая наблюдается у рачков младших копепоидитных стадий на глубине 5 м. Скорости потребления пищи у рачков одной возрастной стадии на разных глубинах достоверно не отличаются.

Результаты четырехчасовых экспериментов несколько отличаются от данных суточных экспериментов. Так, высокие значения скорости питания наблюдаются у рачков *C. hamatus* и *T. longicornis* в темных банках. *A. bifilosa* демонстрирует ту же тенденцию в августе, а на июньскую генерацию условия освещенности не влияют. Такое различие можно объяснить разной температурой на глубинах в случае постановки эксперимента в море. Скорость потребления пищи рачками разных возрастных стадий всех трех изученных видов зависела от температурных условий в диапазоне от +5 до +16°С. Коэффициент Q_{10} при этом варьировал от 1,00 до 1,92 в узких температурных диапазонах (разность температур составляла 3-4 градуса). При более широком размахе температур (6-7 градусов) коэффициент Вант-Гоффа равен **1,41-5-2,33**.

У рачков младших возрастных стадий скорость потребления пищи зависела от ее концентрации, увеличиваясь при повышении концентрации сестона. Для самок и рачков старших копепоидитных стадий этот показатель положительно коррелировал с концентрацией хлорофилла *a*, увеличиваясь по мере повышения доли растительной пищи в рационе. Скорость фильтрации рачков у различных стадий по-разному зависела от концентрации сестона. Так, у половозрелых самок скорость фильтрации снижается при увеличении концентрации пищи (в пересчете как на сухой вес, так и на органический углерод и хлорофилл *a*). Скорость фильтрации у рачков IV и V копепоидитных стадий имеет ту же зависимость (сухой вес, органический углерод), но при изменении концентрации хлорофилла *a* она остается практически неизменной. Скорость фильтрации у рачков младших копепоидитных стадий не коррелировала с концентрацией пищи.

Относительный рацион у рачков составлял от 6,9% (*C. hamatus* четвертой и пятой копепоидитных стадий) до 59,4% (*A. bifilosa* второй-третьей копепоидитных стадий) (таблица 1). Величина относительного рациона различна у рачков разных видов, возрастных стадий. Она также зависит от условий освещенности в эксперименте. Низкие величины относительного рациона характерны для старших копепоидитных стадий. Акартия и темора характеризуются сходными значениями относительного рациона, более высокими, чем у *C. hamatus*.

Величина усвояемости пищи составляла у рачков разных возрастных стадий от 1,4 до 77,4% (таблица 1). В среднем для копепод *A. bifilosa* она была $27,0 \pm 23,3\%$, для *C. hamatus* - $27,7 \pm 17,8\%$, для *T. longicornis* - $46,0 \pm 23,9\%$. Усвояемость достоверно различна у рачков разных стадий, но не отличается у копепод разных видов и не зависит от условий освещенности в эксперименте. Наибольшая усвояемость характерна для рачков старших копепоидитных стадий, наименьшая - для младших копепоидитов. Кроме того, величина усвояемости зависит от концентрации пищи (в пересчете на органический углерод), уменьшаясь по мере увеличения последней, и не

Таблица 1. Характеристики питания копепод Белого моря (1 - min-max; 2 - m±s; CI - CVI - копепоидитные стадии).

Вид	Возрастная стадия	Скорость потребления пищи, мг $C_{орг}$ · 10 ⁻⁶ /экз/ч		Скорость потребления пищи, мг хл. а · 10 ⁻⁶ /экз/ч		Удельный рацион, ($C_{орг}/C_{орг}$), %/сут		Эффективность ассимиляции, %	
		1	2	1	2	1	2	1	2
<i>Acartia bifilosa</i>	CVI (самки)	29,17±32,08	30,65±1,26	0,20±0,23	0,21±0,01	22,1±28,2	24,4±2,2	8,4±19,2	13,4±3,9
	CIV-V	8,33±23,33	16,32±3,00	0,17±0,50	0,28±0,14	8,4±23,6	14,7±5,1	4,9±77,4	36,4±28,1
	CI-III	15,83±28,33	20,98±4,10	0,29±0,50	0,40±0,07	32,7±59,4	44,7±10,5	1,4±63,2	34,5±25,7
<i>Centropages hamatus</i>	CVI (самки)	5,42±56,25	29,58±25,42	0,19±0,23	0,21±0,02	8,9±9,7	9,3±0,2	10,9±17,9	14,6±2,3
	CIV-V	12,92±28,75	19,58±5,78	0,33±0,67	0,50±0,14	6,9±15,3	10,4±3,1	16,6±62,4	40,7±16,8
<i>Temora longicornis</i>	CVI (самки)	53,33±62,08	58,72±3,85	0,49±0,51	0,50±0,01	37,1±43,4	40,8±2,7	73,6±77,4	75,9±1,6
	CIV-V	19,17±26,67	23,39±2,61	0,25±0,54	0,38±0,12	17,8±25,0	21,8±2,4	48,5±63,4	57,5±5,1
	CI-III	4,58±15,42	9,89±5,17	0,04±0,17	0,09±0,04	11,7±16,7	12,9±1,6	11,7±38,1	19,6±8,3

зависит от относительного рациона рачка.

Время образования pellets достоверно отличалось у рачков разных видов, убывая в ряду *C. hamatus* - *T. longicornis* - *A. biflosa* и уменьшаясь в процессе онтогенеза. Время образования pellets составляло у рачков *C. hamatus* от 30 ± 3 мин (рачки первой - третьей копепоидитных стадий) до $60 + P$ мин (самки), у копепоид *T. longicornis* от 28 ± 5 мин (рачки первой - третьей копепоидитных стадий) до 50 ± 14 мин (самки). Самое короткое время образования pellets отмечено для рачков *A. biflosa* - от 18 ± 7 мин (рачки первой - третьей копепоидитных стадий) до 38 ± 72 мин (самки).

3.3. Некоторые особенности биохимического состава зоопланктона и естона. Содержание органического углерода в сестоне в Белом море в слое 0-10 м в период с конца мая по середину сентября (размерная фракция 1:76 мкм) составляло от 89 до 410 мкг/л, хлорофилла *a* - от 0,77 до 3,26 мкг/л. В среднем эти показатели были 206 ± 82 мкг/л и $1,75 \pm 0,72$ мкг/л, соответственно. Сухой вес сестона в период исследований составлял от 0,64 до 3,65 мг/л.

Основные биохимические характеристики изученных видов приведены в таблице 2.

3.4. Особенности структуры зоопланктонного сообщества в прибрежных районах Кандалакшского залива. В период исследований в верхнем 0-10 метровом слое была обнаружена 31 форма планктонных беспозвоночных, из них 11 видов ракообразных, в т.ч. 2 вида клadoцера, представители восьми голопланктонных и 10 меропланктонных родов.

В середине гидрологической весны зоопланктонное сообщество представлено малым количеством видов, составляющих основу сообщества, а ИВР очень низок и равен 0,82. Арктические виды, такие как *Pseudocalanus minutus* и *Calanus glacialis*, находятся в верхнем слое воды, интенсивно размножаясь, и поэтому представлены науплиальными и младшими копепоидитными стадиями. Кроме того, в планктоне также начинается первое весеннее размножение *Oithona similis* и выход из латентных яиц *Centropages hamatus*.

В конце гидрологической весны доминантным видом является *P. minutus*. Его доля составляет 51% от общей численности сетного зоопланктона. Доля космополитических видов в этот период увеличивается до 48%. Для этого периода характерно низкое видовое разнообразие: хорошо выражен холодноводный комплекс, представленный в основном одним - двумя интенсивно размножающимися видами. Происходит интенсивное размножение арктических видов. Начинается первое массовое размножение космополитических видов. Как те, так и другие виды мигрируют к поверхности, где в это время создаются благоприятные условия для размножения. ИВР низок и равен 0,68.

К началу гидрологического лета структура сообщества усложняется. ИВР почти достигает 2. Биомасса зоопланктона в этот период уменьшается, что связано с

Таблица 2. Основные биохимические характеристики изучаемых видов, $m \pm s$. CI - CVI (самки)- копепоидные стадии.

Вид	Возрастная стадия	Дата	Размер просомы, мм	Сухой вес копепоиды, мкг	Содержание в копеподе					
					$C_{орг}$ мкг/экз	$N_{орг}$ мкг/экз	C:N	Общий белок, мкг/экз	Липиды, мкг/экз	Восковые эфирь, % общих липидов
<i>Centropages hamatus</i>	СII	08.08.02	0,546±0,023	2,00*	1,46*	0,36*	4,1*	1,31*	0,66*	45,4*
	CIV	14.08.02	0,987±0,075	6,00*	4,50*	0,87*	5,2*	1,84*	0,73*	19,3*
	CVI	26.08.02	1,135±0,167	9,58±0,72	5,91±0,44	1,23±0,09	4,8*	3,49*	0,83*	31,7*
<i>Temora longicornis</i>	СII	19.08.02	0,521±0,033	2,17±0,29	1,25±0,17	0,36±0,05	3,5*	1,27*	0,64*	47,9*
	CIV	28.08.02	0,725±0,025	3,33±0,41	2,57±0,32	0,54±0,07	4,7*	1,40*	1,40*	25,1*
	CVI	09.09.02	0,977±0,067	4,72±0,48	3,45±0,35	0,96±0,10	3,6*	1,58*	2,01*	19,3*
<i>Acartia bifilosa</i>	CVI	05.06.02	0,897±0,029	5,00*	2,72*	0,54*	5,0*	1,66*	0,43*	23,4*
	CI	11.06.02	0,423±0,022	1,50*	0,72*	0,17*	4,2*	1,07*	0,17*	3,2*
	СIII	20.06.02	0,601±0,032	2,17±0,24	1,21±0,13	0,22±0,02	5,5*	0,69*	0,33*	5,3*
	CI	12.07.02	0,435±0,018	1,63±0,18	0,75±0,08	0,14±0,02	5,2*	0,90*	0,35*	18,0*
	CV	24.07.02	0,745±0,019	4,25±0,35	2,32±0,19	0,43±0,04	5,4*	1,99*	0,50*	1,4*
	CVI	27.07.02	0,934±0,033	5,00*	2,55*	0,55*	4,6*	2,85*	0,71*	3,6*
	СIII	20.08.02	0,512±0,035	3,00*	1,65*	0,33*	5,0*	2,02*	0,44*	34,1*
	CV	30.08.02	0,752±0,028	5,00*	2,81*	0,47*	6,0*	2,97*	-	-

* - единичная выборка

исчезновением из планктона этого слоя крупных половозрелых стадий арктических видов. Из планктона исчезают старшие стадии псевдокалянуса, которые уходят в связи с прогревом вод на глубину. Перелинявшие в первую копеподитную стадию науплии *C. glacialis* опускаются в глубжележащие слои воды, численность всех стадий *O. similis* также уменьшается. Последний факт, вероятно, можно связать с выеданием их молодыми сагиттами, которые, вылупившись из яиц, отложенных ранее, активно хищничают в планктоне. Начинают появляться меритические виды, такие как *Acartia longiremis*. Немногочисленные копеподиты *Microsetella norvegica*, перенесшие зиму на этой стадии, достигают половозрелого состояния. В сообществе также появляются кладоцеры *Evadne nordmanni*, вышедшие из латентных яиц, и многочисленные планулы *Obelia sp.* Также присутствуют рачки *C. hamatus* старших стадий (из науплиев, вылупившихся из латентных яиц в конце мая). Доминантами являются космополитические виды, доля которых составляет 70% (*O. similis* - 29%, *M. norvegica* - 41%). Арктические виды в общей сложности составляют 21%. Сообщество находится на стадии смены арктическо-космополического комплекса на космополитическо - бореальный комплекс.

К середине гидрологического лета структура сообщества резко изменяется. Сообщество разделяется на два больших комплекса: космополитов (56%) и тепловодных видов (40%), достигающих в этот период максимума своего развития. ИВР в поверхностном слое увеличивается до 2,32. Доля космополитических видов в этот период уменьшается, а тепловодных увеличивается. Арктические виды полностью исчезают из поверхностных вод. Плотности популяций большинства видов максимальны. Общая плотность популяций имеет 2 пика - в конце июля и во второй декаде августа. Первый пик определяется высокой численностью холодноводных голопланктонных видов, науплиальных и младших копеподитных стадий ракообразных, а также меропланктонных видов. Второй пик численности обуславливается размножением некоторых инфузорий и гарпактиид. Плотность популяций и биомасса у большинства меропланктонных форм за этот период уменьшается, что связано с созреванием личинок и оседанием их на субстрат. У большинства голопланктонных видов и у холодноводного *P. mimitus* в течение августа плотность популяций и биомасса претерпевали плавное уменьшение, достигнув к концу месяца минимальных значений. Это связано с потеплением верхних слоев воды и миграцией этих видов в нижележащие, менее прогретые слои. У большинства копепоид наблюдается 2 пика биомассы. Первый связан с появлением в планктоне науплиальных и младших копеподитных стадий, второй - с созреванием копеподитов младших возрастов. У копепоид плотность популяции к середине августа возрастала, что объясняется присутствием в этот период всех возрастных стадий. У кладоцер в течение августа наблюдалось уменьшение численности и биомассы. У двух видов копепоид (*A. longiremis* и *C. hamatus*) отмечалась тесная взаимосвязь в изменении численности и биомассы. Наблюдались следующие явления: либо плотность популяций и биомасса обоих видов находились на среднем уровне, либо

отмечался резкий всплеск этих показателей у одного вида на фоне одновременного уменьшения тех же параметров у другого.

К окончанию гидрологического лета ИВР падает до 2,19, что свидетельствует о начале смены летнего космополитическо-тепловодного комплекса на осенний космополитический. Доля космополитов возрастает до 63%, однако бореальный комплекс испытывает небольшое увеличение за счет последней генерации некоторых видов (*C. hamatus*, *T. longicornis*). Доля протозоопланктона уменьшается почти в 4 раза (11%).

К концу гидрологического лета картина сообщества изменяется не очень сильно. По-прежнему доминирует космополитический комплекс, доля тепловодного комплекса продолжает уменьшаться, и в планктоне появляются арктические виды. Однако после снижения температуры поверхностных слоев воды картина сообщества резко изменяется. Доминирует космополитический комплекс, однако произошла смена видов-доминантов, а доля тепловодного комплекса продолжает уменьшаться.

В начале гидрологической осени для Белого моря характерна следующая структура сообщества. Поверхностные воды вновь заняты космополитическими видами. Так, доля *O. similis* составляет 61%, начинает наращивать свою численность и *P. minutus* (4%), в то время как летом его доля не превышала 1%. Доля тепловодных видов продолжает падать и составляет 10%. ИВР резко падает до 1,95.

3.5. Потоки вещества в пелагиали Белого моря, связанные с питанием исследованных видов. Популяции копепод изученных видов в верхнем 10-метровом слое воды в Белом море могут выесть до 10% взвеси в пересчете на сухой вес за сутки, или от 0,3 до 6,9% фитопланктона, рассчитанного по концентрации хлорофилла *a*. В Белом море поток взвешенного вещества в виде фекальных pellets и доля в нем pellets различных типов меняется в течение сезона, в пределах отдельных участков акватории и зависит от структуры пелагического сообщества в тот или иной период времени. Поток органического углерода в Белом море из верхнего слоя 0-10 м, рассчитанный по его содержанию в фекальных pellets, составляет в среднем 0,1% всего $C_{орг}$ взвеси, в период массового развития рачков тепловодных видов до 1%.

ГЛАВА 4. ОБСУЖДЕНИЕ

У копепод *Acartia bifilosa* явных остатков животной пищи в кишечнике не обнаружено, однако высокий процент встречаемости неоформленной массы может свидетельствовать о потреблении рачками некоторых простейших, водорослей или гетеротрофных жгутиконосцев, не имеющих плотных оболочек (Арашкевич и др., 1982). Встречаемость растительной составляющей пищевого комка у исследованных рачков была сопоставлена с данными состава фитопланктона Кандакашского залива в тот же период года. В кишечниках не отмечены водоросли таких массовых родов,

как *Rhizosolenia*, *Skeletonema*, *Nitzschia*, *Ceratium*, *Distephanus*. Все эти водоросли обладают толстыми клеточными стенками, длинными выростами либо апикальными рогами, и другими особенностями строения внешнего скелета, которые затрудняют поедание их рачками (Коновалова и др., 1989). Доминирующие виды фитопланктона не всегда являются массовыми в кишечниках копепод. Строение ротового аппарата указывает на смешанный способ добывания пищи у рачков практически всех стадий развития изучаемых видов. Это подтверждает полученные выше данные об эврифагии исследованных видов. Эврифагия рачков изученных видов описана также для других видов тех же родов, населяющих другие моря (Anraku, Omori, 1963; Заика и др., 1975; Poulet, 1978; Арашкевич, 1982; Kleppel et al., 1991, 1996; Hansen et al., 1993; Dam et al., 1994; Irigoen, Castel, 1995; Gasparini et al., 2000). Результаты анализа жирных кислот также свидетельствуют о том, что все три исследованных вида характеризуются эврифагией (группы C14:0, C16:0, C20, C22; жирные кислоты и спирты с четным количеством атомов углерода в цепи - C15, C17). Рачки всех трех видов потребляют водоросли как минимум двух групп: (1) C14:0, C16:0 - динофлагелляты; (2) C20, C22 - диатомовые (Saito, Kotani, 2000), а также бактериопланктон (C15, C17; Cotonnac et al., 2001). Избирательность растительной пищи уменьшается по мере созревания рачков *A. bifilosa* и *C. hamatus*. Для копепод всех стадий *T. longicornis* характерна примерно одинаковая невысокая селективность растительной пищи (в пересчете на хлорофилл *a*). Некоторыми авторами также указывается, что темора потребляет достаточно мало растительной пищи, предпочитая микрозоопланктон и иногда детрит (Wang, Conover, 1986; Dam, Peterson, 1993; Peterson, Dam, 1996).

Скорости потребления пищи и фильтрации у копепод беломорских видов аналогичны таковым у видов тех же родов из других акваторий (Dagg, Grill, 1980; Saiz et al., 1992; Irigoen, Castel, 1995; Saito, Taguchi, 1996; Kleppel, Hazzard, 2000, Vincent, Hartmann, 2001 и др.). В большинстве случаев наблюдается увеличение скоростей фильтрации и потребления пищи в темноте. Многими авторами показано, что скорости потребления пищи и фильтрации зависят от уровня освещенности для видов родов *Acartia*, *Centropages* и *Temora* (Bautista et al., 1988; Pagano et al., 1993; Saito, Taguchi, 1996; Wang et al., 1998; Calbet et al., 1999; Visser et al., 2001).

Рассмотрены проблемы, связанные с выбором формул для расчета скорости потребления пищи. Большинство исследователей используют формулы Б. Фроста (Frost, 1972):

$$I = [C] \cdot V \cdot g / n \quad (1)$$

$$[C] = q_{0(\text{опыт})} [e^{(k-g)t} - 1] / (k-g) \cdot t \quad (2)$$

$$q_{I(\text{контроль})} = q_{0(\text{контроль})} \cdot e^{k \cdot t} \quad (3)$$

$$q_{I(\text{опыт})} = q_{0(\text{опыт})} \cdot e^{(k-g)t} \quad (4)$$

где q_0 и q_t - начальные и конечные концентрации фитопланктона; V - объем опытного сосуда; n - количество животных в сосуде; t - время экспозиции; k - коэффициент прироста фитопланктона в контрольном сосуде в единицу времени;

g - коэффициент выедания фитопланктона копеподами в опытном сосуде в единицу времени.

Установлено, что формулы (1) и (2) не имеют смысла при условии, когда коэффициент естественного увеличения концентрации сестона за счет прироста фитопланктона, больше, чем коэффициент выедания этого прироста.

Значения коэффициента Q_{10} , рассчитанные в данном исследовании для скорости питания, лежат в пределах от 1,48 до 2,33. Это позволяет утверждать, что температуры от +5 до +16°C не выходят за пределы толерантного диапазона для рачков изученных видов в летний период. Полученные результаты хорошо согласуются с литературными данными о температурных оптимумах обитания тепловодных копепод в Белом море (Перцова, 1974, 1980, 1995; Прыгункова, 1974; Усов, Зубаха, в печати).

Диапазон значений относительного рациона, полученный в настоящей работе, совпадает с данными большинства авторов, использовавших в качестве пищи природный сестон (Poulet, 1978; Weisse, 1983; Kleppel, 1992; Pagano et al., 1993; Atkinson, 1994; Gaudy et al., 1996; Kleppel et al., 1996; Saito, Taguchi, 1996; Zeldis et al., 2000 и др).

Величина усвояемости пищи, полученная в данном исследовании, в среднем ниже, чем указывается для морского рачкового зоопланктона (Conover, 1966a). Но данным наших экспериментов с рачками отдельных стадий она составляет в среднем 35-40%, в целом для рачкового зоопланктонного сообщества верхнего слоя 0-10 м в течение лета - 45%, тогда как Р. Коновер приводит величину усвояемости, равную 60% (Conover, 1966b). Причиной таких расхождений могут быть различные концентрации пищевых объектов. Величина усвояемости для каждого типа пищи индивидуальна, и преобладание тех или иных пищевых объектов в среде определяет общую усвояемость (Сушеня, 1975; Pasternak, 1994). Рачки выделяют неусвоенное вещество (более 50% от потребленного) в виде пеллет. Таким образом, в Белом море более половины органического вещества, потребленного рачками с пищей, возвращается в экосистему.

Длина и ширина пеллеты, продуцируемой копеподой, зависят от размеров рачка, а также количества и качества доступной пищи. Такие зависимости показаны также для других видов копепод (Арашкевич и др., 1986; Уве, Канаме, 1994). При использовании в экспериментах морской воды, содержащей в качестве пищи природный сестон, линейные размеры пеллет были наиболее близки к естественным. Анализ зависимости соотношения «длина/ширина» пеллеты от длины просомы копеподы показал, что видоспецифичность пеллет в пределах рассматриваемой размерной группы копепод достоверно отсутствует. Таким образом, полученные для каждого изучаемого вида и возрастной стадии соотношения «длина/ширина» пеллеты не могут быть использованы при их видовой идентификации в сборах *in situ*. Низкое содержание хлорофилла a в пеллетах по сравнению с его содержанием в потребленной пище свидетельствует о значительной степени разрушения раститель-

ных пигментов в кишечнике. Это подтверждается также неяркой бурой окраской пеллет, выделенных копеподами в ходе эксперимента. На обедненность пеллет хлорофиллом указывают и другие авторы (Head, 1988; Tirelli, Mayzaud, 1998; Kibirige, Perissinotto, 2003). Время образования пеллеты по результатам экспериментов составляло несколько десятков минут, что сходно с аналогичными данными для близких видов тех же родов, населяющих моря Арктического бассейна (Mauchline, 1998).

Длина просомы копеподы, сухой вес и содержание органического углерода увеличиваются в процессе созревания рачков всех видов. Определенной зависимости относительного содержания органического углерода в теле рачка от его возрастной стадии не обнаружено. Однако, практически все копеподы (за исключением рачков некоторых стадий *A. bijilos*) характеризуются высоким относительным содержанием органического углерода и азота, что характерно для копепод, населяющих высокие широты (Waive, Larsson, 1997; Mauchline, 1998). У всех исследованных рачков различных стадий соотношение C:N составляло от 3,5 до 6,0, что свидетельствует о высоком относительном содержании липидов в копеподах (Postel et al., 2001). Содержание липидов в рачках составляет от 8,5 до 42,6%. Анализ липидного состава дает основания для определения физиологического состояния копепод (Griggs, Hill, 1998; Stottrup et al., 1999; Helland et al., 2002). Наличие восковых эфиров и триацилглицеролов в примерно равных количествах у видов с коротким жизненным циклом может быть объяснено адаптацией этих видов к постоянно меняющимся пищевым условиям (Ward et al., 1996; Bamstedt, 1986). Содержание общего белка в копеподах исследованных видов практически неизменно в течение всего жизненного цикла и укладывается в порядок значений, приводимый в литературе (Mauchline, 1998).

В прибрежных районах Кандалакшского залива Белого моря наблюдаются следующие закономерности смены сообществ. Наиболее продуктивным периодом является конец гидрологической весны, когда в верхнем слое находится большое количество половозрелых стадий крупных арктических видов, которые интенсивно размножаются. В этот период биомасса сетного планктона может достигать до 2,6 г сырого веса/м³, а плотность популяций, тем не менее, имеет средние за вегетационный сезон значения. Холодноводные виды, доминирующие весной, плавно замещаются космополитическими, затем тепловодными видами к разгару гидрологического лета, после чего процесс происходит в обратном порядке в начале осеннего похолодания вод. Полного вытеснения тепловодным комплексом космополитического не наблюдается даже в мелководных бухтах. В наиболее благоприятный для развития тепловодных видов период их доля составляет не более 50%. Смена комплексов идет с очень высокой скоростью, что объясняется быстротой смены абиотических условий, характерной для Белого моря (Бабков, 1998).

Скорость потребления сестона популяциями рачков изученных видов в целом сходна с аналогичными данными других авторов для видов тех же родов кая-

нид (Head, 1988; Eilertsen, Tande, Taasen, 1989; Hansen et al., 1993; Wang et al., 1998). Скорость потребления пищи в виде органического углерода копеподами в Белом море зависит от таких факторов, как структура сообщества и концентрация пищи, что также показано и другими авторами для разных акваторий (Dagg et al., 1980; Pakhomov et al., 1997; Barquero et al., 1998). Поток пеллет зависит от состава и плотности популяций фито- и зоопланктона, что отмечается и в других морях Арктического Бассейна (Atkinson, Wacasey, 1987; Slagstad et al., 1999; Pasternak et al., 2000; Nejsgaard et al., 2003; Svensen, Nejsgaard, 2003).

ВЫВОДЫ

1. Копеподы исследованных видов (*Acartia bifilosa*, *Centropages hamatus* и *Temora longicornis*) - эврифаги. Степень эврифагии увеличивается в онтогенезе.
2. У всех исследованных рачков обнаружена избирательность питания фитопланктонными водорослями определенных видов.
3. Скорость фильтрации и рацион копепод зависят от абиотических (температура) и биотических факторов (вид, стадия, концентрация пищи). Скорость потребления пищи возрастает при повышении температуры воды и с увеличением концентрации пищи. Время прохождения пищи по кишечнику и скорость фильтрации возрастают с увеличением размеров копепод.
4. Величина усвояемости для рачков разных стадий развития составляет 35-40% в эксперименте, в целом для рачкового зоопланктонного сообщества в слое 0-10 м в течение лета - 45%.
5. Для рачков всех стадий развития характерно высокое содержание липидов (до 43% сухого веса тела). Доля насыщенных жирных кислот достигает 48% от общего количества ЖК.
6. Скорость потребления сестона популяциями исследованных видов составляет до 10% взвеси (сухой вес) за сутки в верхнем 10-м слое воды.
7. Поток органического вещества (в пересчете на органический углерод) в фекальных пеллетах в Белом море из слоя 0-10 м составляет до 1% всего $C_{орг}$ взвеси.
8. В Белом море распределение пеллет различных типов изменяется в течение сезона и зависит от структуры пелагического сообщества.

По теме диссертации опубликованы следующие работы:

1. *Мартынова Д.М., Кутчева И.П.* Сравнительный анализ зоопланктонных сообществ естественных биотопов и марикультурных хозяйств на примере губы Чупа (Белое море) // Материалы I международной конференции "Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера". СПб, 1998. С. 218-219.
2. *Мартынова Д.М., Кутчева И.П.* Суточные вертикальные миграции зоопланктона в Белом море в летний и осенний период // Материалы II международной конференции "Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера". Петрозаводск, 1999. С. 154.
3. *Мартынова Д.М.* Сезонные и пространственные изменения зоопланктонного сообщества (на примере губы Никольская Белого моря) // Материалы научно-практической конференции молодых ученых по проблемам Севера. Мурманск, 2001. С. 56-57.
4. *Мартынова Д.М.* Особенности вертикального распределения зоопланктона в Кандалакшском заливе Белого моря // Материалы VIII региональной научно-практической конференции "Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря". Архангельск, 2001. С.96-98.
5. *Мартынова Д.М.* Фекальные pellets копепоид в Белом море // Отчет 49-го рейса НИС "Профессор Штокман" в Белое море (2-22 августа 2001 г.). М.: Институт океанологии им. П.П. Шишова РАН, 2002. С. 78-92.
6. *Мартынова Д.М.* Организация зоопланктонных сообществ Кандалакшского залива Белого моря // Материалы научно-практической конференции молодых ученых по проблемам Севера. Архангельск, 2003. С. 22-23.
7. *Мартынова Д.М.* Исследование потоков pellets // Отчет 52-го рейса НИС "Иван Петров" в Белое море (27 июня - 8 июля 2002 г.). М.: Институт океанологии им. П.П. Шишова РАН, 2003. С. 100-120.
8. *Martynova D.M.* Copepod faecal pellets in the White Sea: experimental and *in situ* studies // *Oceanology*, vol. 43, suppl. 1, 2003. P. S123-133.
9. *Martynova D.M.* Copepod faecal pellets and their role in organic matter flux in the White Sea // *Proc. Zool. Inst. Russ. Acad. Sci.*, v. 299, 2003. P. 83-90.
10. *Мартынова Д.М.* Питание некоторых массовых видов тепловодных каляноидных копепоид Белого моря // *Океанология*, в печати



20048

РНБ Русский фонд

2005-4

15753

Из фондов Российской национальной библиотеки

Подписано в печать 24.09.04. Формат 60x84 1/16.

Бумага офсетная. Печать офсетная.

Усл. печ. л. 1,16. Тираж 150 экз. Заказ № 391.

ЦОП типографии Издательства СПбГУ.

199061, С-Петербург, Средний пр., 41.