

**ПРИМЕНЕНИЕ МЕТОДА ВЫСОКОТЕМПЕРАТУРНОГО СЖИГАНИЯ
ДЛЯ ИЗМЕРЕНИЯ СОДЕРЖАНИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО УГЛЕРОДА
В МЕЛКОРАЗМЕРНОМ (≤ 1 мм) ЗООПЛАНКТОНЕ
И ФЕКАЛЬНЫХ ПЕЛЛЕТАХ**© 2023 г. А. В. Дриц¹ *, Н. А. Беляев¹, В. А. Карманов¹, М. В. Флинт¹¹Институт океанологии им. П. П. Ширшова РАН, Москва, Россия

*e-mail: adrits@mail.ru

Поступила в редакцию 16.06.2022 г.

После доработки 11.07.2022 г.

Принята к публикации 13.07.2022 г.

Материал получен в экспедициях на НИС “Академик Мстислав Келдыш” в Карском море в 2019–2021 гг. Объектами исследований были мелкоразмерные копеподы, яйца и фекальные пеллеты копепод. Содержание органического углерода измерено методом прямого высокотемпературного каталитического сжигания. Метод адаптирован для измерений на анализаторе общего органического углерода Shimadzu TOC-VCPH. Диапазон устойчиво измеряемых значений углерода составлял 30–10000 нгС экз⁻¹. Зависимость содержания органического углерода (С, мкг экз⁻¹) от размера тела планктонных животных (L , мм) описывается уравнением регрессии $C = 4.24 L^{1.84}$, $r^2 = 0.85$, $n = 46$. Содержание органического углерода в фекальных пеллетах, собранных в полевых условиях, изменялось от 9.4 до 102.9 мкгС мм⁻³. Соотношение органического углерода и хлорофилла “а” в фекальных пеллетах различалось более чем на два порядка: максимальные значения (542.1 и 726.1) были получены в заливах архипелага Новая Земля, минимальные (3.2–5.6) – на шельфе Карского моря в период освобождения акватории ото льда. Полученные результаты обсуждаются с точки зрения возможности применения метода при исследовании питания зоопланктона в естественных условиях и оценки роли фекальных пеллет в вертикальном потоке органического углерода.

Ключевые слова: высокотемпературное сжигание, органический углерод, мелкоразмерный зоопланктон, фекальные пеллеты

DOI: 10.31857/S0030157423010021, EDN: AFELCX

ВВЕДЕНИЕ

Содержание органического углерода в теле планктонных животных и взвешенных в толще воды частицах – один из фундаментальных параметров, необходимых при изучении потоков энергии на разных трофических уровнях, оценках вторичной продукции, расчетах продукционно-деструкционных характеристик планктонных сообществ и вертикальных потоков вещества в водных экосистемах. Существующие в настоящее время методы измерения $C_{\text{орг}}$ с помощью автоматических CHN анализаторов и анализаторов общего органического углерода позволяют получать надежные оценки содержания $C_{\text{орг}}$ в теле планктонных животных. Однако, для мелкоразмерной фракции зоопланктона (коловратки, копеподы с длиной тела менее 1 мм, а также яйца, науплиусы и младшие копеподитные стадии крупных копепод) эти анализы трудоемки, поскольку для измерения необходим отбор пробы, содержащей от нескольких десятков до сотен особей. Такие же

проблемы возникают при измерении содержания органического углерода в фекальных пеллетах зоопланктона, размер которых, как правило, не превышает 1 мм. Данные по содержанию углерода в пеллетах необходимы при исследовании процесса биоседimentации, поскольку пеллеты являются важнейшим компонентом “биологического насоса” в водных экосистемах [31]. Таким образом, применение стандартных методов имеет существенные ограничения, и во многих работах используются литературные данные для отдельных объектов или зависимости содержания $C_{\text{орг}}$ от веса и размера тела животных.

В 80-х годах прошлого века для измерения органического углерода в мелкоразмерной фракции пресноводного зоопланктона был предложен метод высокотемпературного сжигания (ВТС) в присутствии катализатора с использованием разработанного специально для этих целей оборудования [21, 27]. Этот метод позволял измерять до 0.01 мкг $C_{\text{орг}}$ в пробах и был успешно применен

Таблица 1. Район, время сбора материала и объекты исследования. Ova, N, CI – яйца, науплиусы, первая копе-подитная стадия копепод, соответственно, O.s. – *Oithona similis*, Ps. – *Pseudocalanus* spp., CIII–CIV, ФП – фекальные пеллеты

| № рейса | № станции | Район | Координаты | | Дата | Объект |
|---------|------------------------|---------------------------------|-------------|--------------|------------|------------------|
| | | | широта с.ш. | долгота в.д. | | |
| 76 АМК | 6222 | Шельф | 73°06′ | 61°19′ | 07.07.2019 | Ova, N, CI, O.s. |
| | 6222_2 | Шельф | 73°06′ | 61°19′ | 21.07.2019 | ФП |
| | 6222_3 | Шельф | 73°06′ | 61°19′ | 01.08.2019 | ФП |
| | 6226 | Шельф | 75°45′ | 68°18′ | 09.07.2019 | Ova, N, CI, |
| | 6226_2 | Шельф | 75°45′ | 68°18′ | 18.07.2019 | ФП |
| | 6237 | Шельф | 76°57′ | 70°22′ | 13.07.2019 | N, CI |
| | 6242 | Шельф | 73°54′ | 58°95′ | 15.07.2019 | N, CI |
| | 6242_2 | Шельф | 73°54′ | 58°95′ | 17.07.2019 | Ps., ФП |
| | 6254 | Шельф | 76°57′ | 68°18′ | 16.07.2019 | N, CI, ФП |
| | 6274 | Новая Земля, залив Медвежий | 74°09′ | 57°31′ | 28.07.2019 | ФП |
| 6279 | Новоземельская впадина | 73°47′ | 58°30′ | 31.07.2019 | ФП | |
| 81 АМК | 6877_2 | Шельф | 73°06′ | 61°18′ | 12.09.2020 | ФП |
| | 6884 | Шельф | 76°37′ | 71°15′ | 03.09.2020 | ФП |
| | 6905 | Новая Земля, залив Благополучия | 75°40′ | 53°41′ | 07.09.2020 | ФП |
| | 6908 | Новоземельская впадина | 75°38′ | 63°43′ | 08.09.2020 | ФП |
| | 6923 | Новая Земля, залив Цивольки | 74°47′ | 61°30′ | 17.09.2020 | O.s. |
| 83 АМК | 7015 | Шельф | 71°01′ | 58°13′ | 22.06.2021 | ФП |
| | 7016 | Шельф | 72°03′ | 58°26′ | 23.06.2021 | ФП |
| | 7017 | Шельф | 73°00′ | 58°26′ | 23.06.2021 | Ova, N, CI, ФП |
| | 7019 | Шельф | 74°50′ | 68°05′ | 25.06.2021 | ФП |
| | 7020 | Шельф | 75°38′ | 72°16′ | 26.06.2021 | ФП |
| | 7021 | Шельф | 76°30′ | 77°05′ | 26.06.2021 | ФП |
| | 7023 | Шельф | 77°30′ | 78°55′ | 27.06.2021 | ФП |
| | 7025 | Желоб Св.Анны | 76°46′ | 70°52′ | 28.06.2021 | ФП |
| | 7026 | Шельф | 76°34′ | 71°19′ | 28.06.2021 | ФП |
| | 7043 | Шельф | 76°15′ | 74°63′ | 30.06.2021 | ФП |

для индивидуального измерения $C_{орг}$ в теле разных видов коловраток и пресноводных копепод. В работе [32] этот метод был также применен для измерения индивидуального содержания $C_{орг}$ фекальных пеллет морского зоопланктона. Однако, в дальнейшем метод ВТС практически не использовался в практике гидробиологических исследований, что, возможно, связано со спецификой оборудования, необходимого для проведения анализов.

Целью настоящей работы была адаптация метода ВТС для стандартных коммерческих анализаторов общего органического углерода, таких как Shimadzu TOC-VCPH, для определения содержания углерода в мелкоразмерных объектах зоопланктона.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал для исследования был собран в 3 экспедициях Института океанологии РАН на НИС “Академик Мстислав Келдыш” (АМК) в Карское море в 2019–2021 гг. (табл. 1).

В качестве объектов для измерения $C_{орг}$ были использованы яйца, науплии, первые копеподитные стадии копепод, мелкоразмерные копеподы *Oithona similis*, а также фекальные пеллеты, собранные сразу после поимки зоопланктона.

Зоопланктон отбирали сетью Джели (диаметр входного отверстия 37 см, ячея фильтрующего конуса 180 мкм), облавливая верхний перемешанный слой. Сразу после поимки зоопланктон наркотизировали фильтрованной морской водой, насыщен-

ной углекислым газом. Обездвиженных животных под биноклем сортировали по видам и стадиям и отсаживали в фильтрованную через GF/F фильтры. Для каждого анализа в зависимости от размера объекта отбирали от 20 до 30 экземпляров. Яйца копепод отбирали из опытов по определению продукции яиц *Calanus glacialis* и *C. finmarhicus*.

Для сбора фекальных пеллет (ФП) зоопланктон собирали специальной сетью с диаметром входного отверстия 80 см и ячеей фильтрующего конуса 500 мкм, оборудованной сетным стаканом объемом 1 л. Сразу после лова, из пробы под биноклем отлавливали наиболее многочисленные виды копепод (*Calanus glacialis*, *C. hyperboreus*), эвфузиид (*Thysanoessa raschii*) и аппендикулярий (*Oikopleura vanhoffeni*). Животных инкубировали в 50–100 мл нефильтованной морской воде при температуре -0.5°C в течение 1–2 часов. ФП собирали пипеткой со дна сосудов и нескольких часов содержали в фильтрованной через GF/F фильтры морской воде в термостатированной камере при температуре -1.5°C . Непосредственно перед анализом отобранные объекты трижды промывались в изотоническом растворе, приготовленном на основе деионизированной воды, измерялась их длина и диаметр (при увеличении $\times 150$).

Определения $C_{\text{орг}}$ проводили методом ВТС, модифицированным для измерений на анализаторе общего органического углерода Shimadzu TOC-VCPH. Модификация метода состояла в том, что исследуемые образцы биоты и ФП вводились в водном растворе непосредственно в камеру сжигания анализатора с использованием приставки для ручного ввода и микродиспенсера со стеклянным капилляром (Drummond Microdispenser). В стандартной приставке для ручного ввода было расширено входное отверстие до диаметра стеклянного капилляра. Герметичность узла ввода обеспечивалась одетой на капилляр хроматографической резиновой прокладкой. Окисление образцов происходило в сжигательной трубке прибора, заполненной платиновым катализатором, при температуре 680°C , что обеспечивало полноту окисления пробы и существенно (на порядки) увеличивало чувствительность измерений. Перед началом каждой серии измерений проводилась калибровка прибора с использованием стандартных водных растворов гидрофталата калия. Калибровочный диапазон построенной градуировочной кривой составлял 10–5000 нг С.

Для измерения содержания органического углерода в зоопланктоне ($C_{\text{зп}}$) и ФП ($C_{\text{фп}}$), от 2 до 6 экземпляров с помощью микродиспенсера объемом 30 мкл вводили в камеру сжигания анализатора. После каждого анализа для оценки фоновых значений $C_{\text{орг}}$ проводили измерение в пробе воды, отобранной из того же сосуда, в котором находились животные.

Параллельно с измерением $C_{\text{фп}}$ проводилось определение содержания хлорофилла “а” в ФП ($\text{Хл}_{\text{фп}}$). 4–6 предварительно измеренных ФП после четырехкратного промывания в фильтрованной морской воде помещались в 2 мл 90% раствора ацетона и инкубировались 24 часа в темноте при температуре 4°C .

Для сравнения метода ВТС со стандартным методом в камере сжигания твердых образцов были проведены 2 серии параллельных определений. В первой было измерено содержание $C_{\text{зп}}$ в копеподах *Oithona similis*. Из одной пробы было отобрано 20 экз. для измерения методом ВТС и 3 повторности по 90 экз., помещенных в 20 мл фильтрованной морской воды, для измерения $C_{\text{зп}}$ в камере сжигания твердых образцов. Последние фильтровались на прокаленные при температуре 500°C GF/F фильтры. В качестве бланка использовали фильтры, через которые было профильтровано 20 мл фильтрованной морской воды. Измерения $C_{\text{зп}}$ методом ВТС проводилось в пяти повторностях по 3 экз. в каждой. Во второй серии по такой же схеме измерялось $C_{\text{фп}}$ пеллет, собранных в опытах по питанию копепод *Calanus glacialis* на культуре диатомовых водорослей *Thalassiosira weissflogii*. 5 особей четвертой копеподитной стадии *C. glacialis* инкубировались в 100 мл сосуде с культурой диатомовых водорослей *T. weissflogii*. ФП отбирались каждые 10 мин и после четырехкратного промывания в фильтрованной через GF/F фильтры морской воде содержались в термостатированной камере при температуре -1.5°C . Из отобранных ФП, 3 повторности по 70 ФП фильтровались на прокаленные при температуре 500°C GF/F фильтры для последующего измерения $C_{\text{фп}}$ стандартным методом в камере сжигания твердых образцов. Измерения $C_{\text{фп}}$ методом ВТС проводилось в пяти повторностях по 3 пеллеты. Одновременно отбирали ФП для измерения хлорофилла “а” (Хл “а”). Для определения $C_{\text{орг}}$ и Хл “а” в культуре *T. weissflogii*, аликвоты культуры водорослей объемом 5 мл отфильтровались на прокаленные GF/F фильтры. Одни фильтры помещали в 5 мл 90% раствора ацетона и инкубировали 24 часа в темноте при температуре 4°C , другие – высушивали и хранили при -20°C . Концентрация $C_{\text{орг}}$ измерялась на анализаторе Shimadzu TOC-VCPH. Концентрация Хл “а” в экстрактах измерялась флуоресцентным методом [17] на флуорометре Trilogy Turner Designs. Содержание Хл “а” в ФП рассчитывалось по формуле [8] $\text{Хл}_{\text{фп}} = (\text{Хл}$ “а” + 1.52Феопигмент).

Все анализы были выполнены на борту судна. В работе были использованы данные о биомассе фитопланктона в единицах органического углерода ($C_{\text{фит}}$, Суханова И.Н., личное сообщение) и концентрации Хл “а” [2, 3] в слое фотосинтеза.

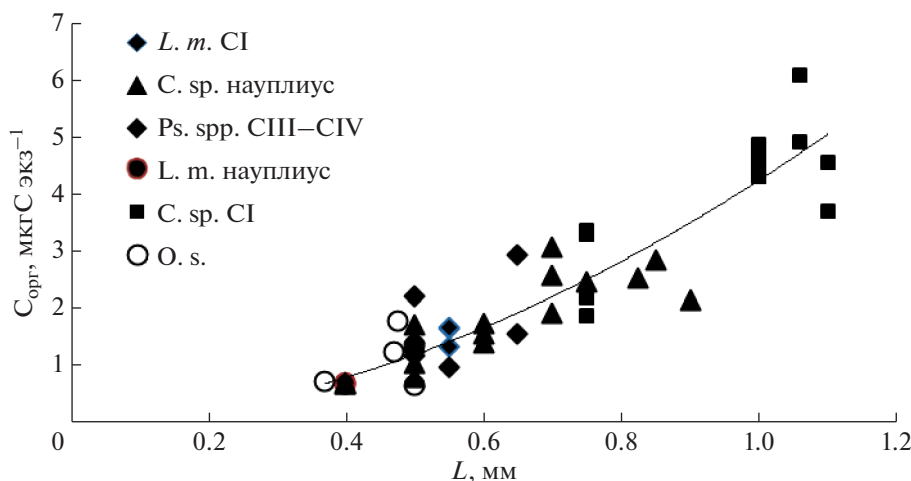


Рис. 1. Зависимость содержания органического углерода ($C_{зп}$) от размера тела планктонных животных (L). $L. m.$ – *Limnocalanus macrurus*, $C. sp.$ – *Calanus sp.*, $O.s.$ – *Oithona similis*, $Ps.$ – *Pseudocalanus spp.*

РЕЗУЛЬТАТЫ

Содержание органического углерода в теле планктонных животных. Содержание $C_{зп}$ в копеподах *Oithona similis*, измеренное стандартным методом (1.11 ± 0.08 мкгС экз⁻¹, $n = 3$) и методом ВТС (1.15 ± 0.47 мкгС экз⁻¹, $n = 5$) достоверно не различалось (Манн–Уитни тест, $p = 0.65$). Результаты измерений $C_{зп}$ в яйцах, науплиусах и в теле младших возрастных стадий разных видов копепод методом ВТС приведены в табл. 2.

Выявлена положительная корреляция между $C_{зп}$ и размером животного (рис. 1), которая описывается уравнением регрессии $C_{зп} = 4.24L^{1.84}$, $r^2 = 0.85$, $n = 46$.

Содержание органического углерода в ФП зоопланктона. $C_{фп}$ в ФП, отобранных в эксперименте, измеренное стандартным методом (0.16 ± 0.04 мкгС экз⁻¹, $n = 5$) и методом ВТС (0.22 ± 0.04 мкгС экз⁻¹, $n = 3$) достоверно не различалось (Манн-Уитни тест, $p = 0.18$). В пересчете

Таблица 2. Содержание органического углерода в разных объектах ($C_{зп}$, мкгС экз⁻¹), измеренное методом ВТС. L/D – длина просомы/диаметр, мм; N – число особей в одной повторности, экз проба⁻¹

| Вид/стадия | L/D | N | $C_{зп}$ |
|--|-------|-----|---------------------|
| Яйца <i>Calanus glacialis</i> | 0.18 | 3 | 0.44 ± 0.09 (5) |
| | 0.20 | 3 | 0.59 ± 0.03 (3) |
| | 0.18 | 3 | 0.43 ± 0.01 (5) |
| Яйца <i>Calanus finmarhicus</i> | 0.15 | 3 | 0.13 ± 0.02 (3) |
| | 0.18 | 3 | 0.34 ± 0.04 (5) |
| Науплиусы <i>Calanus sp.</i> | 0.55 | 3 | 1.72 ± 0.27 (3) |
| | 0.50 | 2 | 1.07 ± 0.31 (3) |
| | 0.60 | 2 | 1.57 ± 0.16 (3) |
| | 0.70 | 2 | 2.52 ± 0.57 (3) |
| | 0.76 | 2 | 2.34 ± 0.43 (5) |
| Науплиусы <i>Limnocalanus macrurus</i> | 0.40 | 2 | 0.69 ± 0.01 (3) |
| <i>Calanus sp. CI</i> | 0.75 | 2 | 2.54 ± 0.59 (7) |
| | 1.00 | 1 | 4.71 ± 0.75 (3) |
| | 1.10 | 2 | 4.72 ± 0.89 (5) |
| <i>Limnocalanus macrurus CI</i> | 0.55 | 2 | 1.55 ± 0.19 (3) |
| <i>Pseudocalanus spp. CIII-CIV</i> | 0.58 | 2 | 1.71 ± 0.74 (6) |

Примечание. Указаны средние значения \pm SD, в скобках – число измерений.

Таблица 3. Содержание органического углерода ($C_{\text{фп}}$, мкгС мм⁻³), хлорофилла *a* ($X_{\text{лфп}}$, мкг мм⁻³) и соотношение $C_{\text{фп}}/X_{\text{лфп}}$ в фекальных пеллетах разных видов зоопланктона

| Станция | Вид/стадия | $C_{\text{фп}}$ | $X_{\text{лфп}}$ | $C_{\text{фп}}/X_{\text{лфп}}$ |
|---------|----------------------------------|------------------|------------------|--------------------------------|
| 6242_2 | <i>Calanus glacialis</i> CIV–CV | 60.8 ± 16.9 (6) | 0.7 | 85.1 |
| | <i>Limnocalanus macrurus</i> CVI | 80.3 ± 30.7 (5) | 1.3 | 61.1 |
| 6226_2 | <i>C. hyporboreus</i> CV | 34.5 ± 17.7 (5) | 2.3 ± 0.3 (2) | 14.7 |
| 6222_2 | <i>C. glacialis</i> CIV–CV | 80.1 ± 25.8 (5) | | |
| 6274 | <i>C. hyporboreus</i> CV | 57.7 ± 10.3 (6) | 0.06 ± 0.02 (2) | 726.1 |
| | <i>Thysanoessa raschii</i> | 56.3 ± 4.2 (2) | | |
| 6279 | <i>C. glacialis</i> CIV | 57.5 ± 22.8 (7) | 6.2 ± 2.9 (3) | 8.6 |
| 6222_3 | <i>C. glacialis</i> CIV–CV | 102.9 ± 28.4 (7) | 0.3 ± 0.1 (3) | 273.5 |
| 6884 | <i>C. glacialis</i> CIV | 33.1 ± 8.0 (4) | 3.3 ± 2.0 (3) | 9.9 |
| 6905 | <i>C. glacialis</i> CIV | 59.6 ± 30.8 (4) | 0.1 ± 0.07 (3) | 542.1 |
| 6908 | <i>C. glacialis</i> CIV | 18.9 ± 8.3 (5) | 1.1 ± 0.1 (3) | 16.6 |
| 6877_2 | <i>C. glacialis</i> CIV | 49.3 ± 12.3 (6) | 0.5 ± 0.06 (4) | 106.8 |
| 7015 | <i>C. glacialis</i> CV–CVI | 33.4 ± 22.7 (5) | 0.6 ± 0.1 (3) | 54.9 |
| 7016 | <i>C. glacialis</i> CV–CVI | 15.3 ± 4.5(5) | 2.4 ± 1.3 (3) | 6.4 |
| 7017 | <i>C. glacialis</i> CV | 27.1 ± 6.1 (5) | 7.9 ± 1.3 (3) | 3.4 |
| 7019 | <i>C. glacialis</i> CIV–CV | 14.6 ± 2.2 (5) | 4.6 ± 0.8 (3) | 3.2 |
| 7020 | <i>C. hyporboreus</i> CVI | 21.1 ± 7.1 (5) | 5.7 ± 2.7 (3) | 3.7 |
| | <i>C. glacialis</i> CV–CVI | 15.1 ± 6.9 (5) | 2.2 ± 1.1 (3) | 6.8 |
| 7023 | <i>C. glacialis</i> CV | 11.5 ± 7.1 (5) | 2.0 ± 0.6 (3) | 5.6 |
| 7025 | <i>C. glacialis</i> CIV–CV | 13.6 ± 2.2 (4) | 0.3 ± 0.2 (4) | 38.3 |
| 7026 | <i>C. glacialis</i> CIV–CV | 10.8 ± 1.8 (4) | 0.5 ± 0.1 (3) | 18.6 |
| | <i>Oikopleura vanhoeffeni</i> | 9.4 ± 3.5 (5) | 0.1 ± 0.02 (3) | 75.6 |
| 7043 | <i>C. glacialis</i> CV | 17.2 ± 6.8 (5) | 3.7 ± 0.9 (3) | 4.7 |

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

на единицу объема, $C_{\text{фп}}$ составляло 28.4 ± 0.40 мкгС мм⁻³, $X_{\text{лфп}} = 0.91 \pm 0.31$ мкг мм⁻³, а соотношение $C_{\text{фп}}/X_{\text{лфп}} = 31.1$. Усвояемость органического углерода (U), рассчитанная с учетом соотношения $C/X_{\text{л}} = 74.9 \pm 12.3$, полученного для культуры *Thalassiosira weissflogii*, как $U = [(C/X_{\text{л}} - C_{\text{фп}}/X_{\text{лфп}})/C/X_{\text{л}}] \times 100$ [20], составляла 58%. Близкие величины усвояемости (35–66%) были получены разными методами в опытах по питанию копепод на культурах планктонных водорослей [5, 30]. Эти данные свидетельствуют о том, что в наших опытах разрушения Хл “а” до нефлуоресцирующих продуктов в процессе пищеварения не происходило.

Содержание органического углерода в ФП, собранных в полевых условиях, изменялось от 9.4 до 102.9 мкгС мм⁻³ (табл. 3). $C_{\text{фп}}$ разных видов зоопланктона, пойманных одновременно (*Calanus glacialis* и *Limnocalanus macrurus* на станции 6242_2, *C. glacialis* и *C. hyporboreus* на станции 7020, *C. glacialis* и *Oikopleura vanhoeffeni* на станции 7026), достоверно не различалось (Манн-Уитни

тест, $p = 0.17–0.46$). При этом соотношение $C_{\text{фп}}/X_{\text{лфп}}$ для одного вида на разных станциях различалось более чем на два порядка (табл. 3).

В зависимости от концентрации Хл “а” в слое фотосинтеза, выделяются две группы значений $C_{\text{фп}}/X_{\text{лфп}}$: при концентрации Хл “а” < 1 мг м⁻³, $C_{\text{фп}}/X_{\text{лфп}}$ изменяется в широком диапазоне от 10 до 720, при концентрации > 1 мг м⁻³ диапазон изменчивости существенно уже, а значения не превышают 15 (рис. 2).

Максимальные значения (542.1 и 726.1) были получены в заливах архипелага Новая Земля на ст. 6274 (залив Медвежий) и на ст. 6905 (залив Благополучия), минимальные (3.2–5.6) – на станциях, выполненных в Карском бассейне в июне 2021 г. вскоре после освобождения акватория ото льда [11].

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты проведенной работы показали, что измерения органического углерода в малой выборке мелкофракционной фракции зоопланктона и

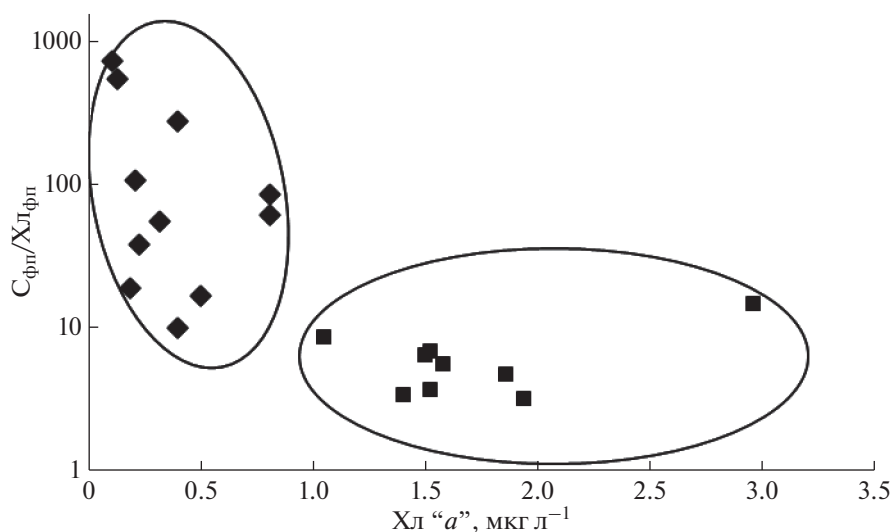


Рис. 2. Соотношение органического углерода и хлорофилла “а” в фекальных пеллетах зоопланктона ($C_{фп}/Хл_{фп}$) при разной концентрации хлорофилла “а” в слое фотосинтеза ($Хл\ “а”$).

ФП методом ВТС можно выполнять с использованием стандартных коммерческих анализаторов органического углерода. Наши оценки $C_{зп}$ в яйцах и в теле разных видов мелкоразмерного зоопланктона сопоставимы с величинами, полученными ранее для этих видов стандартным методом на большом количестве отобранных для анализа животных (табл. 4).

Прямые измерения содержания органического углерода ФП мезозоопланктона, собранных в разных районах Мирового океана, свидетельствуют

о значительной изменчивости значений $C_{фп}$, превышающей порядок величин (табл. 5).

По нашим данным, диапазон изменений $C_{фп}$ в Карском море составляет 9–103 мкгС мм⁻³. Высокая степень изменчивости $C_{фп}$ обусловлена, главным образом, различиями в составе съеденной пищи, и, в меньшей степени, ее концентрации [32]. Для преимущественно растительных видов зоопланктона соотношение $C_{фп}/Хл_{фп}$ при известной величине усвояемости может быть использовано для расчета соотношения $C/Хл$

Таблица 4. Литературные данные о содержании органического углерода в разных видах зоопланктона ($C_{зп}$, мкгС экз⁻¹), измеренные стандартным методом. L/D – длина просомы/диаметр, мм, N – число особей в одной повторности, экз.

| Вид/стадия | L/D | N | $C_{зп}$ | Источник |
|------------------------------------|-------|---------|-----------------|----------|
| <i>Calanus glacialis</i> , яйца | 0.18 | 20–100 | 0.33 | [28] |
| | 0.18 | 200–300 | 0.4 ± 0.03 | [15] |
| | – | 200–300 | 0.44 ± 0.08 | [16] |
| <i>C. finmarhicus</i> , яйца | 0.15 | 20–100 | 0.21 | [29] |
| | – | – | 0.23 | [14] |
| | 0.14 | 30–40 | 0.19 | [18] |
| <i>C. glacialis</i> , науплиусы | – | 20–40 | 0.8–2.3 | [7] |
| <i>C. finmarhicus</i> , науплиусы | 0.4 | 5–30 | 1.3–1.8 | [18] |
| <i>C. finmarhicus</i> CI | – | 30 | 1.43 | [18] |
| <i>C. glacialis</i> CI | 1.0 | 6 | 4.74 | [12] |
| <i>C. glacialis</i> CI | – | – | 6.5 | [25] |
| <i>Oithona similis</i> | – | 400–500 | 1.0–1.6 | [26] |
| <i>O. similis</i> , fem. | – | 5–20 | 1.3 ± 0.13 | [6] |
| <i>Pseudocalanus</i> spp. CIII–CIV | – | >30 | 1.84 | [34] |

Таблица 5. Литературные данные о содержании органического углерода в ФП разных видов зоопланктона ($C_{\text{фп}}$, мкгС мм^{-3}), измеренные разными методами в различных районах Мирового океана. N – число ФП в одной повторности, экз проба⁻¹

| Вид | N | $C_{\text{фп}}$ | Район | Метод | Источник |
|--------------------------|---------|-----------------|-----------------|----------------|----------|
| Копеподы > 1 мм | 1 | 10–250 | Аравийское море | ВТС | [32] |
| <i>Neocalanus</i> sp. | 7–140 | 13 ± 4 | Тихий океан | СНН анализатор | [36] |
| <i>Oikopleura</i> | 78 | 85 | | | |
| <i>Euphausiids</i> | 7–140 | 80 ± 10 | | | |
| Копеподы | | 57 | Норвежское море | СНН анализатор | [13] |
| <i>Oikopleura</i> sp. | 50–200 | 42 | | | |
| <i>Euphausiids</i> | | 16 | | | |
| <i>C. finmarchicus</i> | 100–200 | 61 ± 4 | Баренцево море | СНН анализатор | [14] |
| <i>Calanus glacialis</i> | | 80 ± 6 | | | |
| <i>Oikopleura</i> sp. | | 29 ± 2 | | | |

в съеденной пище и оценки вклада в рацион зоопланктона автотрофных водорослей [9]. Необходимым условием для такого расчета является отсутствие значительной деградации Хл “а” до нефлуоресцирующих продуктов в кишечнике планктонных животных. Возможность разрушения Хл “а” в процессе пищеварения неоднократно обсуждалась в литературе, однако, до сих пор, этот вопрос остается открытым [8, 24]. Результаты наших экспериментов свидетельствуют в пользу отсутствия заметного разрушения Хл “а” в кишечнике копепоид.

Принимая среднюю величину усвояемости для растительного зоопланктона при питании естественной взвесью равной 70% [20], мы рассчитали соотношение С/Хл в съеденной пище на исследованных станциях. При высокой концентрации Хл “а” в весенний период (>1 мкг/л, станции 7016–7023, 7043, 83 АМК) это соотношение в среднем было равно 15.7 ± 5.2 и достоверно не отличалось от соотношения С/Хл в фитопланктоне на этих станциях (20.0 ± 1.7 , Манн-Уитни тест, $p = 0.20$). Максимальные рассчитанные величины С/Хл пищи для этих же видов зоопланктона (1800–2400) были получены в заливах архипелага Новой Земли (станции 6274, 76 АМК; 6905, 81 АМК), где концентрации Хл “а” составляла около 0.1 мкг/л, а соотношение С/Хл фитопланктона – 23–42. По данным [4], в заливе Благополучия, характеризующимся высокой концентрацией минеральной взвеси, зоопланктон активно потреблял органо-минеральные агрегаты, образованные при участии глинистых минералов. Такие агрегаты, обладая сильно выраженными сорбционными свойствами, аккумулируют растворенные органические молекулы и бактерии и могут служить важным источником органического углерода для зоопланктона [28]. Эти результаты показывают, насколько сильно может меняться состав пищи в

зависимости от трофических условий. Во время весеннего цветения фитопланктона на шельфе Карского моря в 2021 г. [11], основу рациона массовых видов копепоид составляли планктонные водоросли. В заливах Новой Земли, при низкой биомассе фитопланктона, зоопланктон, по-видимому, переключается на использование альтернативных источников пищи.

Соотношение $C_{\text{фп}}/Хл_{\text{фп}}$, можно использовать не только для получения информации об источниках потребляемого органического углерода в конкретной ситуации, но и для оценки суточных рационов зоопланктона в естественных условиях на основании измерений содержания фитопигментов в кишечнике [8]. Обычно, для таких расчетов используется среднее для Мирового океана соотношение С/Хл фитопланктона (в большинстве случаев, равное 50) или измеренное соотношение взвешенного органического углерода взвеси и Хл “а” [например, 1, 8, 23, 33]. Расчет через $C_{\text{фп}}/Хл_{\text{фп}}$ связан с высокой трудоемкостью сбора большого количества ФП, необходимого для измерения $C_{\text{фп}}$ стандартным методом. Очевидно, что при этом существенно снижается достоверность результатов. С такой же проблемой сталкиваются и при оценке вертикальных потоков ФП и их вклада в общий поток органического углерода. При большом диапазоне изменчивости содержания органического углерода ФП из седиментационных ловушек, который составляет от 0.01 до 0.15 мгС мм^{-3} [35], во многих работах [например, 17, 19, 22, 35, 36] для расчетов принимаются средние величины $C_{\text{фп}}$, полученные в разных районах. Высокая чувствительность метода ВТС дает возможность более точно оценить роль ФП разного происхождения в вертикальном переносе взвешенного органического углерода и проследить изменения потока ФП на разных глубинах [10, 32].

В целом, полученные результаты показали, что метод ВТС, адаптированный для стандартных анализаторов органического углерода, не только существенно снижает трудоемкость пробоподготовки, но и позволяет получить дополнительную информацию о масштабах изменчивости содержания органического углерода в зоопланктоне и ФП. Применение этого метода при исследовании питания зоопланктона в естественных условиях и его роли в процессах биоседimentации существенно повышает достоверность результатов.

Благодарности. Авторы благодарят команду НИС “Академик Мстислав Келдыш” за помощь в работе.

Источники финансирования. Работы выполнены в рамках госзадания № FMWE-2022-0004.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Арашкевич Е.Г., Флинт М.В., Никишина А.Б. и др.* Роль зоопланктона в трансформации органического вещества в обском эстуарии, шельфовых и глубоководных районах Карского моря // *Океанология*. 2010. Т. 50. № 5. С. 823–836.
2. *Демидов А.Б., Сергеева В.М., Гагарин В.И. и др.* Первичная продукция и хлорофилл размерных групп фитопланктона Карского моря в период схода сезонного льда // *Океанология*. 2022. Т. 62. № 3. С. 1–14. <https://doi.org/10.31857/S0030157422030030>
3. *Демидов А.Б., Гагарин В.И., Еремеева Е.В. и др.* Вертикальная изменчивость первичной продукции и хлорофилла в Карском море в середине лета: вклад подповерхностных максимумов в интегральные величины // *Океанология*. 2021. Т. 61. № 5. С. 737–752. <https://doi.org/10.31857/S003015742105004X>
4. *Амелина А.Б., Дриц А.В., Сергеева В.М. и др.* Зоопланктон заливов архипелага Новая Земля: состав, распределение, роль в выедании фитопланктона и биоседimentации // *Океанология*. 2018. Т. 58. № 6. С. 908–922. <https://doi.org/10.1134/S0030157418060011>
5. *Abe Y., Natsuike M., Matsuno K. et al.* Variation in assimilation efficiencies of dominant *Neocalanus* and *Eucalanus* copepods in the subarctic Pacific: Consequences for population structure models // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2013. V. 449. P. 321–329. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2013.10.023>
6. *Ashjian C.J., Campbell R.G., Welch H.E. et al.* Annual cycle in abundance, distribution, and size in relation to hydrography of important copepod species in the western Arctic Ocean // *Deep-Sea Res. I.* 2003. V. 50. P. 1235–1261. [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(03\)00129-8](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(03)00129-8)
7. *Bailey A., Thor P., Browman H. I. et al.* Early life stages of the Arctic copepod *Calanus glacialis* are unaffected by increased seawater pCO₂ // *ICES J. of Mar. Sci.* 2017. V. 74. P. 996–1004. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsw066>
8. *Bamstedt U., Gifford D.J., Irigoien X. et al.* Feeding / *ICES Zooplankton Methodology Manual* / Eds. Harris R. et al. London: Academic Press, 2000. P. 297–380.
9. *Downs J.N., Lorenzen C.J.* Carbon : pheopigment ratios of zooplankton fecal pellets as an index of herbivorous feeding // *Limnol. Oceanogr.* 1985. V. 30. № 5. P. 1024–1036.
10. *Drits A.V., Pasternak A.F., Arashkevich E.G. et al.* Influence of riverine discharge and timing of ice retreat on particle sedimentation patterns on the Laptev Sea shelf // *J. Geophys. Res.: Oceans.* 2021. V. 126. № 10. e2021JC017462. <https://doi.org/10.1029/2021JC017462>
11. *Flint M.V., Poyarkov S.G., Rimsky-Korsakov N.A. et al.* Ecosystems of the Siberian Arctic Seas—2021: Ecosystem of the Kara Sea in the Period of Seasonal Ice Melting (Cruise 83 of the R/V Akademik Mstislav Keldysh) // *Oceanology*, 2022. V. 62. N 1, P. 133–135. <https://doi.org/10.1134/S0001437022010052>
12. *Forest A., Galindo V., Darnis G. et al.* Carbon biomass, elemental ratios (C : N) and stable isotopic composition (δ13C, δ15N) of dominant calanoid copepods during the winter-to-summer transition in the Amundsen Gulf (Arctic Ocean) // *J. Plank. Res.* 2011. V. 33. № 1. P. 161–178. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbq103>
13. *González H.E., González S.R., Brummer G.A.* Short-term sedimentation pattern on zooplankton, faeces, and microzooplankton at a permanent station in the Bjornafjorden (Norway) during April–May 1992 // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1994. V. 105. P. 31–45.
14. *González H.E., Smetacek V.* The possible role of the cyclopoid copepod *Oithona* in retarding vertical flux of zooplankton fecal material // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1994. V. 113. P. 233–246.
15. *Hirche H.-J.* Egg production of the Arctic copepod *Calanus glacialis*: laboratory experiments // *Mar. Biol.* 1989. V. 103. P. 311–318.
16. *Hirche H.-J., Bohrer R. N.* Reproduction of the Arctic copepod *Calanus glacialis* in Fram Strait. *Mar. Biol.* 1987. V. 94. P. 11–17.
17. *Holm-Hansen O., Lorenzen C.J., Holmes R.W., Strickland J.D.H.* Fluorometric determination of chlorophyll // *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* 1965. V. 30. P. 3–15. <https://doi.org/10.3354/meps08608>
18. *Hygum B.H., Hansen B.W.* Growth and development of *Calanus finmarchicus* nauplii during a diatom spring bloom // *Mar. Biol.* 2000. V. 136. P. 1075–1085.
19. *Juul-Pedersen T., Michel C., Gosselin M.* Sinking export of particulate organic material from the euphotic zone in the eastern Beaufort Sea // *Mar. Ecol.: Prog. Ser.* 2010. V. 410, P. 55–70.
20. *Landry M. R., Hassett R. P., Fagerness V. et al.* Effect of food acclimation on assimilation efficiency of *Calanus pacificus* // *Limnol. Oceanogr.* 1984. V. 29. № 2. P. 361–364.
21. *Laija R., Salonén K.* Carbon analysis for the determination of individual biomasses of planktonic animals // *Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie: Verhandlungen*. 1978. V. 20. № 4. P. 2556–2560. <https://doi.org/10.1080/03680770.1977.11896915>

22. Miquel J.-C., Gasser B., Martín J. et al. Downward particle flux and carbon export in the Beaufort Sea, Arctic Ocean; the role of zooplankton // *Biogeosciences*. 2015. V. 12. P. 5103–5117. <https://doi.org/10.5194/bg-12-5103-2015>
23. Morales C.E., Bedo A., Harris R.P. et al. Grazing of copepod assemblages in the north-east Atlantic: the importance of the small size fraction // *J. Plank. Res.* 1991. V. 13. № 2. P. 455–472.
24. Pasternak A.F. Gut fluorescence in herbivorous copepods: an attempt to justify the method // *Hydrobiologia*. 1994. V. 292/293. P. 241–248. <https://doi.org/10.1007/BF00229947>
25. Pasternak A., Arashkevich E., Reigstad M. et al. Dividing mesozooplankton into upper and lower size groups: Applications to the grazing impact in the Marginal Ice Zone of the Barents Sea // *Deep-Sea Res. II*. 2008. V. 55. P. 2245–2256.
26. Pond D. W., Ward P. Importance of diatoms for *Oithona* in Antarctic waters // *J. Plank. Res.* 2011. V. 33. № 1. P. 105–118.
27. Salonen K. A versatile method for the rapid and accurate determination of carbon by high temperature combustion // *Limnol. Oceanogr.*, 1979. V. 24. № 1. P. 177–183
28. Syvitsky J.P.M., Lewis A.G. Sediment ingestion by *Tigriopus californicus* and other zooplankton: material transformation and sedimentological considerations // *Journal of Sedimentary Petrol.* 1980. V. 50. № 3. P. 0869–0880.
29. Swalethorp R., Kjellerup S., Dünweber M. et al. Grazing, egg production, and biochemical evidence of differences in the life strategies of *Calanus finmarchicus*, *C. glacialis* and *C. hyperboreus* in Disko Bay, western Greenland // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2011. V. 429. P. 125–144. <https://doi.org/10.3354/meps09065>
30. Tang K.W., Dam H.G. Limitation of zooplankton Production: Beyond Stoichiometry // *Oikos*. 1999. V. 84. № 3. P. 537–542.
31. Turner J.T. Zooplankton fecal pellets, marine snow, phytodetritus and the ocean's biological pump // *Progress in Oceanography*. 2015. V. 130. P. 205–248.
32. Urban-Rich J., Hansell D.A., Roman M.R. Analysis of copepod fecal pellet carbon using a high temperature combustion method. // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1998. V. 171. P. 199–208. <https://doi.org/10.3354/meps171199>
33. Valdés V., Escribano R., Vergara O. Scaling copepod grazing in a coastal upwelling system: the importance of community size structure for phytoplankton C flux // *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 2017. V. 45. № 1. P. 41–54. <https://doi.org/10.3856/vol45-issue1-fulltext-5>
34. Walve J., Larsson U. Carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of crustacean zooplankton in the Baltic Sea: implications for nutrient recycling // *J. Plank. Res.* 1999. V. 21. № 12. P. 2309–2321.
35. Wexels Riser C., Reigstad M., Wassmann P. Zooplankton-mediated carbon export: A seasonal study in a northern Norwegian fjord // *Mar. Biol. Res.* 2010. V. 6. № 5. P. 461–471. <https://doi.org/10.1080/17451000903437067>
36. Wilson S.E., Steinberg D.K., Buesseler K.O. Changes in fecal pellet characteristics with depth as indicators of zooplankton repackaging of particles in the mesopelagic zone of the subtropical and subarctic North Pacific Ocean // *Deep Sea Res. Part II*. 2008. V. 55. № 14. P. 1636–1647. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2008.04.019>

Application of High-Temperature Combustion Method for Measuring Content of Organic Carbon in Faecal Pellets and Small-Sized (≤ 1 mm) Zooplankton

A. V. Drits^a, N. A. Belayev^a, V. A. Karmanov^a, M. V. Flint^a

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

[#]*e-mail: adrits@mail.ru*

Organic carbon of fecal pellets and small-sized (≤ 1 mm) zooplankton was measured using a high-temperature combustion method. The method was adapted for measurements with Shimadzu TOC-VCPH analyzer equipped with a manual injection module. The range of carbon content values was 30–10000 ng ind⁻¹. The samples for analysis were collected during the cruises of the R/V “Akademik Mstislav Keldysh” in the Kara Sea in 2019–2021. Relationship between body carbon (C, $\mu\text{g ind}^{-1}$) and prosome length (L, mm) of zooplankton describes by the equation $C = 4.24 L^{1.84}$, $r^2 = 0.85$, $n = 46$. Carbon of field collected fecal pellet varied from 9.4 до 102.9 $\mu\text{g C mm}^{-3}$. The carbon to chlorophyll *a* ratio of fecal pellets differed by more than two orders of magnitude. The highest values (542 and 736) were obtained in the bays of the Novaya Zemlya archipelago, the lowest (3–6) on the Kara sea shelf in June 2021 soon after ice melting. The perspectives of implication of high temperature combustion method for studies of zooplankton in situ feeding and to estimate the contribution made by pellets to POC vertical flux are discussed.

Keywords: copepod, faecal pellet, organic carbon, high-temperature combustion method