

Journal of Siberian Federal University. Biology № ... (... ...) 000

~~~

УДК 577.472 (28)

## **The Methodology of Using Sediment Traps to Study Vertical Flux and Sinking Velocities of Suspended Particles of Large Size: Marine Snow, Fecal Pellets and Zooplankton Carcasses (a Review)**

**Olga P. Dubovskaya<sup>\*a,b</sup>,  
Aleksander P. Tolomeev<sup>a</sup> and Zhanna F. Buseva<sup>c</sup>**

<sup>a</sup>*Institute of Biophysics SB RAS  
50/50 Akademgorodok, Krasnoyarsk, 660036, Russia*

<sup>b</sup>*Siberian Federal University  
79 Svobodny, Krasnoyarsk, 660041, Russia*

<sup>c</sup>*Scientific and Practical Center  
of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources  
27 Akademicheskaya Str., Minsk, 220072, Belarus*

Received 06.07.2016, received in revised form 10.09.2016, accepted 20.10.2016

---

*Contemporary publications on various aspects of sediment traps application in marine and fresh waters are reviewed. Recommendations are given to construction and exposure of sediment traps in water column to a representative collection of settling particles (shape and size of traps, bafflers, covers, sodium chloride addition, suspending devices and free drifting traps, bactericides, swimmers influence, periphyton growth and settling material decomposition assessment, exposure duration, and bottom resuspension correction). Accuracy and precision of the trap method are discussed. A comparative analysis of sinking velocity values of large particles (marine snow, fecal pellets and zooplankton carcasses) obtained by different methods is carried out. Some modern traps and suspension systems are described; considerable progress in video recording is noted; reasonable traps to collect zooplankton carcasses are chosen.*

*Keywords: sediment trap, zooplankton, carcasses, fecal pellets, marine snow, sinking velocity, video recording, methodological recommendations.*

*DOI: 10.17516/1997-1389-0001*

---

© Siberian Federal University. All rights reserved

\* Corresponding author E-mail address: [dubovskaya@ibp.krasn.ru](mailto:dubovskaya@ibp.krasn.ru)

**Методология использования  
седиментационных ловушек  
для изучения вертикального потока  
и скорости осаждения взвешенных частиц  
большого размера: морского снега,  
фекальных пеллет и трупов зоопланктона  
(обзор литературы)**

**О.П. Дубовская<sup>а,б</sup>, А.П. Толмеев<sup>а</sup>, Ж.Ф. Бусева<sup>в</sup>**

<sup>а</sup>Институт биофизики СО РАН  
Россия, 660036, Красноярск, Академгородок, 50/50

<sup>б</sup>Сибирский федеральный университет

Россия, 660041, Красноярск, пр. Свободный, 79

<sup>в</sup>Научно-практический центр НАН

Беларуси по биоресурсам

Беларусь, 220072, Минск, ул. Академическая, 27

---

*Сделан обзор современной литературы по многим аспектам использования седиментационных ловушек в морских и пресных водах. Даны рекомендации к конструкции и установке седиментационных ловушек в водной толще для репрезентативного сбора оседающих частиц (форма и размеры ловушек, баффлеры, крышки, добавление соли, подвешивающие приспособления и обеспечение свободного дрейфа, добавление бактерицидов, влияние заплывшего зоопланктона, оценки пристеночного роста и разложения взвеси, продолжительность экспонирования, внесение поправок на ресуспензию со дна). Рассмотрена точность метода ловушек. Проведен сравнительный анализ полученных разными методами величин скорости оседания крупных частиц: морского снега, фекальных пеллет и трупов зоопланктеров. Описаны некоторые современные ловушки и системы подвешивания, отмечен прогресс в использовании видеорегистрации, выбраны ловушки для сбора мертвых особей зоопланктона.*

*Ключевые слова: седиментационная ловушка, зоопланктон, мертвые особи, фекальные пеллеты, морской снег, скорость оседания, видеорегистрация, методические рекомендации.*

---

**Введение**

Одним из методов оценки потоков оседающих веществ в морских и пресных водах является прямое измерение этих потоков седиментационными ловушками. Ловушка обеспечивает сбор не только преобладающих,

но и редких, и быстро опускающихся частиц (Karl, Knauer, 1984). Единицы измерения потоков – количество изучаемого компонента взвеси, поступающего в единицу времени на единицу площади, например экз/м<sup>2</sup>-сут, мг/м<sup>2</sup>-сут. В англоязычной литературе в этих

единицах выражают daily flux (суточный поток) или sedimentation rate (скорость седиментации). При этом базовое уравнение (например, Bloesch, Burns, 1980) для потока оседающих частиц  $F$  представляет собой выражение

$$F = C \cdot w, \quad (1)$$

где  $C$  – концентрация изучаемых частиц в воде на горизонте экспонирования ловушки (окружающая ловушку), экз (мг)/м<sup>2</sup>;  $w$  – скорость осаждения (оседания, опускания) этих частиц, м/сут. Отсюда  $w$  может быть рассчитана как

$$w = F / C \quad (2)$$

и являет собой «величину потока осаждения, нормированную по концентрации» (Умнова, 1999) и одновременно «среднюю скорость опускания всех частиц, присутствующих в данном размерном классе» (McDonnell, Buesseler, 2010) в естественных физических условиях (*in situ*), окружающих ловушку. Учитывая, что  $C$  – это концентрация всех частиц в окружающей ловушку воде – как оседающих, так и взвешенных, неоседающих, – рассчитываемая по уравнению (2)  $w$  есть нижний предел оценки скорости активно оседающих частиц, так как присутствие взвешенных частиц будет уменьшать  $w$  (McDonnell et al., 2015a). При этом ловушка, как любой инструмент (метод), должна удовлетворять определенным требованиям к конструкции и установке для максимизации точности оценки (accuracy<sup>1</sup>)  $F$  и,

соответственно,  $w$ . Из этой величины можно рассчитать удельную скорость элиминации (убыли) изучаемых частиц из столба воды над ловушкой,  $G$  (1/сут), разделив  $w$  на высоту столба воды  $h$  (м):

$$G = w/h, \quad (3)$$

которая важна для различных экологических расчетов и математических моделей (например, Gladyshev et al., 2003; Dubovskaya, 2008; Dubovskaya et al., 2015).

С другой стороны, гравитационную скорость опускания частиц с числом Рейнольдса  $Re < 0.5$ , опускающихся в ламинарном режиме, часто рассчитывают по уравнению Стокса или его модификациям (например, Yoon et al., 2001; Tang et al., 2014). Bloesch, Burns (1980) относили к частицам, оседающим в ламинарном, а не турбулентном режиме, частицы с эквивалентным сферическим диаметром (ESD)  $< 250$  мкм. Для мертвых озерных зоопланктов (клагоцер, копепод) с  $Re > 0.5$  ( $0.5 - 4$ ) скорость оседания приблизительно подчиняется закону Стокса, кроме трупов большого размера (длиной  $> 1-1.6$  мм) и, соответственно, большего  $Re$ , и трупов с раскрытым карапаксом и расправленными антеннами (Kirillin et al., 2012; Tang et al., 2014).

Скорости оседания, измеренные в лаборатории в цилиндре (settling column method) при постоянных температуре, вязкости и отсутствии ламинарного и турбулентного движения воды (например, Yoon et al., 2001; Frangoulis et al., 2011), являются скоростями опускания *in vitro* (в искусственных условиях).

Скорость *in vitro* будет «максимальной» (Noji, 1991; Ploug et al., 2008b), «потенциальной» (Cadée et al., 1992; Grossart, Simon, 1998), «максимальной потенциальной» (Saba, Steinberg, 2012) по сравнению со скоростью *in situ*, где вертикальная турбулентность су-

<sup>1</sup> Точность метода как ассугасу – близость измеренной данным методом величины к реальной (эффективность метода); как precision – близость нескольких измеренных данным методом величин друг к другу (вариабельность метода) (<http://www.mathsisfun.com/accuracy-precision.html>; <https://www.ncsu.edu/labwrite/Experimental%20Design/accuracy-precision.htm>).

ществено снижает скорости оседания и перераспределяет частицы в водной толще, способствуя снижению пространственных градиентов концентрации взвешенных частиц (Bloesch, Burns, 1980; Blomqvist, Håkanson, 1981; Parsons et al., 1988; MacIntyre et al., 1995). Седиментация под влиянием собственно скорости оседания происходит лишь там, где адвекция незначительна, а в водах, где существует горизонтальная и вертикальная турбулентность, седиментация скорее отражает условия турбулентности, чем собственную скорость оседания частиц (Parsons et al., 1988). Чистая скорость седиментации *in situ* есть результат и турбулентных движений воды, орбитальных вращений, наиболее выраженных вблизи поверхностей (MacIntyre et al., 1995; Simon et al., 2002). В последнее время большое внимание уделяется механизмам замедления скорости оседания и увеличения времени удерживания пористых частиц (морского снега) в более плотных слоях водной среды, например в пикноклине (MacIntyre et al., 1995; Kindler et al., 2010). Частица задерживается в этом слое, пока диффузный обмен между внешней и внутренней жидкостью увеличивает избыточную плотность частицы, после чего она продолжает оседание. Время удерживания частицы пропорционально квадрату ее диаметра. Для морского снега (с пористостью >95 % и размерами 0.5-20 мм) время удерживания в пикноклине оценивается периодом от 3 мин до 3.3 сут (Kindler et al., 2010). Вдобавок турбулентность на стыке неоднородностей (у пикноклина) будет поддерживать эти частицы во взвешенном состоянии, вбрасывать их в вышележащий слой; особенно это относится к меньшим частицам с меньшей пористостью (MacIntyre et al., 1995).

Действительно, скорости оседания трупов озерного зоопланктона по Стоксу и в лабораторных трубках довольно высоки, 50-

150 м/сут (например, Kirillin et al., 2012), а единичные измерения *w in situ* по накоплению в ловушках показывают существенно меньшие величины – 0.3–5.8 м/сут (Дубовская, 2006; Dubovskaya et al., 2015). Модельные расчеты с включением турбулентности и температуры в водоеме, обуславливающей скорость изменения плотности тупа в результате разложения, также показали уменьшение Стоксовой скорости оседания (Kirillin et al., 2012; Dubovskaya et al., 2015). Тем не менее измерения скорости опускания частиц в трубках обобщаются и включаются в различные модели и оценки вертикального потока (например, Лебедева, Шушкина, 1994; Yoon et al., 2001; Riley et al., 2012; Saba, Steinberg, 2012), экстраполируются на *in situ* условия (например, Frangoulis et al., 2011; Lebrato et al., 2013).

Это несоответствие побудило нас написать настоящий обзор современной литературы по многим аспектам использования седиментационных ловушек в морских и пресных водах, по методам измерения и величинам скорости оседания крупных частиц, полученным разными методами. К крупным частицам отнесли фекальные пеллеты копепод и других беспозвоночных, морской снег – агрегации различного происхождения > 300-500 мкм до десятков см (по: Simon et al., 2002) и мертвые особи (трупы) мезо-макрозоопланктона – в основном кладоцер и копепод в пресных водах, еще эвфаузид, аппендикулярий, салпы, птеропод, медуз и др. – в морских (Turner, 2015).

## **1. Основные требования к конструкции и установке седиментационных ловушек в водной толще**

Теоретические основы и практические рекомендации к применению ловушек изложены во многих работах и обзорах, например, Bloesch, Burns (1980), Blomqvist,

Håkanson (1981), Butman et al. (1986), Håkanson et al. (1989), Глущенко (1988), Дубовская (2002), Buesseler et al. (2007). Ниже перечислены основные требования к конструкции ловушки, необходимые для корректной и максимально точной (ассурагу) оценки потока осаждающихся частиц как в спокойных, так и в подвижных (ламинарных и турбулентных) водах. Материал, из которого изготовлена ловушка, не должен загрязнять пробы (Bloesch, Burns, 1980; McDonnell et al., 2015b). Например, если предполагается анализ собранной взвеси на содержание органохлористых и углеводородных соединений, то ловушка из обычно используемого поливинилхлорида (PVC) должна быть покрыта внутри стеклом или тефлоном (Bloesch, Burns, 1980). В настоящее время в основном применяются коллекторы из акрила или плотного полиэтилена (McDonnell et al., 2015b).

**Форма** собирающего коллектора ловушки должна быть *цилиндрической*. Иногда встроенная на дне цилиндра крутая воронка, по Gardner et al. (1997), быстро гасит входящие в ловушку вихри. В глубоководных океанических исследованиях допустимо и даже необходимо использовать большие конусные ловушки с закрывающимися через определенное время собирающими сосудами под конусом (Buesseler et al., 2007). Рекомендации относительно цилиндрических ловушек: **диаметр** входного отверстия *не менее 4 см* (Håkanson, 1984; Håkanson et al., 1989) *или > 45 мм* (Blomqvist, Kofoed, 1981); *5–20 см* (Bloesch, Burns, 1980). Для предотвращения ресуспензии осадка со дна цилиндра под влиянием проникающих в ловушку турбулентных вихрей **отношение Н/Д** – длины цилиндра (Н) к его диаметру (D) – должно быть: *> 5 (при скоростях течения 5–8 см/с, Hargrave, Burns, 1979), > 4 (при скоростях течения до 9.5 см/с, Gardner, 1980), > 5 для спокойных*

*условий (малых озер) и ≥ 10 для турбулентных условий (больших озер и океанов)* (Bloesch, Burns, 1980); *> 3* (Blomqvist, Kofoed, 1981), *> 3, но эта величина должна увеличиваться до > 6 в очень турбулентных условиях* (Håkanson, 1984; Håkanson et al., 1989). График Lau (1979) (представленный также у Bloesch, Burns, 1980, Butman et al., 1986) позволяет вычислить пороговую для возникновения ресуспензии со дна ловушки «критическую» скорость течения потока у входа ловушки различного D (от 3.4 до 8.8 см) и Н/D (4.7 – 10) через число Рейнольдса ловушки,  $R_t$ :

$$R_t = uD/v, \quad (4)$$

где  $u$  – скорость течения потока (см/с),  $D$  – диаметр ловушки (см);  $v$  – кинематическая вязкость (см<sup>2</sup>/с). Например, согласно графику для используемой в работе (Dubovskaya et al., 2015) ловушки диаметром 7.7 см и Н/D = 6.3 ресуспензия начинается при  $R_t = 10\ 000$ ; тогда из формулы (4) можно определить  $u = R_t v/D$ , которая при вязкости 0.0145 (при 7 °С) составит 18.8 см/с. Значит, для корректной оценки потока частиц этой ловушкой скорость течения в месте ее экспонирования не должна превышать эту критическую величину, что и соблюдалось в оз. Стехлин, где в нижней части термоклина (7 °С) экспонировались эти ловушки (Dubovskaya et al., 2015).

При **отклонении** цилиндрической ловушки от вертикали уменьшается эффективная площадь входного отверстия и создаются необычные гидродинамические условия вокруг сосуда, приводящие к перелову частиц, особенно когда ловушка наклонена на 45° к направлению течения (Gardner, 1985). В связи с этим Håkanson (1984) разработал *подвешивающее приспособление* для ловушки, состоящей из пары цилиндров ( $D = 5$  см,  $H = 30$  см), прикрепленных к пластиковому держателю



(рис. 1). Шаровая муфта позволяет ловушке находиться перпендикулярно течению даже при отклонении подвешивающего троса на  $25^\circ$  от вертикали. Оптимальные для быстрого восстановления вертикальной позиции цилиндра вес его дна – около 400 г и место прикрепления к держателю –  $1/3$  H цилиндра от верха.

В результате взаимодействия ловушки и набегающего потока воды образуются турбулентные вихри, соизмеримые с размером ловушки, независимо от того, является ли набегающий поток ламинарным или турбулентным. Поэтому разработаны различные приспособления, уменьшающие турбулентность на входе в ловушку. В качестве приспособления, уменьшающего энергию входящих

в ловушку турбулентных вихрей, а значит, позволяющего уменьшить ее критическое отношение  $H/D$ , используется **баффлер** (baffle) – перегородка в виде решетки с отверстиями, форма которых может быть различна, либо совокупность узких трубок, заполняющих часть цилиндра от поверхности. Баффлеры часто используются в больших океанических ловушках (примеры см. ниже в п. 2). Методические рекомендации сводятся к следующим: для цилиндрических ловушек с  $H/D$  выше критического баффлеры не нужны (Bloesch, Burns, 1980); для ловушек с  $H/D$  ниже критического, недостаточным для предотвращения ресуспензии в условиях экспонирования, баффлеры должны иметь  $H/D$  индивидуальных ячеек выше критического (Butman et al.,



Рис. 1. Седиментационная ловушка типа Håkanson (1984) с крышками. В оригинале без крышек. Фото авторов

1986). Любые нарушения потока у входа в ловушку и внутри ее увеличивают коэффициент вариации между повторностями, а значит, уменьшают репрезентативность (precision) метода. Это относится не только к баффлерам, а в большей степени к различным кольцам, платформам, держателям у входа в ловушку, которые увеличивают ее число Рейнольдса ( $R_t$ , рассчитывается с учетом внешнего диаметра входного отверстия ловушки), а значит, индуцированную ловушкой турбулентность (Bloesch, Burns, 1980; Blomqvist, Hakanson, 1981; Butman, 1986). Влияние баффлера на эффективность улова должно тестироваться для каждого отдельного дизайна ловушки (Butman, 1986).

Закрывающие ловушки перед подъемом системы и **крышки** необходимы только в глубоководных океанических экспериментах, *в мелководных же исследованиях для ловушек с достаточным H/D они не нужны*, так как могут быть дополнительными источниками ошибок вследствие изменения облика течения у входа ловушки в результате установки удерживающих крышки систем. В случае непродолжительного экспонирования предпочтительно перед опусканием заполнить ловушку водой с горизонта экспонирования (Bloesch, Burns, 1980). Для некоторых типов современных ловушек крышки обязательны (см. ниже п. 2).

Другой способ уменьшения турбулентности внутри ловушки, и именно у ее дна, а значит, предотвращения взмучивания и вымывания осевшего материала – **добавление в ловушку раствора соли** (NaCl), более концентрированного, чем окружающая среда (рассола), с целью создания плотностного градиента, способствующего удержанию частиц. Следует иметь в виду, что при использовании соли возможны некоторые трансформации в собранном сестоне, в частности коагуляция

частиц вследствие гидрофобных взаимодействий (Blomqvist, Hakanson, 1981); искажение величин потоков пигментов вследствие их выхода из поврежденного в гипертоническом растворе пищеварительного тракта заплывших и оставшихся копепод – «пловцов» (swimmers) (Peterson, Dam, 1990); вымывание легкорастворимых компонентов из частиц в раствор (Hansell, Newton, 1994). Bloesch, Burns (1980) считают, что *использование NaCl в ловушках с достаточным H/D излишне*. Более того, Gardner, Zhang (1997) показали, что солевой раствор на дне уменьшает эффективную высоту ловушки и соотношение H/D, следовательно, его не следует использовать. Gardner et al. (1997) приветствуют применение ловушек с H/D 5 или больше без учета слоя с рассолом. Однако полевые эксперименты показали незначительные или противоречивые различия при разном уровне рассола, поэтому использование рассолов допустимо (Buesseler et al., 2007) и широко распространено в океанических ловушках (например, Stanley et al., 2004; Trull et al., 2008; Buesseler et al., 2010).

Другой способ уменьшения турбулентности на входе в ловушку – **обеспечение свободного дрейфа** ловушки с помощью системы буев и плавучих якорей (примеры см. в п. 2), а лучше – обеспечение ловушке нейтральной плавучести (ловушка-дрифтер Лагранжа) на заданном горизонте (Buesseler et al., 2007). У свободнодрейфующих ловушек имеются прикрепленные к тросу те или иные дампинговые (гасящие волнения) системы и плавучие якоря, а поверхностный буй оборудован радиоустановкой для облегчения поиска дрейфующей системы. В случае закоренных за поверхность (surface tethered) дрейфующих ловушек для гашения вертикального движения ловушек при волнении рекомендуется (Gardner et al., 1997; McDonnell et al., 2015b) и используется (например, Trull et al., 2008;

McDonnell, Buesseler, 2012) специальный эластичный кусок троса (bungee) между ловушкой и поверхностными буюми. Очевидно, заякоренные за поверхность и нейтральной плавучести ловушки применимы только в условиях океанов и больших озер, а не малых континентальных водоемов (Bloesch, Burns, 1980; Buesseler et al., 2007). Свободноплавающие системы, кроме уменьшения турбулентности на входе в ловушку, также исключают отклонения от вертикали седиментационных сосудов, происходящие под влиянием различных течений и волн, и инженерные проблемы, связанные с установкой глубоководных причалов и заякоренных систем (Blomqvist, Håkanson, 1981).

В заякоренных системах трос, на который прикрепляются одиночные ловушки или различные платформы с цилиндрами, во избежание отклонений ловушек должен быть натянут. Натяжение троса достигается прикреплением его с одного конца к грузу, якорю, лежащему на дне, с другого – к подповерхностному бую. Подповерхностный буй тросом различной длины прикрепляется либо к сигнальному, маркировочному поверхностному бую, либо к береговому причалу. *Размер поверхностного бую должен быть наименьшим из возможных, подповерхностный буй должен находиться ниже глубины волнового перемешивания.* В небольших водоемах со слабым волнением и достаточно прозрачной водой подповерхностный буй может устанавливаться на глубине 1-2 м и поверхностный буй необязателен (Г. Кириллин, устное сообщение). В морских условиях используются акустические «релизеры», что тоже позволяет отказаться от поверхностного бую (например, Gardner et al., 1997). Для сохранения однонаправленности относительно течения воды и исключения вибраций ловушки в условиях сильных течений должны быть снабжены

теми или иными плавниками, киями и свободно вращаться вокруг троса (Bloesch, Burns, 1980). Предлагается для устойчивого подвешивания ловушек без плавников система с двумя якорями, двумя подповерхностными и двумя поверхностными буюми, соединенными через шкивы у дна (Kimmel et al., 1977).

Осевшая на дно собирающего сосуда взвесь подвергается за время экспонирования количественным и качественным изменениям в результате **минерализации бактериями**, выедания зоопланктоном и его экскреции, пристеночного роста перифитона, вымывания легкорастворимых соединений из частиц в раствор и других процессов (обзор – Buesseler et al., 2007). Для консервации оседающего материала в ловушки добавляют яды и бактерициды, например азид ( $\text{NaN}_3$ ), формалин (забуференный боратом натрия) и ионы ртути (сулема  $\text{HgCl}_2$ ), два последних более эффективны (Knauer et al., 1984; Goto et al., 2016). Использовать хлороформ рекомендуется с осторожностью, так как он лишь на время останавливает рост микроорганизмов (Lee et al., 1992), но как органический растворитель может вымывать часть органики из осадка (Gundersen, Wassmann, 1990). В пробосборники океанических ловушек яд можно поместить во флакон-распределитель (diffuser), обеспечивающий постепенный выход яда (например, Peterson et al., 2005). Иногда флакон-распределитель помещают в твердую пеллету NaCl (например, Alonso-Gonzales et al., 2010). Рассол NaCl может служить мягким консервантом, способствующим сохранению эффективных концентраций других консервантов (Hargrave et al., 1994). Предлагается предотвращать потери веществ и элементов из частиц путем сокращения времени экспонирования ловушек до минимально возможного – сбора количества материала, достаточного для последующего анализа (Bloesch, Burns, 1980;



Buesseler et al., 2007; McDonnell et al., 2015b); например, Bloesch, Burns (1980) рекомендуют *длительности экспонирования 1-2 недели, не более 3 недель; специальные исследования скорости оседания зоопланктона требуют сборы через короткие промежутки – 1-3 дня.* При определении скорости оседания трупов кладоцерно-копеподного зоопланктона в пресных водоемах рекомендовано экспонирование ловушек (без яда) в течение суток, около 24 ч (Дубовская, 2002; Gladyshev et al., 2003; Дубовская, 2008). Для получения корректных оценок потоков веществ и элементов рекомендуются поправки на изменение исследуемого материала, определенные *in situ* или в лаборатории (Bloesch, Burns, 1980; Buesseler et al., 2007).

**Влияние заплывающих в ловушки зоопланктеров – «пловцов» (swimmers) –** двойко: с одной стороны, они съедают часть материала, с другой – оставляют фекальные пеллеты. В ловушке с ядом животные погибают и остаются в осадке (обзор влияния «пловцов» – Buesseler et al., 2007). Значит, необходимо выбирать их из осадка во избежание завышения потоков. Удаление пинцетом под биноклем погибших в ловушке зоопланктеров или фильтрование проб через сито рекомендуется и практикуется (Buesseler et al., 2007). Другой потенциальный артефакт при оценке потоков ловушками – выщелачивание из частиц в раствор легкорастворимых веществ, вклад в который дают и «пловцы» через выделение метаболитов живыми или через выброс содержимого пищеварительного тракта задержанными организмами (Peterson, Dam, 1990, см. выше). Для решения всех этих проблем искажения оценок потоков предложены *ловушки, разделяющие «пловцов» и частицы в отдельные камеры* в процессе экспонирования (например, Hansell, Newton, 1994; Peterson et al., 2005; обзор – Buesseler et

al., 2007). С помощью исключаяющей «пловцов» седиментационной ловушки Frangoulis et al. (2011) оценивали поток мертвых копепод (все в осадке считались мертвыми), который иногда оказывался соизмерим с таковым фекальных пеллет или даже больше. Sampei et al. (2009) использовали экспериментально определенные различия в морфологии помещенных в формалин живых и уже умерщвленных другими способами копепод (имитируя условия в ловушке с формалином), чтобы в осадке отделить «пловцов» от умерших не в ловушке и затем осевших и точнее рассчитать поток взвешенного органического углерода (БОУ). Удаление же всех копепод из осадка под видом «пловцов» занижает этот поток, на 10 (Ivory et al., 2014) – 91 % (Sampei et al., 2012). Поток трупов копепод в верхнем 100-метровом слое океана может составлять до 40 % потока взвешенного органического углерода (Sampei et al., 2009; Frangoulis et al., 2010). По нашему мнению, именно с учетом потока мертвых зоопланктеров может быть отчасти связано отмеченное Buesseler et al. (2007) в среднем занижение потоков опускающихся частиц ловушками в толще океана по сравнению с ториевым ( $^{234}\text{Th}$ ) методом оценки скорости осаждения БОУ, несмотря на невысокое содержание  $^{234}\text{Th}$  в копеподах по сравнению с детритными частицами. *Удобным методом разделения живых и мертвых по окраске в обычной ловушке для оценки потоков и скорости оседания зоопланктона является метод окрашивания пробы* (Dubovskaya et al., 2003; Дубовская, 2008; Ivory et al., 2014; Tang et al., 2014). Этот метод, в частности, позволяет разделить накопленных в ловушке в результате миграции живых особей от мертвых оседающих особей. В случаях появления «пловцов» в ловушках рекомендовано исследовать содержимое их пищеварительного тракта, пищевое поведение и внести соответствующие

коррекции в расчеты скорости оседания их жертв (Dubovskaya et al., 2015).

**Оценки пристеночного роста** перифитона в специальных обратных (перевернутых) камерах в ловушках с целью коррекции получаемых потоков показали, что поправка на прикрепленный рост очень мала, например < 1 % сухого веса осадка (Kimmel et al., 1977). В общем, *использование обратных камер не рекомендуется*, так как обрастания обычно не попадают в пробы из ловушки, а скопления мигрирующих организмов в этих камерах могут сильно исказить коррекцию седиментации (Bloesch, Burns, 1980). Однако если речь идет об изучении потока вверх, то желательно дополнить седиментационные ловушки обратными (инвертированными) ловушками (McDonnell et al., 2015b).

Оседающий в ловушки поток взвешенных частиц (общая седиментация – gross sedimentation) в прибрежных пресных и морских водах, в мелководных, подверженных действию ветра континентальных водоемах, и вблизи дна часто представляет собой смесь первично оседающего сверху материала (чистая седиментация – net sedimentation) и вторично оседающего после ресуспензии из донных осадков. Придонные ловушки для минимизации ресуспензии со дна должны отстоять от дна на расстоянии 1-3 м (Bloesch, Burns, 1980). В общем, это расстояние зависит от скорости придонных течений и свойств ресуспендируемого материала; например, в придонном перемешиваемом слое ловушки давали наибольший, по сравнению с расположенными выше ловушками, поток, который был исключен из анализа данных (Gardner et al., 1997). **Проблемы измерения или внесения поправок на ресуспензию** освещены в некоторых обзорах (Blomqvist, Håkanson, 1981; Håkanson et al., 1989; Bloesch, 1994). Наличие ресуспензии выявляется по форме кривой из-

менения общей скорости седиментации с глубиной, полученной из вертикальных серий ловушек. В количественной оценке ресуспензии в общем выделяются три основных подхода: 1) сформулированный А. Gasith (1975, цит. по: Håkanson et al., 1989) подход ярлыка, метки (label approach), по содержанию которого первично и вторично оседающие материалы существенно различаются (например, Blomqvist, Larsson, 1994; Horppila, Nurminen, 2005); 2) базовый подход (base-line), основанный на сравнениях потоков со стандартным в данных условиях; 3) подход захоронения (burial), основанный на оценке долговременной чистой седиментации по захоронению в осадках некоторых меток, например радиоактивных элементов. *При небольших сроках экспозиции ловушек искажения потоков и рассчитываемых скоростей оседания за счет ресуспензии в водоеме не должны быть значительны* (Умнова, 1999).

**Точность метода ловушек** как степень вариабельности (precision<sup>1</sup>), выражаемая коэффициентом вариации повторных уловов (параллельных ловушек), CV, обычно составляет **10-30 %** (Bloesch, Burns, 1980; Buesseler et al., 2007). Stanley et al. (2004) отмечали и большую вариабельность между отдельными цилиндрами ловушки – в 2 раза и более (CV >47 %) по количеству взвешенного вещества и его отдельных элементов – в условиях невысоких потоков оседающей взвеси, измеренных на коротком временном интервале (3 сут) цилиндрами небольшого диаметра (7 см).

Важен вопрос связи уловистости заякоренной ловушки с размером и плотностью частиц, а значит, с их гравитационной скоростью опускания. Частицы с меньшими скоростями опускания могут улавливаться с меньшей эффективностью, чем частицы с большими скоростями опускания (Butman et

al., 1986; Buesseler et al., 2007), что подтвердили данные Baker et al. (1988) об увеличении в осадке доли более крупных частиц при увеличении скорости течения в окрестности ловушки. Они использовали данные о потоках частиц из свободно дрейфующей в канале ловушки как истинные (= в спокойных условиях) в калибровочных исследованиях идентичной по размерам прикрепленной ловушки. Эффективность улова обеих ловушек оказалась одинаковой только при скоростях течений  $< 12$  см/с, с их увеличением (12-30, 30-50 и  $> 50$  см/с) относительная эффективность заякоренной ловушки существенно уменьшалась (до 1-24 %) и увеличивалась в осадке доля более крупных частиц, а доля частиц меньшего размера и плотности уменьшалась. Таким образом, подтверждены гипотезы (Butman et al., 1986) об уменьшении эффективности сбора ловушки при увеличении числа Рейнольдса  $R_i$  и при уменьшении скорости опускания частиц (с уменьшением размеров). С другой стороны, улов активируемой датчиком течения воронковидной ловушки был наибольшим при скорости течения  $> 15$  см/с по сравнению с уловами в периоды прилива, отлива и затишья с меньшими течениями 3-15 и  $< 3$  см/с (Hargrave et al., 1994). Другие примеры сравнений уловов различными ловушками приведены в п. 2.

Другими словами, в цилиндрической ловушке с достаточным для предотвращения ресуспензии частиц  $H/D$  можно ожидать перелома относительно тяжелых частиц в условиях высоких горизонтальных течений (Blomqvist, Håkanson, 1981; Parsons et al., 1988; Yund et al., 1991; Gust et al., 1996; Gust, Kozerski, 2000). Сортировка частиц ловушками в условиях сильных горизонтальных течений предполагает, что медленно оседающие частицы типа морского снега могут улавливаться с меньшей эффективностью,

чем быстро оседающие фекальные пеллеты (Stanley et al., 2004). Dubovskaya et al. (2003) показали обратную связь скорости оседания трупов дафнии и циклопа по данным ловушек ( $w$ , м/сут) со скоростью ветра над водоемом ( $u$ , м/с) как показателем его ветрового перемешивания и степени подвижности воды:  $w = 3.709u^{-0.984}$ . Ivory et al. (2014) получили подобную связь величины потока мертвых копепод в ловушки ( $y$ , мг  $C/m^2$  сут) и скорости течения ( $x$ , см/с) на глубине их экспонирования:  $y = 105.9e^{-0.70x}$ , полагая ее результатом уменьшения эффективности улова заякоренной ловушки с увеличением  $R_i$  за счет увеличения скорости течения в районе экспонирования ловушки. С помощью ловушек IRS-SV, фракционирующих частицы по классам скорости оседания (см. ниже п. 2), Alonso-Gonzales et al. (2010) показали, что в период, когда в потоке БОУ ( $F_{POC}$ ) доминируют частицы с медленной скоростью оседания, связь величины  $F_{POC}$  и скорости течения в окрестности ловушки обратная ( $r = -0.64$ ,  $p < 0.05$ ), а в период с доминированием быстро оседающих частиц эта связь отсутствует (можно увидеть на рисунке в цитируемой статье, что она слабо положительная –  $r = 0.17$ ,  $p > 0.05$ ).

Таким образом, показано, что в условиях сильной горизонтальной адвекции легкие частицы недолавливаются ловушками, а тяжелые – ловятся адекватно или даже перелавливаются. Однако перелов таких частиц, как трупы зоопланктов, как показывают вышеприведенные уравнения, не наблюдается. Интересно, что в ловушках IRS-SV трупы копепод обнаруживались в объединенной медленно оседающей фракции 2-137 м/сут (т.е. относились к медленно оседающим частицам) по сравнению с различными фекальными пеллетами, раковинками остракод и формаминифер, обнаруженными во фракциях бы-

строоседающих частиц – >820, 410, 205, 137 м/сут (Gull et al., 2008, Fig. 3).

В условиях течения ловушки недолавливают легкие и перелавливают тяжелые частицы по сравнению с идеальным потоком *in situ*  $F = wC$  – максимальным потоком в отсутствие течения (Gust, Kozerski, 2000). А в условиях течения на дно реально оседает только то, что осело на плоскую ловушку-тарелку (диаметром 35 см), – гравитационный поток тяжелых частиц, преодолевающих горизонтальное течение; критические скорости течения вблизи тарелочных ловушек, выше которых седиментация частиц не происходит, составляют 8-74 (медиана 21) см/с, 65 % величин находится в пределах 10-40 см/с (Kozerski, 2003). То есть реальный поток частиц на дно в условиях течения меньше, чем в спокойных условиях. На сколько меньше, зависит от количества и качества легких частиц. В целом недолов одних и перелов других частиц ловушками зависит от размерно-весовых свойств составляющих взвесь частиц. Например, микроскопический анализ взвеси и седиментов в водоеме и в ловушках подтвердил, что ловушки (диаметр 7.6 см, H/D 6) правильно отражают седиментацию на дне водоема – в верхней приречной части водохранилища потоки по ловушкам больше, чем в озерной за счет как большей концентрации тяжелых частиц, так и их большей скорости оседания; и эти же частицы оседают на дно в верховье (Effler, Brooks, 1998). Effler, Matthews (2004) перелов взвеси ловушками в более подвижном эпилимнионе по сравнению со спокойным мета-гиполимнионом не наблюдали, скорее недолов – поток в эпилимнионе был в среднем на 10 %, а при низком потоке < 5 г/м<sup>2</sup>сут – на 21 % ниже, чем в металимнионе.

Относительно трупов зоопланктеров можно представить, что если популяция зоопланктера живет в эпилимнионе большо-

го озера, то в условиях высокой подвижности воды сравнительно легкие трупы могут переноситься турбулентными вихрями на границе неоднородностей (например, эпилимнион) и совсем не оседают ниже эпилимниона, в том числе и в ловушки под эпилимнионом, т.е. разлагаться там, где живет популяция и образуются трупы. Например, в оз. Онтарио только 3 % численности популяции *Cercopagis pengoi* в виде трупов оседало ниже 40 м, так что передача запасенной в популяции энергии высшим трофическим уровням имела место главным образом в верхних слоях водоема (Ojaveer et al., 2001). Мелкие фекальные пеллеты криля в поверхностных слоях океана могли потенциально осесть со скоростью 100-200 м/сут согласно лабораторным измерениям, но они отсутствовали в ловушках на глубине 150 м, свидетельствуя о том, что оседание значительно замедлено турбулентностью, стратификацией или копрофагией (Cadée et al., 1992). Моделирование скорости оседания зоопланктеров в условиях водоема с учетом турбулентности и температуры показало уменьшение лабораторной скорости оседания почти в 2 раза (Kirillin et al., 2012; Dubovskaya et al., 2015).

Из различий плавучести частиц одного размерного класса следует механизм получения низкой скорости оседания по формуле 2. Если один размерный класс частиц содержит оседающие частицы и частицы с нейтральной и положительной плавучестью (например, трупы рачков разной степени разложения), поток  $F$  образуют только оседающие частицы, а в концентрации  $C$  учитываются все три вышеперечисленные группы частиц, значит, полученная по уравнению 2 усредненная скорость оседания будет отражать относительную численность частиц каждой группы (Asper, 1987; McDonnell, Buesseler, 2010). Например, в размерном классе морского снега

4-5 мм агрегаты, входящие в ловушку, в действительности оседают с высокой скоростью 10-100 м/сут, но присутствие взвешенных агрегатов с нулевой скоростью оседания дает в результате низкую среднюю скорость оседания этого размерного класса – 1 м/сут (Asper, 1987). Это имеет место в разных классах частиц, например Умнова (1999, с. 84) отмечает: «...когда скорость оседания взвешенных веществ (сестона в целом, выраженного в массе сухого вещества, планктонных водорослей, растительных пигментов, взвешенных органического углерода, фосфора, азота) рассчитывали путем сопоставления их содержания в осадочных ловушках и концентрации в воде..., полученные авторами величины составляли преимущественно несколько десятых метра в сутки, редко превышая 1 м/сут».

## 2. Используемые ловушки и другие методы измерения скорости оседания частиц

В океанических исследованиях используются седиментационные ловушки двух типов. В подвижных водах эпипелагиали – это цилиндрические ловушки, например, типа MULTIPITS – кассеты цилиндров (McDonnell et al., 2015b, Fig. 3A), заякоренные за поверхность (surface-tethered) – дрейфующие на определенной глубине (Karl et al., 2001, Fig. 1 слева, р.8), или нейтральной плавучести (NBST), находящиеся на определенном горизонте, закрывающиеся перед подъемом (Buesseler et al., 2007, Fig. 2.3a; McDonnell et al., 2015b, Fig. 3D). Диаметр входного отверстия, например, 7.5 см, H = 60 см, H/D = 8, диаметр ячеек баффлера (d) = 1.2 см, h баффлера = 7.5 см, h/d = 6.25 (Gust et al., 1996) или D = 12 см, H = 70 см, с цилиндрическим баффлером d = 1 см (McDonnell, Buesseler, 2012). В пресных водах используются незакрывающиеся ловушки с цилиндрами без баффлера диаме-

тром до 10 см заякоренные (за дно) (Bloesch, Burns, 1980; Grossart, Simon, 1998), например, с D=7.6 см, H/D = 6 (Effler, Matthews, 2004) или типа Håkanson (1984), как закрывающиеся (рис. 1), так и без крышек (Dubovskaya et al., 2015). Отечественные океанологи для сбора оседающей взвеси предложили цилиндрическую ловушку с двумя собирающими цилиндрами из недорогих и доступных материалов, МСЛ-110 (Lukashin et al., 2011). Экспонирования на глубине около 1 тыс. м показали, что суммарные потоки в этой ловушке и в цилиндрической автоматической ловушке с 12 флаконами германской фирмы Hydro-Bios близки, что свидетельствует о надежности МСЛ-110. Ее можно использовать и как дрейфующую (Lukashin et al., 2011).

В мезо- и батипелагиали, где скорость движения воды и количество взвеси меньше, используются заякоренные (за дно) большие воронковидные (конические) ловушки, например, типа Honjo, Doherty (1988) с углом наклона воронки 16°, с площадью круглого входного отверстия 0.25 или 0.5 м<sup>2</sup>, закрытого баффлером с отношением h/d ячеек не менее 2.5, с основанием, вращающим собирающие флаконы (пробосборники), позволяющим получить временной ряд потоков (TS-ловушки, TS – Time Series). Смена флаконов под отверстием воронки автоматическая, запрограммированная обычно на период времени или на градации скорости течения, определяемые счетчиком течения над входом ловушки (Hargrave et al., 1994). Смененный флакон автоматически оказывается плотно закрытым диском, под которым находится вращающийся с флаконами барабан (кассета флаконов). Это седиментационные ловушки WHOI PARFLUX Mark 6 TS (Honjo, Doherty, 1988), современная модель – McLane Mark 78H-21 (Honjo et al., 2008; Karl et al., 2001, Fig.1 справа; McDonnell et al., 2015b, Fig. 3B) и мо-



дель, предложенная отечественными океанологами – КСЛ-400/12 (Rusakov et al., 1997). Система конических ловушек PELAGRA (Buesseler et al., 2007, Fig. 2.3b; McDonnell et al., 2015b, Fig. 3E) имеет нейтральную плавучесть (LAGRAngian drifter), соответствующую определенному горизонту, где она и дрейфует.

Несмотря на воронковидную форму, эффективность улова ловушкой типа Mark оказалась такой же, как и цилиндрами MULTIPITS (Honjo et al., 1980; цит. по: Honjo, Doherty, 1988). С другой стороны, на континентальном шельфе у Антарктиды потоки частиц по данным заякоренных ловушек PARFLUX Mark 78Н оказались почти в 20 раз ниже, чем по ториевому методу (по профилям  $^{234}\text{Th}$  –  $^{238}\text{U}$ , см. ниже метод 2.9) и по данным дрейфующих ловушек (Buesseler et al., 2010). Сравнения между ловушками типа MULTIPITS и ловушками нейтральной плавучести (NBST) показывают, что уловы согласуются друг с другом, но могут отличаться по отдельным элементам; в частности, потоки Si, Ca, Al, Ba в PITS были достоверно больше, чем в NBST, а поток PON (взвешенного органического азота) – меньше, различия в пределах 20-50 % (Stanley et al., 2004; McDonnell et al., 2015b). По-видимому, имело место некоторое фракционирование частиц из общей взвеси заякоренными ловушками MULTIPITS. Трехлетние сравнительные исследования показали только три периода, когда PITS-потоки были в 2-3 раза больше, чем NBST-потоки, в остальное время различия отсутствовали (McDonnell et al., 2015b). Однако McDonnell et al. (2015b) цитируют авторов, чьи результаты показывают недолов морского снега заякоренными за поверхность дрейфующими ловушками по сравнению с ловушками нейтральной плавучести.

На базе цилиндрической седиментационной ловушки с вращающимися сосудами

(IRSC-ST trap) предложена ловушка (Peterson et al., 2005; 2009), позволяющая фракционировать поток по скорости оседания составляющих его частиц (собирающая частицы в соответствии со скоростью их оседания). Ловушка состоит из верхнего цилиндра, на дне которого находится зубчатый (изрезанный) вращающийся шар (IRS – Indented rotating sphere), который, вращаясь, например, 1 раз в сутки, скидывает осевший за сутки осадок с его верхней полусферы в нижнюю камеру – скошенный цилиндр, точнее асимметричную воронку длиной 68 см – камеру оседания частиц, выход из которой соединен с вращающейся каруселью (C-carousel) собирающих флаконов. Взяв расстояние свободного падения частиц от сферы до флакона 68 см и программируя вращение пробосборников через 1-, 2-, 5-, 10-, 20-, 45-, 90-, 180-, 360-, 720-, 1440 мин последовательно после каждого (ежесуточного) вращения сферы, получаем фракции потока частиц в пробосборниках, соответствующие минимальным скоростям их оседания >98, 490-980, 196-490, 98-196, 49-98, 22-49, 11-22, 5.4-11, 2.7-5.4, 1.4-2.7 и 0.68-1.4 м/сут соответственно (таблицу соответствий можно увидеть у Armstrong et al. (2009); Trull et al. (2008)). Таким образом, ловушка IRSC-ST становится ловушкой IRSC-SV (SV – sinking velocity). В нижний цилиндр почти не попадают «пловцы». Применение этой ловушки показало, что 62 % всего потока частиц оседало со скоростью >98 м/сут, а большая часть этого материала – со скоростями 200-500 м/сут (Peterson et al., 2005), данные Armstrong et al. (2009) приведены в табл. 1. Alonso-Gonzales et al. (2010) получили, что > 60 % потока ВОР содержится в медленно оседающих частицах – 0.7–11 м/сут, а 25 % потока составляют быстрооседающие – >326 м/сут – частицы, т.е. имеет место бимодальное распределение осевших частиц по скорости оседания, а ча-

Таблица 1. Скорости оседания (м/сут) частиц морского и пресноводного снега при их определении различными методами: номер метода соответствует номеру описания его в тексте, над чертой – пределы колебаний, под чертой – средние ± стандартное отклонение; прочерк – нет данных

| Источник                    | Примечания                                                                                                                                         | In vitro                                                                      |                          | In situ               |                                   |                     |                         |                        |                       |
|-----------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------|--------------------------|-----------------------|-----------------------------------|---------------------|-------------------------|------------------------|-----------------------|
|                             |                                                                                                                                                    | (2.1) Колонка оседания                                                        | (2.2) Протоочная система | (2.4) По ловушкам F/C | (2.5) Фотоъемка в ловушке или ROV | (2.6) Водозащитными | (2.7) По сдвигу потоков | (2.9) По профилям Th-U | (2.10) Ловушки IRS-SV |
| 1                           | 2                                                                                                                                                  | 3                                                                             | 4                        | 5                     | 6                                 | 7                   | 8                       | 9                      | 10                    |
| Grossart, Simon, 1993, 1998 | Пресноводный снег: смешанного состава из мелких диатомовых зеленых крупных диатомовых экзувиев и диатомовых цианобактерий фитодетрита (диатомовые) | -/25±1<br>-/12±2.1<br>-/17±5.3<br>-/25±7.4<br>-/20±3.6<br>-/5±1.3<br>-/130±58 |                          |                       |                                   |                     |                         |                        |                       |
| Asper, 1987                 | Морской снег                                                                                                                                       |                                                                               |                          | 1-36/-                |                                   |                     |                         |                        |                       |
| Allredge, Gotschalk, 1988   | Морской снег, Калифорния                                                                                                                           |                                                                               |                          |                       |                                   | 15-200/74±39        |                         |                        |                       |
| Diercks, Asper, 1997        | Морской снег, Черное море<br>Мексиканский залив                                                                                                    |                                                                               |                          |                       | 1-280/12<br>10-85/34              |                     |                         |                        |                       |
| Pilskaln et al., 1998       | Морской снег 0.5-1 мм<br>4-5 мм                                                                                                                    |                                                                               |                          |                       | 13-20/16±6<br>21-35/26±8          |                     |                         |                        |                       |
| Betelson, 2002              | Тихий океан, 900-3800 м<br>Арабское море, 800-3900 м                                                                                               |                                                                               |                          |                       |                                   |                     |                         |                        | 83-271/-<br>92-331/-  |
| Ploug et al., 2008a         | Морской снег<br>Агрегации диатом. (5 нед.)                                                                                                         | -/51±56<br>-/250±97                                                           |                          |                       |                                   |                     |                         |                        |                       |

Окончание табл. 1

| 1                                   | 2                                                        | 3         | 4                      | 5                             | 6          | 7 | 8                       | 9                       | 10                               |
|-------------------------------------|----------------------------------------------------------|-----------|------------------------|-------------------------------|------------|---|-------------------------|-------------------------|----------------------------------|
| Amstrong et al., 2009               | 117-1918м (для w>50 м/сут):<br>модальные<br>средние      |           |                        |                               |            |   | -/220±65                |                         | 287-503/353±76<br>214-298/242±31 |
| Karakaş et al., 2009                | Атлантика 50-400 м                                       |           |                        |                               | 10-260/ 55 |   |                         |                         |                                  |
| Fischer, Karakaş,<br>2009 (табл. 2) | Атлантика 0-1228 м<br>730-3606 м                         |           |                        |                               |            |   | 15-73/51<br>125-566/318 |                         |                                  |
| Iversen, Ploug,<br>2010             | Агрегации диатомовой<br>Агрегации кокколитофорид         |           | -/113±42<br>-/246±41   |                               |            |   |                         |                         |                                  |
| Plaug et al., 2010                  | Агрегации диатомовых                                     | 130-510/- | < чем (2.1)            |                               |            |   |                         |                         |                                  |
| McDonnell,<br>Buesseler, 2010       | Январь<br>Февраль                                        |           |                        | 25-150/-<br>9-295/-           |            |   |                         |                         |                                  |
| McDonnell et al.,<br>2015a          | Морской снег, пеллеты:<br>WAP 50-300 м<br>BATS 150-500 м |           |                        | 91-640/270±150<br>13-90/49±25 |            |   |                         |                         |                                  |
| Briggs et al., 2011                 | 200-900 м                                                |           |                        |                               |            |   | 64-91/76                |                         |                                  |
| Jouandet et al.,<br>2011            | 200-300 м («цветение»)<br>нет «цветения», > балласт      |           |                        | 3-200/-<br>35-1400/-          |            |   |                         |                         |                                  |
| Iversen, Ploug,<br>2013             | Агрегации диатомовых 15 °С<br>4 °С                       |           | ~10-700/-<br>~10-450/- |                               |            |   |                         |                         |                                  |
| Villa-Alfageme et al.,<br>2014      | 50 м<br>150 м                                            |           |                        |                               |            |   |                         | 35-105/70<br>80-153/130 |                                  |

стиц со скоростями  $> 11$  и  $< 326$  м/сут немного. Trull et al. (2008) и Peterson et al. (2009) обсуждают наблюдаемые и возможные недостатки ловушки, предложены пути оптимизации ее работы, включая добавление видеорегистрации процессов в камере оседания.

Кроме ловушки IRSC-SV, Peterson et al. (2005, 2009) предлагают ловушку, представляющуюся подходящей для оценки потоков и скорости оседания мертвого зоопланктона в больших озерах, где она может быть экспонирована как дрейфующая (заякоренная за поверхность). Эта ловушка – сеть типа Джеди с большим диаметром входного отверстия (около 2 м), замыкающаяся при подъеме как сеть Джеди, позволяющая за короткий срок экспонирования собрать репрезентативное количество материала. Peterson et al. (2009) соединили сеть с нижней частью ловушки IRSC-SV, чтобы сортировать потоки по скорости оседания составляющих их частиц.

**Методы определения скорости оседания частиц. *In vitro* методы.** Лабораторные измерения скорости оседания частиц в цилиндре – уже упомянутый *settling column method*, № 2.1, широко распространены (например, Yund et al., 1991; Cadée et al., 1992; Grossart, Simon, 1993; 1998; Brancelj, Blejec, 1994; Yoon et al., 2001; Elliott et al., 2010; Kirillin et al., 2012; Saba, Steinberg, 2012) с различными модификациями (например, Frangoulis et al., 2001; Ploug et al., 2008b; Laurenceau-Cornec et al., 2015). Их результаты часто используются в различных расчетах и моделях (например, Brancelj, Blejec, 1994; Kirillin et al., 2012; Saba, Steinberg, 2012).

В качестве других *in vitro* методов используется (№ 2.2) проточная система с восходящим потоком воды известной скорости, в которой скорость оседания частицы считается равной скорости потока, когда частица стабилизирует свое положение на расстоянии

ее диаметра от выпускающей поток сеточки (Ploug et al., 2008a; 2010; Iversen, Ploug, 2010), и (№ 2.3) видеосъемка орбитальной траектории частицы во вращающемся цилиндрическом сосуде с расчетом по полной орбите частицы (*orbit-analysis*) и по двум точкам (Ploug et al., 2010). Сравнение этих *in vitro* методов (Ploug et al., 2010) показало, что метод (2.1) дает максимальные величины скорости оседания крупных частиц по сравнению с методом вертикального потока, уравнивающего скорость опускания частиц (2.2), и методом вращающегося сосуда (2.3); различия между определенными разными методами скоростями оседания составляли в среднем 7-11 % для агаровых шариков и до 20 % для диатомовых агрегаций; например  $w(2.2) = 0.82 \pm 0.17w(2.1)$ .

***In situ* методы.** Описанный выше метод *in situ*, когда скорость оседания частиц рассчитывается по данным ловушек как  $w = F/C$  (№ 2.4), претерпел в настоящее время следующие усовершенствования с использованием достижений современной аппаратуры и материалов. Так, периодическое фотографирование дна цилиндрической ловушки и анализ этих фотографий для расчета *in situ*  $F$  разных частиц (Asper, 1987) заменились кратковременным экспонированием закрывающихся перед подъемом цилиндрических ловушек с дном, заполненным вязким полиакриламидным гелем, к которому прилипают осевшие частицы, позволяя точно подсчитать поток различных частиц по фотографиям всей площади геля под микроскопом с помощью компьютерных программ анализа изображений (McDonnell, Buesseler, 2010; 2012; Jouandet et al., 2011; McDonnell et al., 2015a,b). А периодическое фотографирование с помощью специальной фотокамеры взвешенных частиц в воде для расчета *in situ*  $C$  (Asper, 1987) заменилось получением почти непрерывного вертикального профиля частиц в столбе

воды определенного размера с помощью погружной автономной подводной видеомикроскопической системы (VPR – Video Plankton Recorder – видеорегистратор планктона) (McDonnell, Buesseler, 2010, 2012; Jouandet et al., 2011; McDonnell et al., 2015a), или спектр частиц получают по погружному видеорегистратору профиля частиц (UVP – Underwater Vision Profiler, например, Guidi et al., 2008). Сводку об оптических методах определения характеристик частиц в воде, включая достижения в средствах формирования изображений, можно найти в обзоре Boss et al. (2015), фотографию и краткое описание одного из телеуправляемых подводных аппаратов (ROV – remotely operated vehicle) с видеосъемкой высокого разрешения, высокоточной телеметрией, контролем реального времени и забором проб – в обзоре Danovaro et al. (2014, Fig.1F Box1) и несколько примеров UVP, VPR и других аппаратов – в обзоре Benfield et al. (2007). Riley et al. (2012) дают описание альтернативного метода гелевым ловушкам для визуализации пула трех типов частиц и определения потока двух типов частиц – медленно- и быстрооседающих – с помощью Marine Snow Catcher (MSC) – уловителя морского снега (McDonnell et al., 2015b, Fig.2A).

**№ 2.5.** Diercks, Asper (1997) использовали цилиндрическую седиментационную ловушку, оснащенную квадратной прозрачной камерой оседания (MASCOT – Marine Aggregate Settling Collector and Observation Tower), где частицы фотографировались горизонтальной фотокамерой, позволяя по последовательным фотографиям рассчитать *in situ* скорость оседания морского снега по пути частицы и известному времени между снимками. Honjo et al. (2008) назвали этот подход адаптацией концепции цилиндра оседания к *in situ* измерениям. Видеосъемка пути частицы в камере (аквариуме) оседания с закрывающимися

створками (пока идет съемка), закрепленной на подводном аппарате (ROV), использована Pilskaln et al. (1998), Karakaş et al. (2009) для расчета *in situ* скорости оседания частиц разных размерных классов.

**№ 2.6.** Измерение скорости оседания частиц *in situ* без заключения их в какую-либо камеру возможно с помощью визуальных наблюдений за опусканием частиц водолазами (например, Alldredge, Gotschalk, 1988). Одни и те же частицы морского снега *in situ* опускались медленнее (в среднем в 4 раза), чем в лабораторном цилиндре (метод 2.1), что вызвано, по мнению Alldredge, Gotschalk (1988), изменением пористости и плотности частиц во время их сбора и переноса в лабораторию. Они подчеркивают сходство измеренных скоростей оседания с рассчитанными (Asper, 1987) по измеренным *in situ*  $F$  и  $C$  (метод 2.4).

**№ 2.7.** Валовую скорость оседания  $VOU$  и других составляющих потока масс *in situ* независимо от режима оседания получают по анализу временных рядов данных ловушек на разной глубине, отслеживая перемещение по вертикали пиков и провалов величин  $F$  и временные интервалы между ними (например, Lorenzen, Welschmeyer, 1983; Berelson, 2002; Fischer, Karakaş, 2009). Этот так называемый сравнительный (эталонный) метод (benchmark method) (Honjo, 1996; цит по: Armstrong et al., 2009) оценивает не прямо скорость оседания, как в прямых наблюдениях, а, по существу, скорость распространения (прохождения) сигнала и представляет некоторую среднюю нескольких классов скоростей. Berelson (2002) предложил корреляционный метод определения времени перемещения потока по наибольшей корреляции среди корреляций потоков между собирающими сосудами верхних и нижних ловушек с вращающейся кассетой этих сосудов (TS-ловушки) без сдвига и со сдвигом на один или два собирающих сосу-



да. Briggs et al. (2011) провели расчет скорости сдвига по вертикали максимумов оптической характеристики  $b_{bp}$  (700 нм) – коэффициента обратного рассеяния света частицами; профили  $b_{bp}$  получены дрейфующими подводными планерами и дрейфтером, откалиброваны по корабельным измерениям. В данном расчете *in situ* скорости оседания по линейной регрессии связи максимума сигнала с глубиной и днями рейса (Briggs et al., 2011, Fig. 5) ловушки вовсе не нужны.

**№ 2.8.** Впервые эхолокация вышележащих слоев заякоренным на дне на глубине 150 м высокочастотным эхолотом в бескислородной зоне без животного населения позволила Røstad, Kaartvedt (2013) по трекам на эхограммах определить скорость оседания *in situ* фекальных пеллет крыля (эвфаузиды *Meganycitiphanes norvegica*). Авторы делают вывод, что эхолокация обеспечивает прямое наблюдение процесса седиментации и его временной динамики.

**№ 2.9** – изотопный метод. Оценка нарушения равновесия между растворенным  $^{238}\text{U}$  и продуктом его радиоактивного распада  $^{234}\text{Th}$ , связывающегося с биогенными частицами, используется как показатель истинного потока частиц и времени их удерживания в верхних слоях толщи (например, Купцов и др., 1994; Waples et al., 2006; Buesseler et al., 2007; 2010; Le Moigne et al., 2013). Villa-Alfageme et al. (2014) определили потоки и скорости оседания частиц на разных глубинах по нарушению равновесия между парой  $^{210}\text{Po}$  –  $^{210}\text{Pb}$ , позволяющей в связи с большим периодом полураспада  $^{210}\text{Po}$  (138 дней против 24 дня для  $^{234}\text{Th}$ ) охватить большой по глубине столб воды.

Использование ловушек IRSC-SV мы выделили в отдельный метод **№ 2.10** (табл. 1) – оценка модальных и средних скоростей оседания быстрооседающих частиц (со скоростью

больше 50 м/сут) по данным этих ловушек (Armstrong et al., 2009).

### 3. Скорость оседания морского снега, фекальных пеллет и трупов зоопланктона

Как можно видеть из табл. 1 и рис. 2, величина скорости оседания морского снега сильно варьирует. Ее связь с размером агрегаций иногда есть (например, Asper, 1987; Alldredge, Gotschalk, 1988; Pilskaln et al., 1998), иногда отсутствует (например, Diercks, Asper, 1997; Iversen, Ploug, 2010; Jouandet et al., 2011). В целом эта связь слаба (рис. 2). Известно, что скорость оседания морского снега зависит от состава и состояния частиц агрегаций (Ploug et al., 2008a,b; Iversen, Ploug, 2010; Laurenceau-Cornec et al., 2015), их формы, плотности, пористости, проницаемости и фрактальных параметров (Simon et al., 2002; Laurenceau-Cornec et al., 2015; Turner, 2015). Поэтому связь с размером частиц становится выраженной для частиц сходного состава, однотипных. Например, скорость оседания агрегаций фитопланктона из отдельных участков моря, образованных во вращающемся цилиндре в лаборатории, изменялась от 13 до 260 м/сут, но коррелировала с размером агрегаций только для отдельного участка (для одного состава фитопланктона); по данным со всех участков, скорость оседания зависела не от размера, а от состава фитопланктона в соответствии с регрессионным уравнением:  $SV$  (м/сут) =  $168 - 1.48x$ , где  $x$  – доля (%) мелких клеток с шипами,  $r^2 = 0.98$  (Laurenceau-Cornec et al., 2015).

Тем не менее можно заметить (табл. 1 и рис. 2), что минимальные величины скорости оседания морского снега (1-3 м/сут) получены методами *in situ* (2.4 – 2.7), за исключением *in vitro* (2.1) скорости оседания пресноводного снега из цианобактерий (5.2 м/сут, Grossart, Simon, 1998), отличающихся нейтральной или

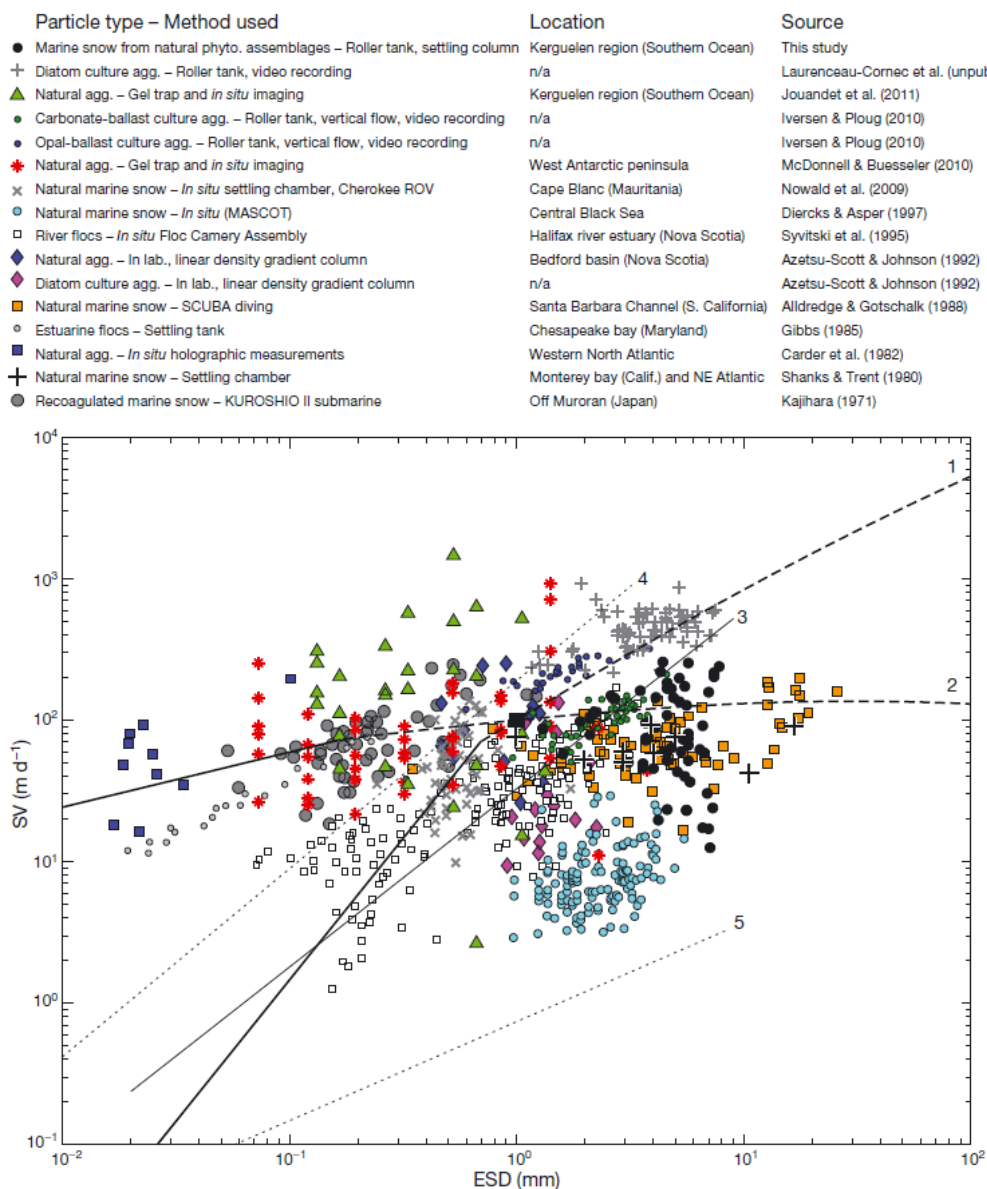


Рис. 2. Скорость оседания (SV) агрегаций морского снега в зависимости от их эквивалентного сферического диаметра (ESD) по данным литературы. Линии: 1 сплошная – закон Стокса, прерывистая – общая модель скорости оседания твердых частиц с постоянной разностью плотности ( $\Delta\rho = 0.0014 \text{ г/см}^3$ ); 2 – эта же модель с  $\Delta\rho$  нормированной по типичной фрактальной геометрии для морского снега ( $D_{F3} = 1.39$ ,  $a = 0.03$ ; Logan & Wilkinson, 1990); 3 – по Guidi et al. (2008); 4-5 – рассчитанная по модели коагуляции из Stemman et al. (2004) с различными величинами параметров (4 –  $\Delta\rho = 0.08$ ,  $D_{F3} = 2.33$ ; 5 –  $\Delta\rho = 0.01$ ,  $D_{F3} = 1.79$ ). Копия рис. 1 из статьи Laurenceau-Cornec et al. (2015), разрешено к использованию ©Inter-Research 2015

положительной плавучестью в связи с наличием газовых вакуолей в их клетках. Grossart, Simon (1993) наблюдали даже нулевую скорость оседания в цилиндре цианобактериальных агрегаций размером 5-10 мм. Иногда

нейтральная или положительная плавучесть агрегаций обусловлена включенными газовыми ( $O_2$ ) пузырьками в условиях перенасыщения воды кислородом (при высоком фотосинтезе), при этом измеренная водолазами в

специальном цилиндре скорость оседания хлопьев снега изменялась от минус 184 м/сут (подъем) до +295 м/сут (опускание), средняя была 46.2 м/сут, а увеличение давления в цилиндре приводило к разрушению пузырьков и увеличению средней скорости до 307.7 м/сут (Riebesell, 1992).

Однако не только минимальная, но и максимальная скорость оседания отдельных размерных классов частиц (1400 м/сут для класса 0.5-0.7 мм ESD, табл. 1) получена Jouandet et al. (2011) непрямым *in situ* методом (2.4), когда поток  $F$  оценивали по ловушкам с полиакриламидным гелем для отдельных размерных классов частиц, а концентрации этих частиц в воде  $C$  – по полученным подводным видеорегистратором UVP вертикальным профилям их численности и рассчитывали  $w = F/C$  (при этом  $C$  усреднялась по довольно большому слою 50 м, что могло добавить неопределенности в величины  $w$ ). Такая высокая скорость была результатом высокого  $F$ , но низкой  $C$  на глубине 200 м на станции без «цветения» диатомовых. Высокий поток может быть следствием перелова ловушками тяжелых частиц, например крупных фекальных пеллет, характерных для этого района Южного океана. Авторы (Jouandet et al., 2011) объясняют этот максимум высокой силификацией диатомового сообщества, соответственно, большим балластом в агрегациях и фекальных пеллетах и меньшей пористостью агрегаций на данной станции по сравнению с таковыми в районе «цветения» и не исключают различной эффективности улова ловушек на разных станциях и глубинах. McDonnell et al. (2015a), используя тот же метод, получили высокие скорости оседания потока частиц в продуктивной Антарктике (WAP-станции, табл. 1: 91-640 м/сут – средние в отдельные даты), представленного быстрооседающими агрегациями диатомовых (малоразмерные частицы)

и фекальными пеллетами криля (большеразмерные частицы), и низкие – в олиготрофной Атлантике у Бермуд (BATS-станции, 13-90 м/сут в отдельные даты), где поток состоял из маленьких полупрозрачных агрегаций.

Пеллеты в целом считаются быстрооседающими частицами (5-2700 м/сут, по данным литературы) по сравнению с морским снегом (1-368 м/сут), менее плотным и менее упакованным, обогащенным легкими экзополлимерными частицами (TEP – Transparent Exopolymer Particles) (Fischer, Karakaş, 2009). Во всяком случае, верхний предел вариаций скорости оседания пеллет эвфаузид выше, чем снега: 16-862 м/сут против 16-368 (Turner, 2002, цит. по: McDonnell, Buesseler, 2010). Балластные биоминералы фитопланктона (опал – SiO<sub>2</sub> диатомовых и кокколит – CaCO<sub>3</sub> кокколитофорид) или литогенная пыль увеличивают скорость оседания содержащих их частиц (Turner, 2015). Так, Ploug et al. (2008b) показали, что фекальные пеллеты морской каляниды *Temora* на диатомовой и кокколитофоридной диетах оседают почти на порядок быстрее, чем на диете из нанофлагеллят (табл. 2). В период летнего цветения кокколитофорид у Мавританского побережья Африки скорость оседания частиц (метод 2.7, табл. 1) достигла 566 м/сут, по всей вероятности, за счет быстрого осаждения плотно упакованных фекальных пеллет зоопланктона, транспортирующих ко дну большое количество органического углерода, ассоциированного с кокколитами (Fischer, Karakaş, 2009). В обзоре Turner (2015) для пеллет антарктических эвфаузид приведен размах 27–1218 с медианой 304 м/сут. В табл. 2 максимальные величины скорости оседания фекальных пеллет эвфаузид составляют 800-804 м/сут по методам *in vitro* (2.1) и *in situ* эхолокации (2.8). Однако метод *in situ* (2.7) – по перемещению максимума потока феопигментов пеллет эвфаузид

Таблица 2. Скорости оседания (м/сут) фекальных пеллет: номер метода соответствует номеру описания его в тексте, над чертой – пределы колебаний, под чертой – средние  $\pm$  стандартное отклонение; прочерк – нет данных

| Источник                      | Характеристика пеллет                                                                                                                                                                                  | In vitro                                                         | In situ                       |                     |
|-------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------|-------------------------------|---------------------|
|                               |                                                                                                                                                                                                        | (2.1)<br>Колонка<br>оседания                                     | (2.7)<br>По сдвигу<br>потоков | (2.8)<br>Эхолокация |
| Lorenzen, Welschmeyer, 1983   | Пеллеты копепод <i>Metridia</i> , <i>Calanus</i> , эвфаузид                                                                                                                                            |                                                                  | 31-122/ 87                    |                     |
| Cadée et al., 1992            | Цилиндрические пеллеты <i>Euphausia superba</i>                                                                                                                                                        | 50-800/–                                                         |                               |                     |
| Knappertsbusch, Brummer, 1995 | Пеллеты с кокколитами                                                                                                                                                                                  |                                                                  | –/ 150                        |                     |
| Yoon et al., 2001             | Пеллеты копепод<br>Эвфаузид 1<br>Эвфаузид 3                                                                                                                                                            | 27-160/ 70 $\pm$ 32<br>16-88/ 51 $\pm$ 22<br>36-341/155 $\pm$ 80 |                               |                     |
| Frangoulis et al., 2001       | Пеллеты копепод в разные периоды                                                                                                                                                                       | –/70-120                                                         |                               |                     |
| Frangoulis et al., 2011       | Пеллеты копепод, мезозoopланктона                                                                                                                                                                      | 14-57/ 35                                                        |                               |                     |
| Ploug et al., 2008b           | Пеллеты копеподы <i>Temora longicornis</i> при кормлении:<br>коколитофоридой ( <i>Emiliana huxleyi</i> )<br>диатомеей ( <i>Thalassiosira weissflogii</i> )<br>нанофлагеллятой ( <i>Rhodomonas</i> sp.) | –/200 $\pm$ 93<br>–/322 $\pm$ 169<br>–/35 $\pm$ 29               |                               |                     |
| Røstad, Kaartvedt, 2013       | Пеллеты эвфаузид                                                                                                                                                                                       |                                                                  |                               | 423-804/–           |

и копепод в вертикальной серии девяти ловушек через каждые 10 м, отслеживаемого каждые 4 часа, дал меньшие величины – 31-122 м/сут (табл. 2). Похожий метод оценки времени вертикального сдвига пиков ловушечных потоков с доминированием фекальных пеллет с плотно упакованными кокколитами выявил несколько большую величину – в среднем 150 м/сут (табл. 2, Knappertsbusch, Brummer, 1995). К сожалению, мы не нашли в литературе результатов применения к фекальным пеллетам прямых методов измерения скорости оседания *in situ* типа водолазного метода 2.6.

Скорость оседания зоопланктеров (табл. 3) измерена только двумя методами: *in*

*vitro* (2.1) – в колонке оседания и *in situ* (2.4) – с помощью экспонирования ловушек, и только в двух работах (Kirillin et al., 2012; Dubovskaya et al., 2015) моделируется уменьшение максимальной по (2.1) скорости оседания (или увеличение времени пребывания) в водоеме за счет влияния турбулентности и деградации трупа при наблюдаемой температуре (метод № 2.11 в табл. 3). Как видно из данных табл. 3, величины скорости оседания, определенные разными методами, значительно отличаются: по методу 2.1 в лаборатории они действительно «максимальные», «потенциальные» (9-467 м/сут), а по методу 2.4 в водоеме – на один-два порядка меньше (0.3-5.8 м/сут). Мо-

Таблица 3. Скорости оседания (м/сут) зоопланктеров: номер метода соответствует номеру описания его в тексте, над чертой – пределы колебаний, под чертой – средние  $\pm$  стандартное отклонение; прочерк – нет данных

| Источник                | Характеристика мертвых особей                                                                                                                                                                                | In vitro                                                                                                                   | In situ                                                                                                                                                                                                                                  |                                                                                        |
|-------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------|
|                         |                                                                                                                                                                                                              | (2.1)<br>Колонка<br>оседания                                                                                               | (2.4)<br>По ловушкам<br>F/C                                                                                                                                                                                                              | (2.11)<br>Модель<br>коррекции на<br>условия<br><i>in situ</i>                          |
| Brancelj, Blejec, 1994  | Наркотизированная <i>Daphnia hyalina</i><br>0.5 -2.1 мм:<br>при 5 °C<br>при 22 °C                                                                                                                            | 8.6-337.0/<br>17.3-466.6/-                                                                                                 |                                                                                                                                                                                                                                          |                                                                                        |
| Grossart, Simon, 1993   | Линочные шкурки <i>Daphnia</i><br><br>Мертвые копеподы                                                                                                                                                       | -/ 37.1 $\pm$ 1.8<br><br>-/ 57.0                                                                                           |                                                                                                                                                                                                                                          |                                                                                        |
| Grossart, Simon, 1998   | Мертвые и шкурки зоопланктона                                                                                                                                                                                | -/ 12.0 $\pm$ 2.4                                                                                                          |                                                                                                                                                                                                                                          |                                                                                        |
| Дубовская, 2006         | Разные даты, мертвые особи<br><br><i>Daphnia</i> гр. <i>longispina</i><br><br><i>Cyclops vicinus</i> самки<br><br><i>Cyclops vicinus</i> самцы<br><br>Копеподиты циклопов<br><br><i>Bosmina longirostris</i> |                                                                                                                            | от 0.52 $\pm$ 0.18<br>до 4.67 $\pm$ 0.40<br><br>от 0.46 $\pm$ 0.30<br>до 5.53 $\pm$ 3.20<br><br>от 0.36 $\pm$ 0.15<br>до 5.82 $\pm$ 0.92<br><br>от 0.31 $\pm$ 0.15<br>до 2.04 $\pm$ 0.29<br><br>от 0.70 $\pm$ 0.19<br>до 1.40 $\pm$ 0.21 |                                                                                        |
| Elliott et al., 2010    | Копеподиты IV-VI, 15 °C:<br>через 0.25 ч после смерти<br>через 48 ч после смерти<br>Копеподиты I-III, 15 °C:<br>через 0.25 ч после смерти<br>через 48 ч после смерти                                         | -/101.7 $\pm$ 19.9<br>-/40.6 $\pm$ 14.7<br><br>-/67.4 $\pm$ 37.2<br>-/35.4 $\pm$ 15.6                                      |                                                                                                                                                                                                                                          |                                                                                        |
| Frangoulis et al., 2011 | Умерщвленные копеподы,<br>мезозоопланктон                                                                                                                                                                    | 17-324/107                                                                                                                 |                                                                                                                                                                                                                                          |                                                                                        |
| Kirillin et al., 2012   | Умерщвленные:<br><i>Daphnia cucullata</i><br><i>D. cucullata</i> с открытым карапаксом<br><i>Diaphanosoma brachyurum</i><br><i>Eudiaptomus gracilis</i><br>Циклопы<br><i>Ceriodaphnia</i> sp.                | -/124.4 $\pm$ 43.3<br>-/49.4 $\pm$ 6.5<br>-/85.7 $\pm$ 23.1<br>-/112.1 $\pm$ 20.3<br>-/55.1 $\pm$ 9.9<br>-/79.9 $\pm$ 20.1 |                                                                                                                                                                                                                                          | < чем (2.1)<br>< чем (2.1)<br>< чем (2.1)<br>< чем (2.1)<br>< чем (2.1)<br>< чем (2.1) |
| Dubovskaya et al., 2015 | <i>Bosmina longirostris</i>                                                                                                                                                                                  | 87.3-205.7/<br>134.3 $\pm$ 32.3                                                                                            | 0.47-3.36/<br>1.71 $\pm$ 0.16                                                                                                                                                                                                            | -/75                                                                                   |



делирование дает промежуточные величины, но все же далекие от измеренных с помощью ловушек. Тенденция получения меньших величин скоростей оседания методами *in situ* по сравнению с методами *in vitro* прослеживается и для морского снега, и для фекальных пеллет (см. выше), но в этих группах она маскируется огромным разнообразием состава, плотности, формы, размеров, пористости и проницаемости исследуемых классов частиц, демонстрируя огромное разнообразие получаемых величин скоростей оседания (рис. 2, табл. 1). Тем не менее минимальные величины из всего облака значений (рис. 2) получены методами *in situ*.

Сравнение скоростей оседания одного и того же материала, определенных разными методами, также подтверждает отмеченную тенденцию, однако таких работ очень мало, мы можем отметить несколько. Для фекальных пеллет мы нашли только один пример некоторого сравнения данных *in vitro* метода и измерения *in situ* с помощью ловушек (Cadée et al., 1992), показавший, что, несмотря на высокие по методу 2.1 скорости оседания, фекальные пеллеты не опускаются до ловушек на глубине 150 м. Работа (Dubovskaya et al., 2015) является примером сравнения скоростей оседания *in vitro*, модельной и *in situ* для мертвых особей кладоцеры *Bosmina longirostris*, различающихся на два порядка (табл. 3). При сравнении трех *in vitro* методов максимальная скорость получена методом 2.1 – в колонке оседания (Ploug et al., 2010); также и для частиц морского снега, аккуратно перенесенных в лабораторию (для измерения по 2.1) из моря водолазами, где они использовали метод 2.6 (Alldredge, Gotschalk, 1988). Здесь же можно отметить работу Riley et al. (2012), в которой сравнены потоки БОУ, полученные ториевым методом (*in situ* 2.9), ловушкой PELAGRA (*in situ*) и с помощью уло-

вителя морского снега (Marine Snow Catcher, MSC). В последнем случае разделение на поток быстрооседающих и медленнооседающих частиц происходило *in vitro* – на палубе после 2-часового отстаивания отобранной уловителем пробы воды, разделения ее на две части, сбора пипеткой осевших частиц морского снега (быстрооседающих, 0.2-1.6 мм ESD), определения их скорости оседания *w* методом 2.1 в цилиндре, расчета потоков по количеству частиц с учетом времени оседания по *w* (по 2.1). Полученный *in vitro* суммарный поток оказался максимальным (146 ( $\pm$ 26) мг С /м<sup>2</sup> сут) по сравнению с потоками по 2.9 (84 мг С /м<sup>2</sup> сут) и PELAGRA (99 мг С /м<sup>2</sup> сут), т.е. в соответствии с отмеченной тенденцией. Сравнение скорости оседания взвеси по <sup>210</sup>Po-<sup>210</sup>Pb-методу (аналогичного ториевому 2.9) с таковой по (2.1) для этого же материала также подтвердило исследуемую тенденцию: 73 м/сут по 2.1 (пересчитано нами точнее по данным Riley et al. (2012)) против 60( $\pm$ 30) м/сут по 2.9 (Villa-Alfageme et al., 2014).

Трупы зоопланктона по сравнению с морским снегом – более однородные крупные (но сравнительно легкие) частицы, поэтому отмеченная тенденция зависимости скорости оседания от используемых методов проявляется сильнее (табл. 3). Необходимо отметить, что проверка полученных разными методами (2.1, 2.4 и 2.11) величин скорости оседания расчетом не связанной с хищниками смертности в изучаемой популяции *Bosmina* показала соответствие величин смертности динамике численности популяции только при использовании в расчетах скорости оседания по *in situ* методу 2.4 (Dubovskaya et al., 2015). Ранее применение последнего метода для расчета смертности в популяциях зоопланктеров также приводило к биологически непротиворечивым результатам (Дубовская и др., 1999; Gladyshev et al., 2003; Dubovskaya et al., 2003;

Dubovskaya, 2008). Так что эта проверка демонстрирует, что определенная с помощью ловушек скорость оседания соответствует таковой в водоеме и для мертвых особей зоопланктона ловушки являются эффективным инструментом ее оценки.

### Заключение

При использовании различных методов измерения скорости оседания крупных частиц (морского снега, фекальных пеллет и трупов зоопланктона) отмечена тенденция получения ее максимальных значений методами *in vitro* и минимальных значений – методами *in situ*. Эта тенденция особенно выражена для сравнительно однородного класса частиц – трупов мезозоопланктона. Для определения скорости оседания пред-

ставителей этой группы в водоеме мы не рекомендуем использовать методы *in vitro* (в лабораторном цилиндре и тому подобные), а рекомендуем расчетный метод *in situ* по накоплению мертвых особей в цилиндрической седиментационной ловушке или ловушке-сети (типа Джеди, Peterson et al., 2005, 2009) и другие методы *in situ*. В частности, перспективным представляется широкое применение подводной видеосъемки как в самой ловушке, так и вне ее, в водоеме, с помощью различных подводных аппаратов. Расчет не связанной с хищниками смертности в популяции изучаемого зоопланктона с использованием полученных величин скорости оседания мертвых особей может служить проверкой адекватности применяемых методов определения скорости оседания.

*Работа поддержана РФФИ-Бел-а № 14-05-90005 и № В14R-066 БРФФИ, на финальном этапе – Советом по грантам Президента Российской Федерации по государственной поддержке ведущих научных школ (грант НШ-9249.2016.5). Благодарим Георгия Кириллина за ценные замечания и дополнения.*

### Список литературы

Глушенко Л.О. (1988) Методологические основы изучения седиментации в водоемах (обзор). *Гидробиол. журн.*, 24 (2): 68-76 [Gluschenko L.O. (1988) Methodological basics to study sedimentation in waterbodies (Review). *Hydrobiological Journal* [Gidrobiologicheskii Zhurnal], 24 (2): 68-76 (in Russian)].

Дубовская О.П. (2002) Методологические основы использования седиментационных ловушек в морских и континентальных водоемах (обзор). *Гидробиол. журн.*, 38 (5): 98-110 [Dubovskaya O.P. (2002) Methodological basics of using sediment traps in marine and inland waters (Review). *Hydrobiological Journal* [Gidrobiologicheskii Zhurnal], 38 (5): 98-110 (in Russian)].

Дубовская О.П. (2006) *Естественная смертность зоопланктона в водохранилищах бассейна Енисея*. Автореф. дис. докт. биол. наук. СПб, ЗИН РАН, 35 с. [Dubovskaya O.P. *Natural mortality of zooplankton in reservoirs of Yenisei basin*. PhD thesis. Zool. Inst. Russian Acad. Sci., St. Petersburg, 35 p. (in Russian)].

Дубовская О.П. (2008) Оценка количества мертвых особей рачкового зоопланктона в водоеме с помощью окрашивания проб анилиновым голубым: методические аспекты применения. *Журнал Сибирского федерального университета. Биология*, 1(2): 145-161 [Dubovskaya O.P. (2008) Evaluation of abundance of dead crustacean zooplankton in a water body using staining of the

samples by aniline blue technique: methodological aspects. *Journal of Siberian Federal University. Biology* [Zhurnal Sibirskogo federalnogo universiteta. Biologiya], 1(2): 145–161 (in Russian)].

Дубовская О.П., Гладышев М.И., Губанов В.Г. (1999) Сезонная динамика численности живых и мертвых особей зоопланктона в небольшом пруду и некоторые варианты оценки смертности. *Журн. общ. биол.*, 60: 543-555 [Dubovskaya O.P., Gladyshev M.I., Gubanov V.G. (1999) Seasonal dynamics of number of alive and dead zooplankton in a small pond and some variants of mortality estimation. *Journal of General Biology* [Zhurnal obshchey biologii], 60: 543–555 (in Russian)].

Купцов В.М., Лисицын А.П., Шевченко В.П. (1994) <sup>234</sup>Th как индикатор потоков взвешенного вещества в Карском море. *Океанология*, 34: 759-765 [Kuptsov V.M., Lisitzin A.P., Shevchenko V.P. (1994) <sup>234</sup>Th as an indicator of particulate fluxes in the Kara Sea. *Oceanology* [Okeanilogia], 34: 759-765 (in Russian)].

Лебедева Л.П., Шушкина Э.А. (1994) Оценка потока автохтонного детрита через планктонные сообщества Карского моря. *Океанология*, 34: 730-734 [Lebedeva L.P., Shushkina E.A. (1994) Estimation of the autochthonous detritus flux plankton communities of the Kara Sea. *Oceanology* [Okeanilogia], 34: 730-734 (in Russian)].

Умнова Л.П. (1999) Скорость оседания взвешенных веществ в озерах умеренной зоны (Россия, Беларусь, Литва). *Гидробиол. журн.*, 35(3): 77-87 [Umnova L.P. (1999) Sinking velocity of suspended matter in temperate lakes (Russia, Belarus, Lithuania). *Hydrobiological Journal* [Gidrobiologicheskij Zhurnal], 35(3): 77–87 (in Russian)].

Aldredge A.L., Gotschalk C. (1988) *In situ* settling behavior of marine snow. *Limnol. Oceanogr.*, 33: 339–351.

Alonso-Gonzales I.J., Aristegui J., Lee C., Sanchez-Vidal A., Calafat A., Fabres J., Sangra P., Masque P., Hernandez-Guerra A., Benitez-Barrios V. (2010) Role of slowly settling particles in the ocean carbon cycle. *Geophysical research letters*, 37: L13608.

Armstrong R.A., Peterson M.L., Lee C., Wakeham S.G. (2009) Settling velocity spectra and the ballast ratio hypothesis. *Deep-Sea Res. II*, 56: 1470–1478.

Asper V.L. (1987) Measuring the flux and sinking speed of marine snow aggregates. *Deep-Sea Res.*, 34: 1–17.

Baker E.T., Milburn H.B., Tennant D.A. (1988) Field assessment of sediment trap efficiency under varying flow conditions. *J. Mar. Res.*, 46: 573-592.

Benfield M.C., Grosjean Ph., Culverhouse Ph.F., Irigoien X., Sieracki M.E., Lopez-Urrutia A., Dam H.G., Hu Q., Davis C.S., Hansen A., Pilskaln C.H., Riseman E.M., Schultz H., Utgoff P.E., Gorsky G. (2007) RAPID: research on automated plankton identification. *Oceanography*, 20 (2): 172-187.

Berelson W.M. (2002) Particle settling rates increase with depth in the ocean. *Deep-Sea Res. II*, 49: 237–251.

Bloesch J. (1994) A review of methods used to measure sediment resuspension. *Hydrobiologia*, 284: 13- 18.

Bloesch J., Burns N.M. (1980) A critical review of sediment trap technique. *Schweiz. Z. Hydrol.*, 42(1): 15-55.

Blomqvist S., Håkanson L. (1981) A review on sediment trap in aquatic environments. *Arch. Hydrobiol.*, 91(1): 101-132.

- Blomqvist S., Kofoed C. (1981) Sediment trapping – A subaquatic *in situ* experiment. *Limnol. Oceanogr.*, 26: 585-590.
- Blomqvist S., Larsson U. (1994) Detrital bedrock elements as tracers of settling resuspended particulate matter in a coastal area of the Baltic Sea. *Limnol. Oceanogr.*, 39: 880-896.
- Boss E., Guidi L., Richardson M.J., Stemmann L., Gardner W., Bishop J.K.B., Anderson R.F., Sherrell R.M. (2015) Optical techniques for remote and in-situ characterization of particles pertinent to GEOTRACES. *Progress in Oceanography*, 133: 43–54.
- Brancelj A., Blejec A. (1994) Diurnal vertical migration of *Daphnia hyalina* Leydig, 1860 (Crustacea: Cladocera) in Lake Bled (Slovenia) in relation to temperature and predation. *Hydrobiologia*, 284: 125-136.
- Briggs N., Perry M.J., Cetinić I., Lee C., D'Asaro E., Gray A.M., Rehm E. (2011) High-resolution observations of aggregate flux during a sub-polar North Atlantic spring bloom. *Deep-Sea Res. I*, 58: 1031–1039.
- Buesseler K.O., Antia A.N., Chen M., Fowler S.W., Gardner W.D., Gustafsson O., Harada K., Michaels A.F., van der Loeff M.R., Sarin M., Steinberg D.K., Trull T. (2007) An assessment of the use of sediment traps for estimating upper ocean particle fluxes. *J Mar. Res.*, 65: 345–41.
- Buesseler K.O., McDonnell A.M.P., Schofield O.M.E., Steinberg D.K., Ducklow H.W. (2010) High particle export over the continental shelf of the west Antarctic Peninsula. *Geophys. Res. Lett.*, 37: L22606.
- Butman C.A. (1986) Sediment trap biases in turbulent flows: Results from a laboratory flume study. *J. Mar. Res.*, 44: 645-693.
- Butman C.A., Grant W.D., Stolzenbach K.D. (1986) Predictions of sediment trap biases in turbulent flows: A theoretical analysis based on observations from the literature. *J. Mar. Res.*, 44: 601-644.
- Cadée G.C., González H., Schnack-Schiel S.B. (1992) Krill diet affects faecal string settling. *Polar Biol.*, 12: 75–80.
- Danovaro R., Snelgrove P.V.R., Tyler P. (2014) Challenging the paradigms of deep-sea ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 29 (8): 465-475.
- Diercks A-R., Asper V.L. (1997) *In situ* settling speeds of marine snow aggregates below the mixed layer: Black Sea and Gulf of Mexico. *Deep-Sea Res. I*, 44: 385-398.
- Dubovskaya O.P. (2008) Evaluation of possible causes of non- predatory mortality of crustacean zooplankton in a small Siberian reservoir. *J. Sib. Fed. Univ., Biol.*, 1(1): 3–18.
- Dubovskaya O.P., Gladyshev M.I., Gubanov V.G., Makhutova O.N. (2003) Study of non-consumptive mortality of Crustacean zooplankton in a Siberian reservoir using staining for live/dead sorting and sediment traps. *Hydrobiologia*, 504: 223-227.
- Dubovskaya O.P., Tang K.W., Gladyshev M.I., Kirillin G., Buseva Z., Kasprzak P., Tolomeev A.P., Grossart H-P. (2015) Estimating *in situ* zooplankton non-predation mortality in an oligo-mesotrophic lake from sediment trap data: caveats and reality check. *PLoS ONE*, 10(7): e0131431.
- Effler S.W., Matthews D.A. (2004) Sediment resuspension and drawdown in a water supply reservoir. *Journal of the American Water Resources Association (JAWRA)*, 40(1): 251-264.
- Effler S.W., Brooks C.M. (1998) Gradients in downward flux and settling velocity in Cannonsville Reservoir. *Journal of Lake and Reservoir Management*, 14(2-3): 213-224.

Elliott D.T., Harris C.K., Tang K.W. (2010) Dead in the water: the fate of copepod carcasses in the York River estuary, Virginia. *Limnol. Oceanogr.*, 55: 1821–1834.

Fischer G., Karakaş G. (2009) Sinking rates and ballast composition of particles in the Atlantic Ocean: implications for the organic carbon fluxes to the deep ocean. *Biogeosciences*, 6: 85–102.

Frangoulis C., Belkhiria S., Goffart A., Hecq J-H. (2001) Dynamics of copepod faecal pellets in relation to a *Phaeocystis* dominated phytoplankton bloom: characteristics, production and flux. *J. Plankton Res.*, 23: 75-88.

Frangoulis C., Psarra S., Zervakis V., Meador T., Mara P., Gogou A., Zervoudaki S., Giannakourou A., Pitta P., Lagaria A., Krasakopoulou E., Siokou-Frangou I. (2010) Connecting export fluxes to plankton food-web efficiency in the Black Sea waters inflowing into the Mediterranean Sea *J. Plankton Res.*, 32: 1203–1216.

Frangoulis C., Skliris N., Lepoint G., Elkalay K., Goffart A., Pinnegar J.K., Hecq J-H. (2011) Importance of copepod carcasses versus faecal pellets in the upper water column of an oligotrophic area. *Estuar. Coastal Shelf Sci.*, 92: 456–463.

Gardner W.D. (1980) Field assessment of sediment traps. *J. Mar. Res.*, 3: 41-52.

Gardner W.D. (1985) The effect of tilt on sediment trap efficiency. *Deep-Sea Res.*, 32: 349-361.

Gardner W.D., Biscaye P.E., Richardson M.J. (1997) A sediment trap experiment in the Vema Channel to evaluate the effect of horizontal particle fluxes on measured vertical fluxes. *J. Mar. Res.*, 55: 995-1028.

Gardner W.D., Zhang Y. (1997) The effect of brine on the collection efficiency of cylindrical particle traps. *J. Mar. Res.*, 55: 1029-1048.

Gladyshev M.I., Dubovskaya O.P., Gubanov V.G., Makhutova O.N. (2003) Evaluation of non-predatory mortality of two *Daphnia* species in a Siberian reservoir. *J. Plankton Res.*, 25: 999–1003.

Goto N., Hisamatsu K., Yoshimizu Ch., Ban S. (2016) Effectiveness of preservatives and poisons on sediment trap material in freshwater environments. *Limnology*, 17: 87-94.

Grossart H-P., Simon M. (1993) Limnetic macroscopic organic aggregates (lake snow): abundance, characteristics, and bacterial dynamics in Lake Constance. *Limnol. Oceanogr.*, 38: 532–546.

Grossart H-P., Simon M. (1998) Significance of limnetic organic aggregates (lake snow) for the sinking flux of particulate organic matter in a large lake. *Aquat Microb. Ecol.*, 15: 115-125.

Guidi L., Jackson G.A., Stemann L., Miquel J.C., Picheral M., Gorsky G. (2008) Relationship between particle size distribution and flux in the mesopelagic zone. *Deep-Sea Res. I*, 55: 1364– 1374.

Gundersen K., Wassmann P. (1990) Use of chloroform in sediment traps: caution advised. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 64: 187-195.

Gust G., Bowles W., Giordano S., Hüttel M. (1996) Particle accumulation in a cylindrical sediment trap under laminar and turbulent steady flow: An experimental approach. *Aquatic Sciences*, 58(4): 1015-1621.

Gust G., Kozerski H-P. (2000) *In situ* sinking-particle flux from collection rates of cylindrical traps. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 208: 93–106.

Håkanson L. (1984) Suspension and calibration of a sediment trap. *Schweiz. Z. Hydrol.*, 46(1): 171-175.

Håkanson L., Floderus S., Wallin M. (1989) Sediment trap assemblages – a methodological description. *Hydrobiologia*, 176/177: 481-490.



- Hansell D.A., Newton J.A. (1994) Design and evaluation of a «swimmer»- segregating particle interseptor trap. *Limnol. Oceanogr.*, 39: 1487-1495.
- Hargrave B.T., Burns N.M. (1979) Assessment of sediment trap collection efficiency. *Limnol. Oceanogr.*, 24: 1124-1136.
- Hargrave B.T., Siddall G., Steeves G., Awalt G. (1994) A current-activated sediment trap. *Limnol. Oceanogr.*, 39: 383-390.
- Honjo S., Doherty K.W. (1988) Large aperture time-series sediment traps: design, objectives, construction and application. *Deep-Sea Res.*, 35: 133-149.
- Honjo S., Manganini S.J., Krishfield R.A., Francois R. (2008) Particulate organic carbon fluxes to the ocean interior and factors controlling the biological pump: A synthesis of global sediment trap programs since 1983. *Progress in Oceanography*, 76: 217–285.
- Horppila Ju., Nurminen L. (2005) Effects of calculation procedure and sampling site on trap method estimates of sediment resuspension in a shallow lake. *Sedimentology*, 52: 903–913.
- Iversen M.H., Ploug H. (2010) Ballast minerals and the sinking carbon flux in the ocean: carbon-specific respiration rates and sinking velocity of marine snow aggregates. *Biogeosciences*, 7: 2613–2624.
- Ivory J.A., Tang K.W., Takahashi K. (2014) Use of Neutral Red in short-term sediment traps to distinguish between zooplankton swimmers and carcasses. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 505: 107–117.
- Jouandet M-P., Trull T.W., Guidi L., Picheral M., Ebersbach F., Stemmann L., Blain S. (2011) Optical imaging of mesopelagic particles indicates deep carbon flux beneath a natural iron-fertilized bloom in the Southern Ocean. *Limnol. Oceanogr.*, 56(3): 1130–1140.
- Karakaş G., Nowald N., Schafer-Neth C., Iversen M., Barkmann W., Fischer G., Marchesiello P., Schlitzer R. (2009) Impact of particle aggregation on vertical fluxes of organic matter. *Progress in Oceanography*, 83: 331–341.
- Karl D.M., Knauer G.A. (1984) Detritus-microbe interactions in the marine pelagic environment: selected results from the VERTEX experiment. *Bull. Mar. Sci.*, 35: 550-565.
- Karl D.M., Dore J.E., Lucas R., Michaels A.F., Bates N.R., Knap A. (2001) Building the long-term picture: The U.S. JGOFS time-series programs. *Oceanography*, 14(4): 6-17.
- Kimmel B.L., Axler R.P., Goldman C.R. (1977) A closing, replicate-sample sediment trap. *Limnol. Oceanogr.*, 22: 768-772.
- Kindler K., Arzhang Khalili A., Stocker R. (2010) Diffusion-limited retention of porous particles at density interfaces. *PNAS*, 107(51): 22163–22168.
- Kirillin G., Grossart H-P., Tang K.W. (2012) Modeling sinking rate of zooplankton carcasses: Effects of stratification and mixing. *Limnol. Oceanogr.*, 57: 881–894.
- Knappertsbusch M., Brummer G-J.A. (1995) A sediment trap investigation of sinking coccolithophorids in the North Atlantic. *Deep-Sea Res. I*, 42: 1083-1109.
- Knauer G.A., Karl D.M., Martin J.H., Hunter C.N. (1984) *In situ* effects of selected preservatives on total carbon, nitrogen and metals collected in sediment trap. *J. Mar. Res.*, 42: 445-462.
- Kozerski H-P. (2003) Seston sedimentation in a lowland river (River Spree, Germany): their spatial and temporal variations and controlling factors. *Hydrobiologia*, 494: 51–55.
- Lau Y.L. (1979) Laboratory study of cylindrical sedimentation traps. *J Fish Res Bd Canada*, 36: 1288–1291.

Laurenceau-Cornec E.C., Trull T.W., Davies D.M., De La Rocha C.L., Blain S. (2015) Phytoplankton morphology controls on marine snow sinking velocity. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 520: 35–56.

Lebrato M., Mendes P., Steinberg D.K., Cartes J.E., Jones B., Birsa L.M., Benavides R., Oschlies A. (2013) Jelly biomass sinking speed reveals a fast carbon export mechanism. *Limnol. Oceanogr.*, 58: 1113–1122.

Lee C., Hedges J.I., Wakeham S.G., Zhu N. (1992) Effectiveness of various treatments in retarding microbial activity in sediment trap material and their effects on the collection of swimmers. *Limnol. Oceanogr.*, 37: 117-130.

Le Moigne F.A.C., Henson S.A., Sanders R.J., Madsen E. (2013) Global database of surface ocean particulate organic carbon export fluxes diagnosed from the <sup>234</sup>Th technique. *Earth Syst. Sci. Data*, 5: 295–304.

Lorenzen C.J., Welschmeyer N.A. (1983) The *in situ* sinking rates of herbivore fecal pellets. *J. Plankton Res.*, 5: 929-933.

Lukashin V.N., Klyuvitkin A.A., Lisitzin A.P., Novigatsky A.N. (2011) The MSL-110 small sediment trap. *Oceanology*, 51: 699-703.

McDonnell A.M.P., Buesseler K.O. (2010) Variability in the average sinking velocity of marine particles. *Limnol. Oceanogr.*, 55: 2085–2096.

McDonnell A.M.P., Buesseler K.O. (2012) A new method for the estimation of sinking particle fluxes from measurements of the particle size distribution, average sinking velocity, and carbon content. *Limnol. Oceanogr.: Methods*, 10: 329–346.

McDonnell A.M.P., Boyd P.W., Buesseler K.O. (2015a) Effects of sinking velocities and microbial respiration rates on the attenuation of particulate carbon fluxes through the mesopelagic zone. *Global Biogeochem. Cycles*, 29: 175–193.

McDonnell A.M.P., Lam Ph.J., Lamborg C.H., Buesseler K.O., Sanders R., Riley J.S., Marsay C., Smith H.E.K., Sargent E.C., Lampitt R.S., Bishop J.K.B. (2015b) The oceanographic toolbox for the collection of sinking and suspended marine particles. *Progress in Oceanography*, 133: 17–31.

MacIntyre S., Alldredge A.L., Gotschalk C.C. (1995) Accumulation of marine snow at density discontinuities in the water column. *Limnol. Oceanogr.*, 40: 449-468.

Noji T.T. (1991) The influence of macrozooplankton on vertical particulate flux. *Sarsia*, 76: 1-9.

Ojaveer H., Kuhns L.A., Barbiero R.P., Tuchman M.L. (2001) Distribution and population characteristics of *Cercopagis pengoi* in Lake Ontario. *J. Great Lakes Res.*, 27(1): 10–18.

Parsons T.R., Takahashi M., Hargrave B. (1988) *Biological oceanographic processes*. 3rd Edition. Oxford, Pergamon Press, 330 p.

Peterson M.L., Wakeham S.G., Lee C., Askea M.A., Miquel J.C. (2005) Novel techniques for collection of sinking particles in the ocean and determining their settling rates. *Limnol. Oceanogr.: Methods*, 3: 520–532.

Peterson M.L., Fabres J., Wakeham S.G., Lee C., Alonso I.J., Miquel J.C. (2009) Sampling the vertical particle flux in the upper water column using a large diameter free-drifting NetTrap adapted to an Indented Rotating Sphere sediment trap. *Deep-Sea Res. II*, 56: 1547–1557.

Peterson W., Dam H.G. (1990) The influence of copepod «swimmers» on pigment fluxes in brine-filled v.s. ambient seawater filled sediment traps. *Limnol. Oceanogr.*, 35: 448-455.

Pilskaln C.H., Lehmann Ch., Paduan J.B., Silver M.W. (1998) Spatial and temporal dynamics in marine aggregate abundance, sinking rate and flux: Monterey Bay, central California. *Deep-Sea Res. II*, 45: 1803-1837.

Ploug H., Iversen M.H., Fischer G. (2008a) Ballast, sinking velocity, and apparent diffusivity within marine snow and zooplankton fecal pellets: Implications for substrate turnover by attached bacteria. *Limnol. Oceanogr.*, 53: 1878–1886.

Ploug H., Iversen M.H., Koski M., Buitenhuis E.T. (2008b) Production, oxygen respiration rates, and sinking velocity of copepod fecal pellets: Direct measurements of ballasting by opal and calcite. *Limnol. Oceanogr.*, 53: 469–476.

Ploug H., Terbruggen A., Kaufmann A., Wolf-Gladrow D., Passow U. (2010) A novel method to measure particle sinking velocity *in vitro*, and its comparison to three other *in vitro* methods. *Limnol. Oceanogr.: Methods*, 8: 386–393.

Riebesell U. (1992) The formation of large marine snow and its sustained residence in surface waters. *Limnol. Oceanogr.*, 37: 63-76.

Riley J.S., Sanders R., Marsay C., Le Moigne F.A.C., Achterberg E.P., Poulton A.J. (2012) The relative contribution of fast and slow sinking particles to ocean carbon export. *Global Biogeochem. Cycles*, 26: GB1026.

Røstad A., Kaartvedt S. (2013) Seasonal and diel patterns in sedimentary flux of krill fecal pellets recorded by an echo sounder. *Limnol. Oceanogr.*, 58: 1985–1997.

Rusakov V.Yu., Lukashin V.N., Dozorov T.A., Moskalev A.S., Burovkin A.A. (1997) A sediment trap for long-term studies of vertical particle fluxes in the ocean (KSL-400/12). *Oceanology*, 37: 278-280.

Saba G.K., Steinberg D.K. (2012) Abundance, composition, and sinking rates of fish fecal pellets in the Santa Barbara channel. *Sci. Rep.*, 2: 716. DOI: 10.1038/srep00716.

Sampei M., Sasaki H., Hattori H., Forest A., Fortier L. (2009) Significant contribution of passively sinking copepods to the downward export flux in Arctic waters. *Limnol. Oceanogr.*, 54: 1894–1900.

Sampei M., Sasaki H., Forest A., Fortier L. (2012) A substantial export flux of particulate organic carbon linked to sinking dead copepods during winter 2007–2008 in the Amundsen Gulf (southeastern Beaufort Sea, Arctic Ocean). *Limnol. Oceanogr.*, 57: 90–96.

Simon M., Grossart H-P., Schweitzer B., Ploug H. (2002) Microbial ecology of organic aggregates in aquatic ecosystems. *Aquat. Microb. Ecol.*, 28: 175–211.

Stanley R.H.R., Buesseler K.O., Manganini S.J., Steinberg D.K., Valdes J.R. (2004) A comparison of major and minor elemental fluxes collected in neutrally buoyant and surface-tethered sediment traps. *Deep-Sea Res. I*, 51: 1387–1395.

Tang K.W., Gladyshev M.I., Dubovskaya O.P., Kirillin G., Grossart H.-P. (2014) Zooplankton carcasses and non-predatory mortality in freshwater and inland sea environments. *J. Plankton Res.*, 36: 597-612.

Trull T.W., Bray S.G., Buesseler K.O., Lamborg C.H., Manganini S., Moy C., Valdes J. (2008) *In situ* measurement of mesopelagic particle sinking rates and the control of carbon transfer to the ocean interior during the Vertical Flux in the Global Ocean (VERTIGO) voyages in the North Pacific. *Deep-Sea Res. II*, 55: 1684– 1695.

Turner J.T. (2015) Zooplankton fecal pellets, marine snow, phytodetritus and the ocean's biological pump. *Progress in Oceanography*, 130: 205–248.

Villa-Alfageme M., deSoto F., Le Moigne F.A.C., Giering S.L.C., Sanders R., García-Tenorio R. (2014) Observations and modeling of slow-sinking particles in the twilight zone. *Global Biogeochem. Cycles*, 28: 1327–1342.

Waples J.T., Benitez-Nelson C., Savoye N., Rutgers van der Loeff M., Baskaran M., Gustafsson Ö. (2006) An introduction to the application and future use of  $^{234}\text{Th}$  in aquatic systems. *Marine Chemistry*, 100: 166–189.

Yoon W.D., Kim S.K., Han K.N. (2001) Morphology and sinking velocities of fecal pellets of copepod, molluscan, euphausiid, and salp taxa in the northeastern tropical Atlantic. *Marine Biol.*, 139: 923-928.

Yund Ph.O., Gaines S.D., Bertness M.D. (1991) Cylindrical tube traps for larval sampling. *Limnol. Oceanogr.*, 36: 1167-1177.