

УДК 551.465

## ФИТОЦЕНОЗЫ ОБСКОГО ЭСТУАРИЯ И КАРСКОГО ШЕЛЬФА В ПОЗДНЕВЕСЕННИЙ СЕЗОН

© 2018 г. И. Н. Суханова<sup>1</sup>, М. В. Флинт<sup>1, \*</sup>, Е. Г. Сахарова<sup>2</sup>,  
А. В. Федоров<sup>3</sup>, П. Н. Маккавеев<sup>1</sup>, А. А. Недоспасов<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Институт океанологии им. П.П. Шишова РАН, Москва, Россия

<sup>2</sup> Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок Ярославской обл., Россия

<sup>3</sup> Южное отделение Института океанологии им. П.П. Шишова РАН, Геленджик, Россия

\*e-mail: m\_flint@ocean.ru

Поступила в редакцию 17.05.2017 г.

После доработки 12.07.2018 г.

На материале, полученном в весенне-летний сезон 2016 г., оценены состав и количественное распределение фитопланктона в Обском эстуарии и на Карском шельфе. Район имел широтную протяженность более 5 градусов (~560 км) и включал в себя области в разной степени подверженные воздействию речного стока, что формировало широтную зональность в распределении гидрофизических и гидрохимических условий. Эти свойства среды определяли зональность в структуре сообществ фитопланктона. Биотоп эстуария с соленостью <1 psu и высоким содержанием нитратов, фосфатов и кремния населял пресноводный фитоценоз, наиболее стабильный по видовому составу и высоким количественным характеристикам, в котором доминировали виды рода *Aulacoseira*. Наибольшая пространственная и сезонная изменчивость фитопланктона характерна для области интенсивного взаимодействия речных и морских вод во внешней части Обского эстуария и на прилегающем мелководном шельфе, где на смену пресноводным видам водорослей приходят морские. Резкая биотопическая граница разделяет внутренний мелководный шельф с глубинами около 30–35 м и внешний шельф с глубинами 150–200 м. В районе внешнего шельфа нижняя граница эвфотической зоны опускается до 25–35 м. На этих глубинах в условиях достаточного минерального питания водоросли активно вегетируют, и формируется глубинный максимум фитопланктона.

DOI: 10.1134/S003015741806014X

Последние два десятилетия фитоценозы Обского эстуария и прилегающего шельфа Карского моря интенсивно исследовались [6, 8–11, 15, 18, 23, 25]. Были даны детальные характеристики состава фитопланктона, его количественных параметров, вертикального распределения, установлена связь их с особенностями пелагических биотопов, уровнем опреснения и фронтальными зонами в области взаимодействия речных и морских вод. При этом все исследования были выполнены в позднелетнее и осеннее время, что определялось, прежде всего, ледовой обстановкой и связанными с ней возможностями проведения экспедиций. В настоящее время практически отсутствуют данные, относящиеся к более ранней весенне-летней фазе развития фитопланктона, связанной со сходом сезонного льда и поступлением в Обский эстуарий и на Карский шельф основных объемов пресной воды и аллохтонных материалов, включая биогенные элементы [5, 12, 20, 21]. 42% годового пресноводного стока Оби приходится на июнь и июль [2], что определяет состо-

яние фитопланктона в этот период и, в значительной степени, дальнейший ход сукцессии в фитоценозах Обского эстуария и в районах Карского моря, в разной степени подверженных воздействию континентального стока.

Настоящая работа посвящена исследованию состава и пространственной структуры фитоценозов Обского эстуария и прилегающего Карского шельфа в период непосредственно после схода сезонного льда, характеризующийся интенсивным поступлением в бассейн речного стока.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работы выполнены в 63-м рейсе НИС “Академик Мстислав Келдыш” с 18 по 24 июля 2016 г. Пробы были отобраны на 17 станциях, расположенных на квазимеридиональном разрезе между 71°28′ и 76°20′ с.ш. (рис. 1). Разрез протяженностью ~560 км охватывал области эстуария Оби, прилегающего внутреннего мелководного шельфа с глу-

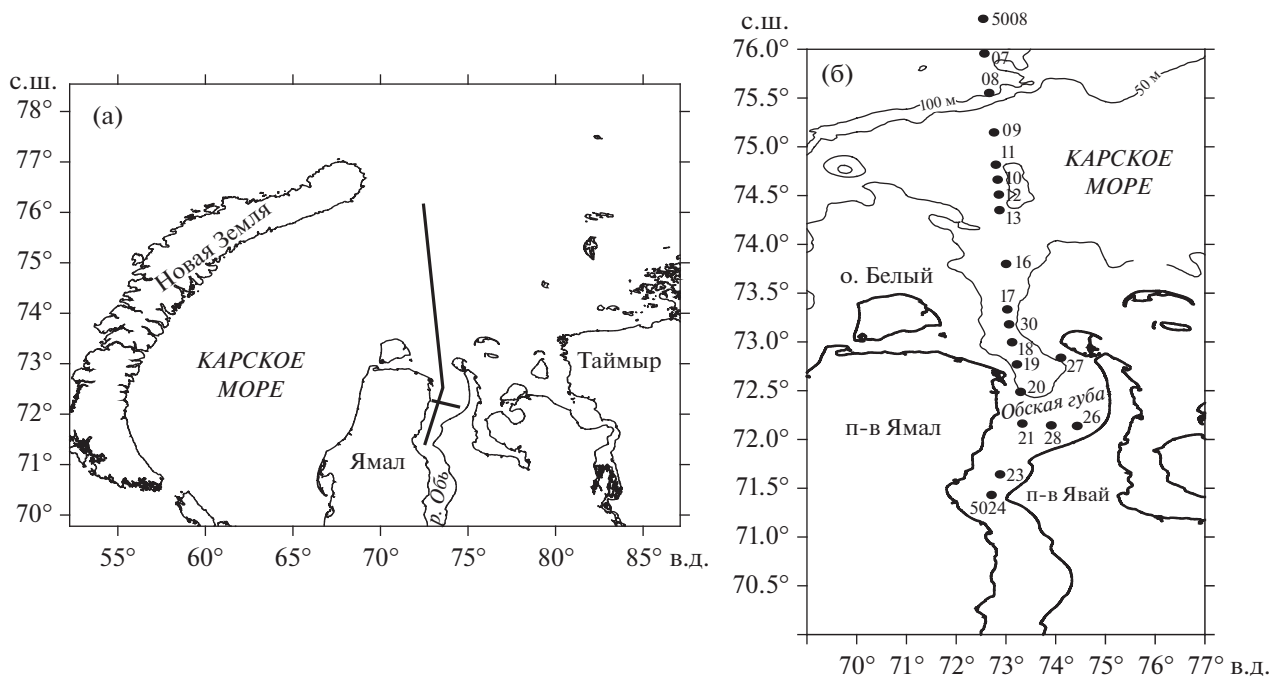


Рис. 1. Карта станций.

бинами от 10 до 50 метров и внешнего шельфа вплоть до глубин >100 м. Исследованная область характеризовалась резким перепадом глубин при переходе от внутреннего шельфа к внешнему (рис. 1). Так на ст. 5309 глубина составляла 30 м, а на ст. 5308 на расстоянии 35 км к северу – около 200 м. В самой широкой части Обского эстуария на широте 72°10' и 72°30' с.ш. был выполнен дополнительный разрез из 3 станций поперек течения реки (рис. 1).

Пробы воды для анализа фитопланктона в объеме 2 л отбирали из 5-ти литровых батометров Нискина комплекса “Розетта”. Выбор горизонтов отбора проб проводили на основе данных предварительного зондирования температуры, солености и флуоресценции. Пробы в зависимости от глубины места и характеристики пелагического биотопа отбирали с 3–5 горизонтов: 1–2 горизонта в верхнем перемешанном слое, 1–2 горизонта в слое скачка плотности и максимума флуоресценции и 1–2 горизонта под пикноклином. Пробы для анализа фитопланктона и сопутствующих гидрохимических определений отбирали из одних и тех же батометров. Концентрирование фитопланктона проводили методом мягкой обратной фильтрации на лавсановых фильтрах с размером ячеек 1 мкм [14]. Объем полученного концентрата составлял 40–90 мл. Все пробы обработаны в не фиксированном живом состоянии в течение одного–двух дней после отбора; до об-

работки их хранили в холодильнике при температуре 2–3°C. Анализ проб проводили в камерах Ножотта (объем 0.085 мл) при увеличении ×400 и Наумана (объем 1 мл) при увеличении ×200 на микроскопах Jena Lumar, Leica и МБИ-3. Расчет сырой биомассы (объема) клеток делался на основе принципа геометрического подобия с использованием данных измерений их линейных размеров. Содержание углерода в клетках рассчитывали, используя соответствующие коэффициенты для разных таксономических и размерных групп [24, 28]. Для оценки состояния популяций массовых видов диатомей нами были отдельно учтены мертвые клетки (лишенные хлорофилла) и клетки с видоизмененными хлоропластами [25].

### РЕЗУЛЬТАТЫ

В исследованном районе идентифицировано 126 видов водорослей. Часть форм была определена до рода, в ряде случаев до семейства. Это касалось в основном водорослей классов Cryptophyceae, Chrysophyceae, Chlorophyceae и Dinophyceae. Наибольшим числом видов представлен класс Bacillariophyceae (54 вида). В классах Chlorophyceae и Dinophyceae определено 28 и 34 вида, соответственно. Остальные классы представлены несколькими видами водорослей. В настоящей работе мы рассматриваем характеристики численности и биомассы и особенности распределения массовых форм, дающих наибольший вклад в

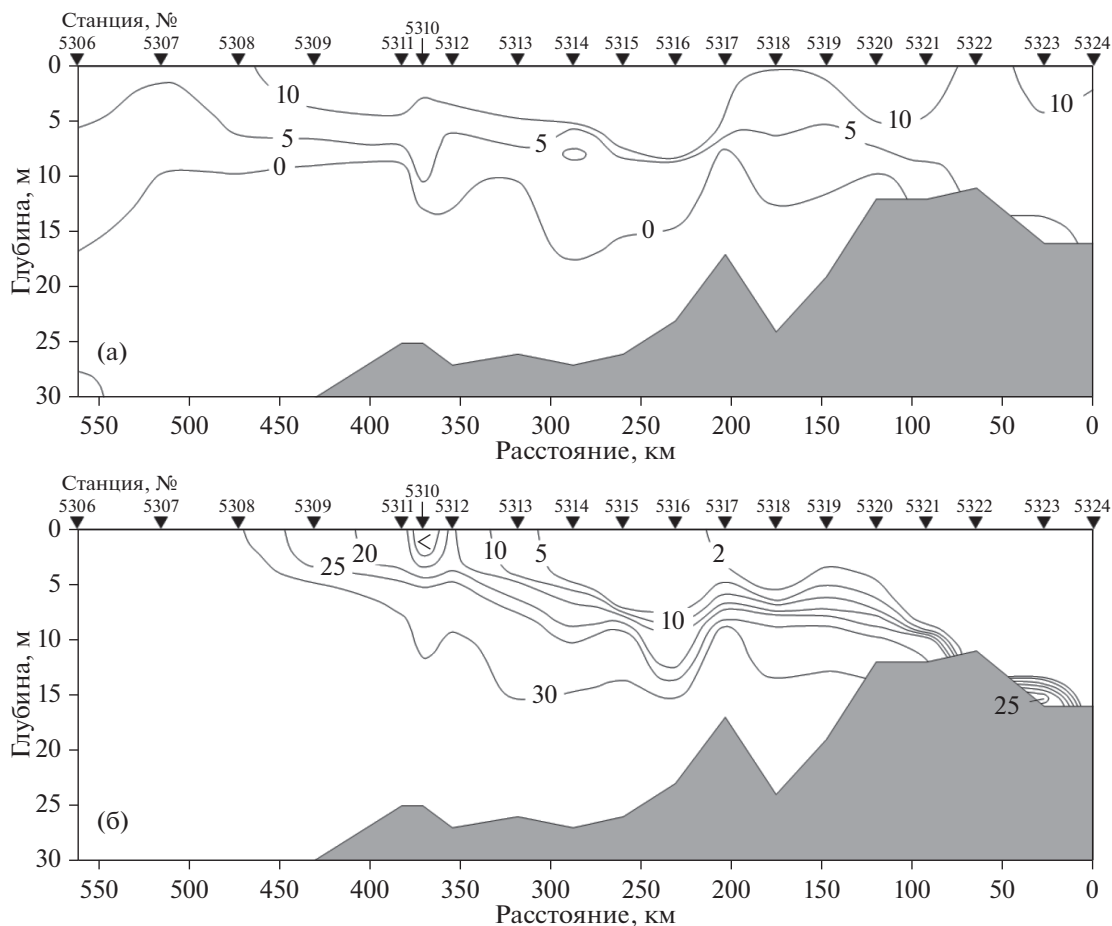


Рис. 2. Распределение температуры (а) и солености (б) на разрезе.

общую численность и биомассу водорослей, а также форм, связанных с биотопами, характеризующимися определенными свойствами среды.

В южной пресноводной части разреза (станции 5324, 5323) соленость в столбе воды составляла 0.2–0.4 psu, температура – 6–10°C, концентрация нитратов – 5–10 мкг-ат/л, содержание кремния достигало 80 мкг-ат/л (рис. 2, 3). В этой области господствовал пресноводный фитопланктон, общая численность которого составляла  $7.8\text{--}9.1 \times 10^6$  кл/л, а биомасса  $>10$  г/м<sup>3</sup> (рис. 4, табл. 1). Основу численности и биомассы фитопланктона (более 96%) формировали диатомовые водоросли, среди которых абсолютно доминировали пресноводные диатомеи рода *Aulacoseira*. На их долю приходилось 83–89% от общей численности и биомассы фитопланктона. Наиболее массовым видом была *Aulacoseira ambigua*, значительно меньшую численность имела *A. granulata*. Многочисленным представителем пресноводного комплекса диатомовых на станциях 5324 и 5323 была *Asterionella formosa*, средняя численность которой

в столбе воды составляла  $\sim 5 \times 10^5$  кл/л (5.9 и 9.2% от общего числа клеток, соответственно). Третьей по значимости в этой части разреза была группа диатомей, включающая роды *Cyclotella*, *Stephanodiscus* и *Cyclostephanus* (~3.5% общей численности и 5.5% общей биомассы фитопланктона). Роль зеленых водорослей была ничтожно мала – 0.6–1.7% суммарной численности и 0.2% общей биомассы (табл. 1). Фитопланктон был обилен во всей толще воды. На ст. 5323 наблюдалось постепенное снижение численности от поверхности до дна от  $10.45 \times 10^6$  до  $3.3 \times 10^6$  кл/л. На ст. 5324 в пробе, отобранной вблизи дна, число клеток водорослей было в два раза выше, чем в поверхностном слое –  $11.0 \times 10^6$  и  $6.6 \times 10^6$  кл/л, соответственно. Учет мертвых клеток рода *Aulacoseira* показал, что и в поверхностном, и в придонном слоях водной толщи число мертвых клеток было незначительно и не превышало 3%.

Тот же комплекс доминирующих видов диатомей был характерен и для северной внешней области эстуария (станции 5321, 5319, 5318). Здесь

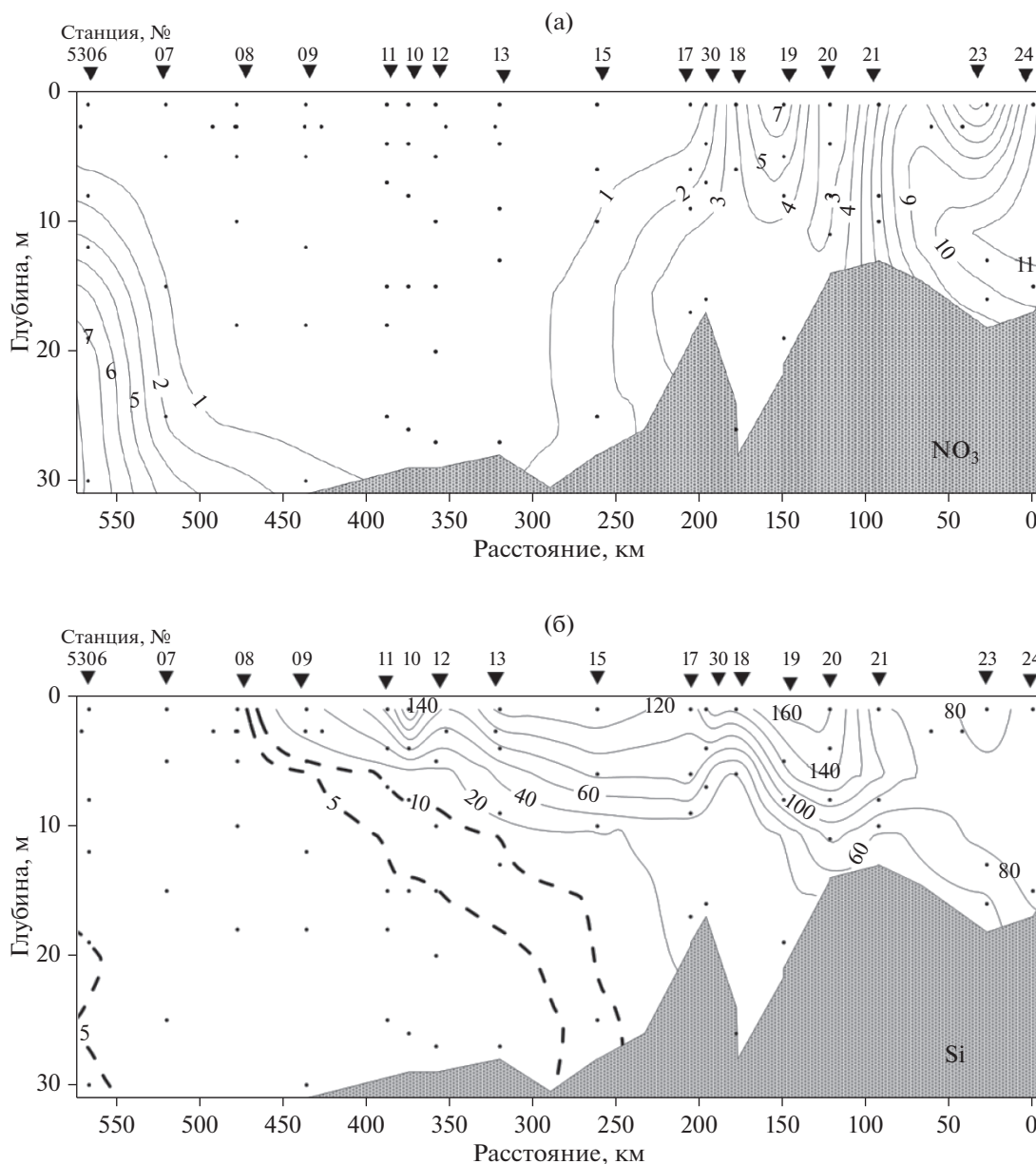


Рис. 3. Распределение нитратов (а) и кремния (б) (мкг-ат/л) на разрезе.

соленость в верхнем перемешанном слое была повсеместно <1 psu. На ст. 5321 такая соленость прослеживалась до глубины 8 м, в придонном слое на горизонте 10.5 увеличивалась до 25 psu. На сделанных севернее станциях 5319 и 5318 зарегистрирован резкий пикногалоклин с верхней границей на глубине 6 и 3 м, соответственно. Перепад солености в слое скачка составлял 10 psu/м и на глубине 8 (ст. 5319) и 6 (ст. 5318) метров соленость возрастала до 30 psu. Концентрация нитратов в столбе воде колебалась от 3 до 10.5 мкг-ат/л. Содержание кремния в верхнем перемешанном слое превышало 100 мкг-ат/л, снижаясь под пик-

ноклином до 23–55 мкг-ат/л. В этой области господствовали диатомовые водоросли, вклад которых в численность и биомассу варьировал от 84 до 93%. На долю водорослей рода *Aulacoseira* приходилось от 63 до 83% общей численности и от 63 до 81% общей биомассы фитопланктона в столбе воды. Вклад пресноводного вида *Asterionella formosa* в общую численность и биомассу водорослей составлял 5–16% и 3–7%, соответственно. В этом участке Обского эстуария в фитоценозе встречается *Thalassiosira baltica*, характерная для солоноватоводных районов арктических морей, а также морской вид *T. ignota*. Их общий вклад в биомассу ко-

**Таблица 1.** Средняя численность ( $N \times 10^3$  кл/л), сырая биомасса ( $B_w$ , мг/л) и биомасса в углероде ( $B_c$ , мг/л) фитопланктона в столбе воды; численность и сырая биомасса диатомей, динофлагеллят, зеленых и жгутиковых водорослей, *Eutreptia* sp. и cf. *Soccolithorhuseae* и доля (%) этих групп в общей численности и биомассе фитопланктона

№ станции	Средние значения общей численности и биомассы			Диатомей		Динофлагелляты		Зеленые		Жгутиковые и прочие		<i>Eutreptia</i> sp.		cf. <i>Soccolithorhuseae</i>	
	$N$	$B_w$	$B_c$	$N$	$B_w$	$N$	$B_w$	$N$	$B_w$	$N$	$B_w$	$N$	$B_w$	$N$	$B_w$
5324	9123	10.6	1.3	<b>9056</b>	<b>10.5</b>	—	—	56.0	0.02	11	0.05	—	—	—	—
				<b>99.3</b>	<b>99.3</b>	—	—	<b>0.6</b>	<b>0.2</b>	<b>0.1</b>	<b>0.5</b>	—	—	—	—
5323	7824	10.8	1.3	<b>7538</b>	<b>10.6</b>	1.2	+	136	0.02	44	0.03	98	0.15	8.0	0.06
				<b>96.3</b>	<b>98.2</b>	+	+	<b>1.7</b>	<b>0.2</b>	<b>0.7</b>	<b>0.2</b>	<b>1.3</b>	<b>1.4</b>	—	—
5321	2634	3.5	0.37	<b>2217</b>	<b>2.5</b>	0.4	+	79.0	0.02	34	0.01	<b>295</b>	<b>0.4</b>	7.8	0.07
				<b>84.1</b>	<b>83.9</b>	+	+	<b>3.0</b>	<b>0.6</b>	<b>1.3</b>	<b>0.1</b>	<b>11.2</b>	<b>15.0</b>	<b>0.3</b>	<b>0.2</b>
5320	3615	4.2	0.6	<b>620</b>	<b>0.8</b>	12.2	0.03	61.0	0.01	16	+	<b>2836</b>	<b>3.1</b>	69.0	0.2
				<b>17.2</b>	<b>19.0</b>	+	<b>0.6</b>	<b>1.7</b>	<b>0.2</b>	+	+	<b>78.5</b>	<b>73.8</b>	<b>1.9</b>	<b>4.8</b>
5319	2560	3.2	0.4	<b>2295</b>	<b>2.9</b>	15.0	0.04	60	0.02	72	0.04	65	0.1	53	0.1
				<b>89.7</b>	<b>90.6</b>	<b>0.6</b>	<b>1.3</b>	<b>2.3</b>	<b>0.6</b>	<b>2.8</b>	<b>1.3</b>	<b>2.5</b>	<b>3.1</b>	<b>2.1</b>	<b>3.1</b>
5318	1554	2.0	0.2	<b>1439</b>	<b>1.9</b>	7	0.02	22	+	8	0.01	72	0.1	6	0.01
				<b>92.6</b>	<b>95.0</b>	<b>0.5</b>	+	<b>1.4</b>	+	<b>0.6</b>	+	<b>4.6</b>	<b>4.9</b>	<b>0.3</b>	+
5330	617	1.0	0.08	<b>490</b>	<b>0.71</b>	0.9	+	15	+	10.6	+	22	0.03	<b>78.4</b>	<b>0.23</b>
				<b>79.4</b>	<b>71.0</b>	<b>0.15</b>	+	<b>2.4</b>	+	<b>1.7</b>	+	<b>3.5</b>	<b>3.0</b>	<b>12.8</b>	<b>23.0</b>
5317	351	0.52	0.04	<b>284</b>	<b>0.45</b>	8.5	0.04	+	+	26.7	0.01	2.7	+	27.5	0.02
				<b>80.9</b>	<b>86.5</b>	<b>2.4</b>	<b>7.7</b>	+	+	<b>7.6</b>	<b>1.9</b>	+	+	<b>7.8</b>	<b>3.8</b>
5315	259	0.4	0.03	<b>212</b>	<b>0.3</b>	3.7	0.02	3.1	+	4.3	+	14.1	0.02	21.7	<b>0.06</b>
				<b>81.9</b>	<b>74.3</b>	<b>1.4</b>	<b>3.9</b>	<b>1.2</b>	+	<b>1.5</b>	+	<b>5.4</b>	<b>3.9</b>	<b>8.4</b>	<b>15.5</b>
5313	644	1.0	0.07	<b>322</b>	<b>0.24</b>	3.4	0.02	0.16	+	17.0	0.02	0.9	+	<b>300</b>	<b>0.7</b>
				<b>50.2</b>	<b>24.2</b>	<b>0.5</b>	<b>1.8</b>	<b>0.02</b>	+	<b>1.9</b>	<b>1.8</b>	<b>0.1</b>	<b>0.06</b>	<b>46.6</b>	<b>72.1</b>

Таблица 1. Окончание

№ стан- ции	Средние значения общей численности и биомассы			Диагомеи		Динофлагеллаты		Зеленые		Жгутиковые и прочие		Eutreptia sp.		cf. Socolitho- plucae	
	N	B <sub>w</sub>	B <sub>c</sub>	N	B <sub>w</sub>	N	B <sub>w</sub>	N	B <sub>w</sub>	N	B <sub>w</sub>	N	B <sub>w</sub>	N	B <sub>w</sub>
5312	1593	0.8	0.07	<b>1562</b>	<b>0.73</b>	1.4	0.02	-	-	24.2	0.02	+	+	5.3	0.01
				<b>98.0</b>	<b>93.3</b>	<i>0.1</i>	<i>2.6</i>	-	-	<i>1.5</i>	<i>2.6</i>	+	+	<i>0.3</i>	<i>1.3</i>
5310	1354	0.9	0.07	<b>1236</b>	<b>0.6</b>	2.0	0.01	-	-	6.2	+	-	-	109	<b>0.3</b>
				<b>91.3</b>	<b>66.0</b>	<i>0.1</i>	<i>1.0</i>	-	-	<i>0.5</i>	+	-	-	<i>8.0</i>	<b>33.0</b>
5311	831	0.5	0.04	<b>815</b>	<b>0.45</b>	4.1	0.02	-	-	9.3	+	+	+	2.6	0.01
				<b>98.1</b>	<b>90.0</b>	<i>0.5</i>	<i>4.0</i>	-	-	<i>1.1</i>	+	+	+	<i>0.3</i>	<i>2.0</i>
5309	2473	1.0	0.1	<b>2468</b>	<b>0.98</b>	2.1	0.01	-	-	1.8	+	-	-	0.6	+
				<b>99.8</b>	<b>98.0</b>	<i>0.1</i>	<i>1.0</i>	-	-	+	+	-	-	+	+
5308	32	0.15	0.006	<b>24.7</b>	<b>0.13</b>	3.6	0.01	-	-	3.2	0.01	-	-	0.5	+
				<b>77.2</b>	<b>86.6</b>	<i>11.2</i>	<i>6.7</i>	-	-	<i>10.0</i>	<i>6.7</i>	-	-	<i>1.6</i>	+
5307	1059	1.34	0.08	<b>1048</b>	<b>1.3</b>	4.0	0.03	-	-	2.9	0.01	1.7	+	1.7	+
				<b>99.0</b>	<b>97.0</b>	<i>0.4</i>	<i>2.2</i>	-	-	<i>0.3</i>	<i>0.07</i>	<i>02</i>	+	<i>0.2</i>	+
5306	21.7	0.02	0.002	<b>16.1</b>	<b>0.02</b>	1.4	+	-	-	3.2	+	-	-	1.0	+
				<b>74.2</b>	<b>99.9</b>	<i>6.5</i>	<i>+</i>	-	-	<i>14.7</i>	+	-	-	<i>4.6</i>	+
5325	2012	2.6	0.2	<b>485</b>	<b>0.5</b>	1.7	+	122	0.02	46.7	0.01	<b>1356</b>	<b>2.03</b>	0.6	0.01
				<b>24.1</b>	<b>19.5</b>	<i>0.1</i>	<i>+</i>	<i>6.1</i>	<i>0.8</i>	<i>2.3</i>	<i>0.4</i>	<b>67.3</b>	<b>78.4</b>	+	<i>0.4</i>
5326	1608	2.3	0.3	76.2	0.07	3.3	0.01	24.5	+	21.6	0.01	<b>1468</b>	<b>2.2</b>	14.4	0.03
				<b>4.7</b>	<b>2.8</b>	<i>0.2</i>	<i>0.4</i>	<i>1.5</i>	+	<i>1.3</i>	<i>0.4</i>	<b>91.4</b>	<b>95.2</b>	<i>0.9</i>	<i>1.2</i>
5327	4637	5.9	0.8	<b>2824</b>	<b>3.35</b>	3.0	+	71.8	0.03	190	0.16	<b>1506</b>	<b>2.26</b>	42.6	0.09
				<b>60.9</b>	<b>56.8</b>	+	+	<i>1.5</i>	<i>0.5</i>	<i>4.1</i>	<i>2.7</i>	<b>32.5</b>	<b>38.3</b>	<i>0.9</i>	<i>1.5</i>

Примечание. Жирным прямым выделены группы водорослей, доминирующие в фитоценозе; жирным курсивом – процентное содержание доминирующих групп.

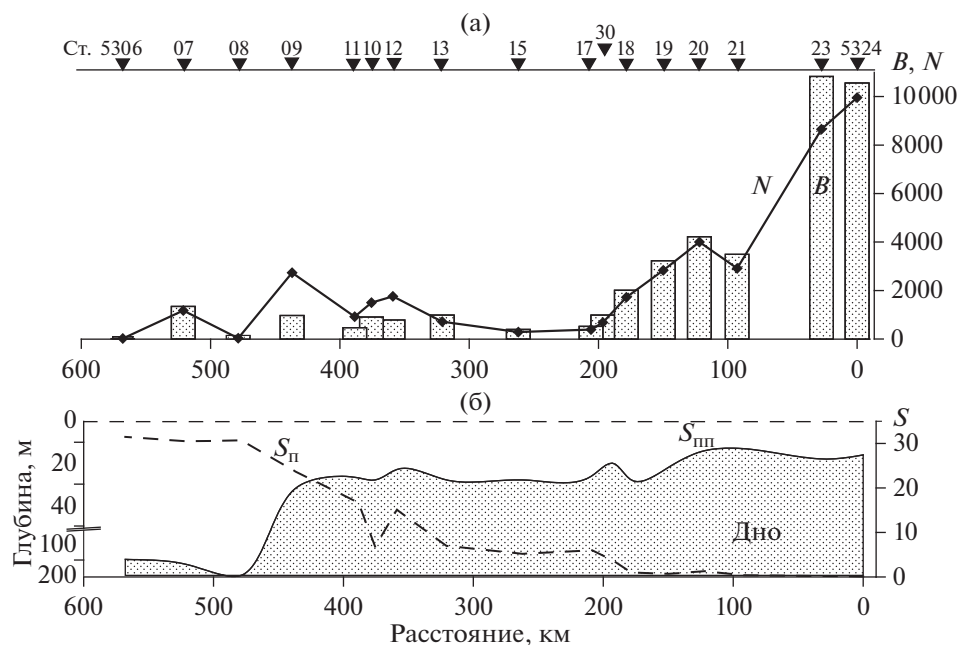


Рис. 4. Изменения численности и биомассы фитопланктона на разрезе (а); профиль дна, распределение солености в верхнем перемешанном слое (б).

лебался от 6 до 11%. На всех станциях в незначительном количестве наблюдались подвижные клетки, идентифицированные нами как кокколитофориды, ранее не отмеченные в Карском море (табл. 1, рис. 5). На ст. 5318, самой северной в этой области, под пикноклином зарегистрированы несколько морских неритических видов рода *Chaetoceros* (*C. debilis*, *C. wighamii*, *C. decipiens*, *C. diadema* и *C. socialis*). Вклад зеленых водорослей в общую численность не превышал 3.0%, в биомассу – 0.6% (табл. 1). Для вертикального распределения фитопланктона был характерен поверхностный максимум, на станциях 5319 и 5318 зарегистрирован второй не столь резко выраженный максимум в придонных слоях водной толщи (рис. 7, 8). Оба максимума определялись высокой численностью и биомассой пресноводных водорослей рода *Aulacoseira*. Число мертвых клеток *Aulacoseira* в поверхностном перемешанном слое составляло от 1 до 2.8% от общего числа клеток рода. В нижнем максимуме значительно большая часть клеток отличалась видоизмененными и ослабленными хлоропластами: на ст. 5319 она достигала 20%, а на более северной ст. 5318 возрастала до 50%.

Иным составом фитоценоа характеризовалась ст. 5320, также расположенная во внешней части эстуария. По характеру вертикальной стратификации эта станция была сходна со ст. 5321. Концентрация нитратов по сравнению с соседними

станциями была в несколько раз ниже и в верхних 9-ти метрах не превосходила 1 мкг-ат/л (рис. 3). Содержание кремния было высоким и составляло от 82 до 184 мкг-ат/л. Доминирующим видом в этой части эстуария была *Eutreptia* sp., которая формировала 78.5% общей численности и 74% общей биомассы фитопланктона (табл. 1, рис. 6). Вид доминировал во всей толще воды, и его обилие определяло характер вертикального распределения фитопланктона (рис. 7). Максимальная концентрация *Eutreptia* sp. наблюдалась в поверхностном слое, где численность вида достигала  $7 \times 10^6$  кл/л. Второй меньший максимум зарегистри-

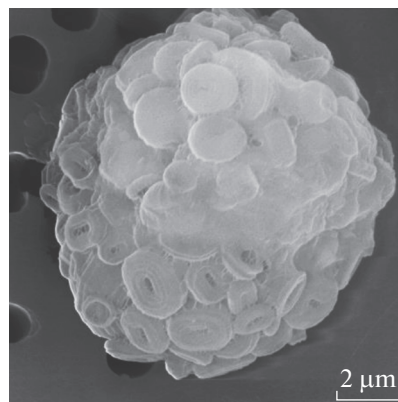
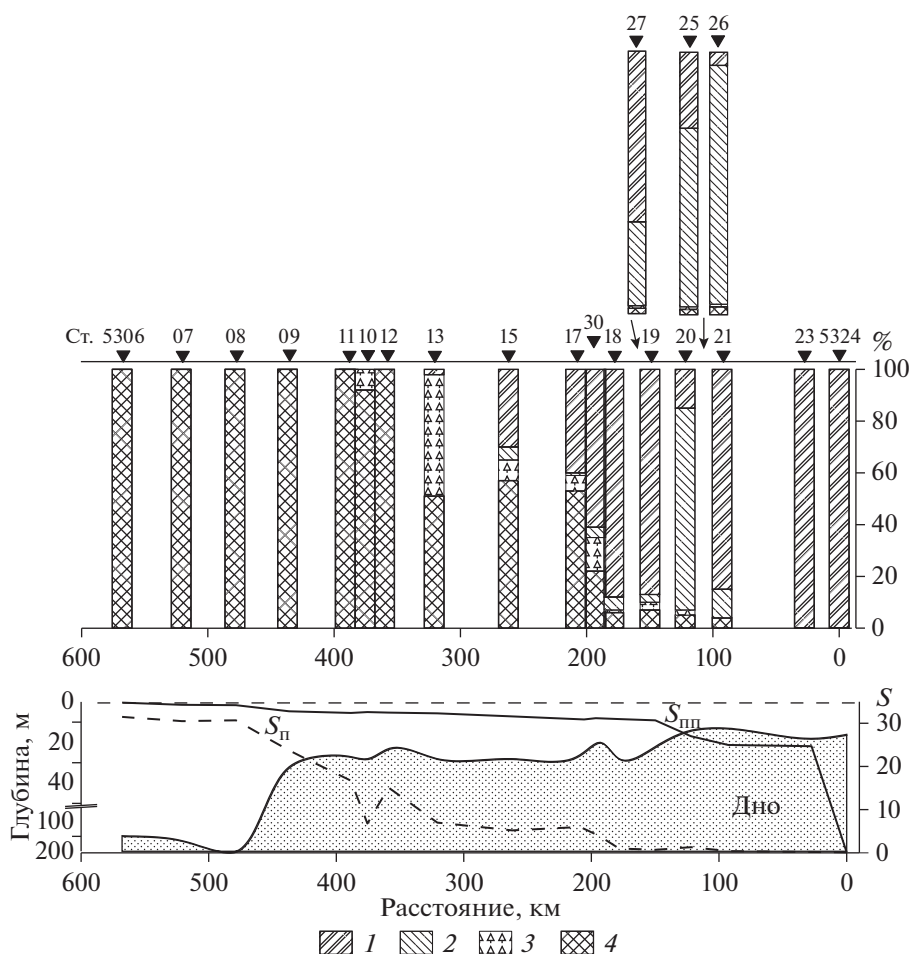


Рис. 5. Клетки, идентифицированные нами как кокколитофориды (фотографии, полученные на электронном микроскопе).





**Рис. 6.** Процентное соотношение численности разных групп фитопланктона на станциях разреза (а); профиль дна, распределение солёности в поверхностном и подтермоклинном слоях (б). 1 – пресноводные виды; 2 – *Eutreptia* sp.; 3 – кокколитофориды; 4 – морские виды.

стрирован в слое скачка на горизонте 8 м ( $2.6 \times 10^6$  кл/л). Диатомеи в столбе воды на ст. 5320 составляли 17.2% общей численности и 19% общей биомассы фитопланктона, при этом на долю пресноводных видов приходилось 13 и 9%, соответственно. На ст. 5320 на всех горизонтах были встречены клетки, идентифицированные нами как кокколитофориды. Их максимальные численность  $4.5 \times 10^5$  кл/л (22% общей численности фитопланктона) и биомасса  $1.1 \text{ г/м}^3$  (37.0% общей биомассы) зарегистрированы в придонном слое на глубине 11 м при солёности ~28 psu.

Резкое сокращение обилия фитопланктона наблюдалось на внутреннем шельфе, прилежащем к Обскому эстуарию (станции 5330, 5317, 5315 и 5313; рис. 4). В этой области влияние речного стока было сильно выражено и солёность в верхних 4–6 метрах составляла 4–7 psu, ниже градиентного слоя на глубине 7–10 м возрастала до 29–31 psu. Градиент солёности в галоклине

уменьшался в северном направлении от 9–10 psu/м на ст. 5330 до 5–4 psu/м на ст. 5313. Концентрация нитратов в верхнем перемешанном слое не превышала 1 мкг-ат/л. В области, прилежащей к эстуарию (станции 5330 и 5317), содержание нитратов под пикноклином составляло 3–4 мкг-ат/л. В более северной области (станции 5313 и 5315) низкое содержание нитратов было зарегистрировано во всем столбе воды (рис. 3, 8). Концентрация кремния в верхнем перемешанном слое достигала 100 мкг-ат/л и более, в слое пикноклина и под ним уменьшалась до 12–29 мкг-ат/л (рис. 3, 8). Средние численность и биомасса водорослей в столбе воды в этой области колебались в пределах  $350\text{--}645 \times 10^3$  кл/л и  $0.4\text{--}1.0 \text{ г/м}^3$ , соответственно, что в несколько раз ниже величин, характерных для эстуария. В фитопланктоне доминировали диатомеи. При этом по мере удаления от эстуария Оби происходила существенная структурная перестройка фитоценоза. На северной ст. 5313 по



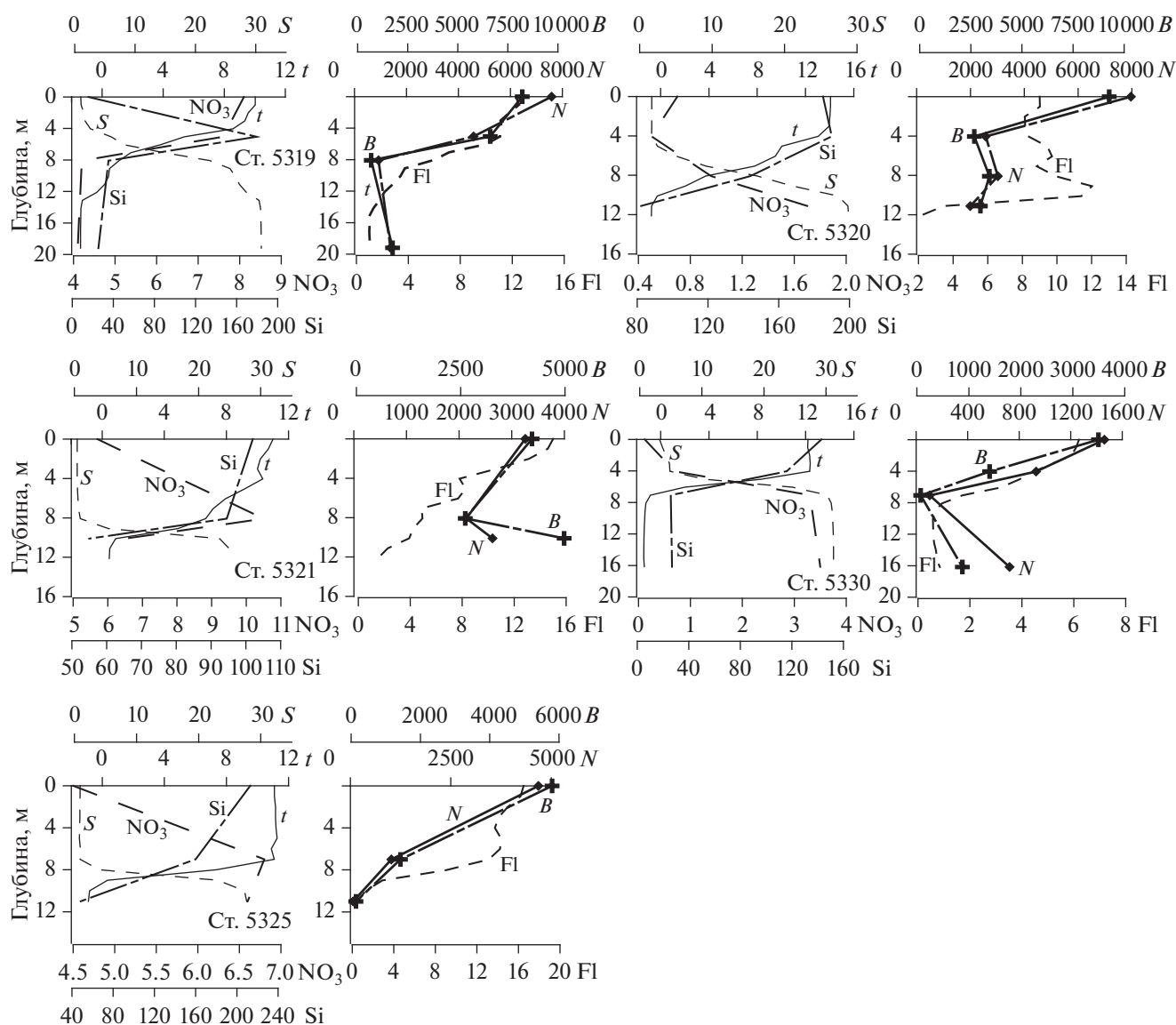


Рис. 7. Вертикальное распределение численности и биомассы фитопланктона, флуоресценции хлорофилла, температуры, солёности, нитратов и кремния на станциях разреза.

сравнению со ст. 5330 в 20 раз выросла численность видов рода *Chaetoceros* и их доля в общей численности диатомей увеличилась с 5 до 90%. Самым многочисленным видом был *Chaetoceros wighamii*. Одновременно снижалась численность пресноводных видов. На ст. 5330, близкой к створу эстуария, численность *Aulacoseira* составляла  $270 \times 10^3$  кл/л (44% от общей численности фитопланктона), на ст. 5317 –  $96 \times 10^3$  кл/л (38%), на ст. 5315 –  $43 \times 10^3$  кл/л (21%), и группа практически исчезла из сообщества на ст. 5313 –  $0.2 \times 10^3$  кл/л (<1%). На этом участке внутреннего шельфа значительный вклад в биомассу (до 11%) вносили *Thalassiosira baltica* и *T. ignota*. В этой же

области на всех станциях зарегистрированы подвижные клетки кокколитофорид (табл. 1, рис. 6). На ст. 5313 их средняя численность и биомасса в столбе воды составляли  $3.0 \times 10^5$  кл/л (46.6% общей численности фитопланктона) и  $0.7$  г/м<sup>3</sup> (70.0% общей биомассы), а на горизонтах 9 и 13 метров под галоклином достигали  $7.5 \times 10^5$ ,  $5.6 \times 10^5$  кл/л и  $2.2$ ,  $0.9$  г/м<sup>3</sup>. На этой же станции в верхнем перемешанном слое наблюдалось массовое скопление *Chaetoceros wighamii* с численностью  $1.2 \times 10^6$  кл./л (88% общей численности диатомей). На глубинах 18 и 28 м по числу клеток доминировали споры *Chaetoceros socialis* (до  $1.5 \times 10^5$  кл./л). Ст. 5313, расположенная в 150 кило-

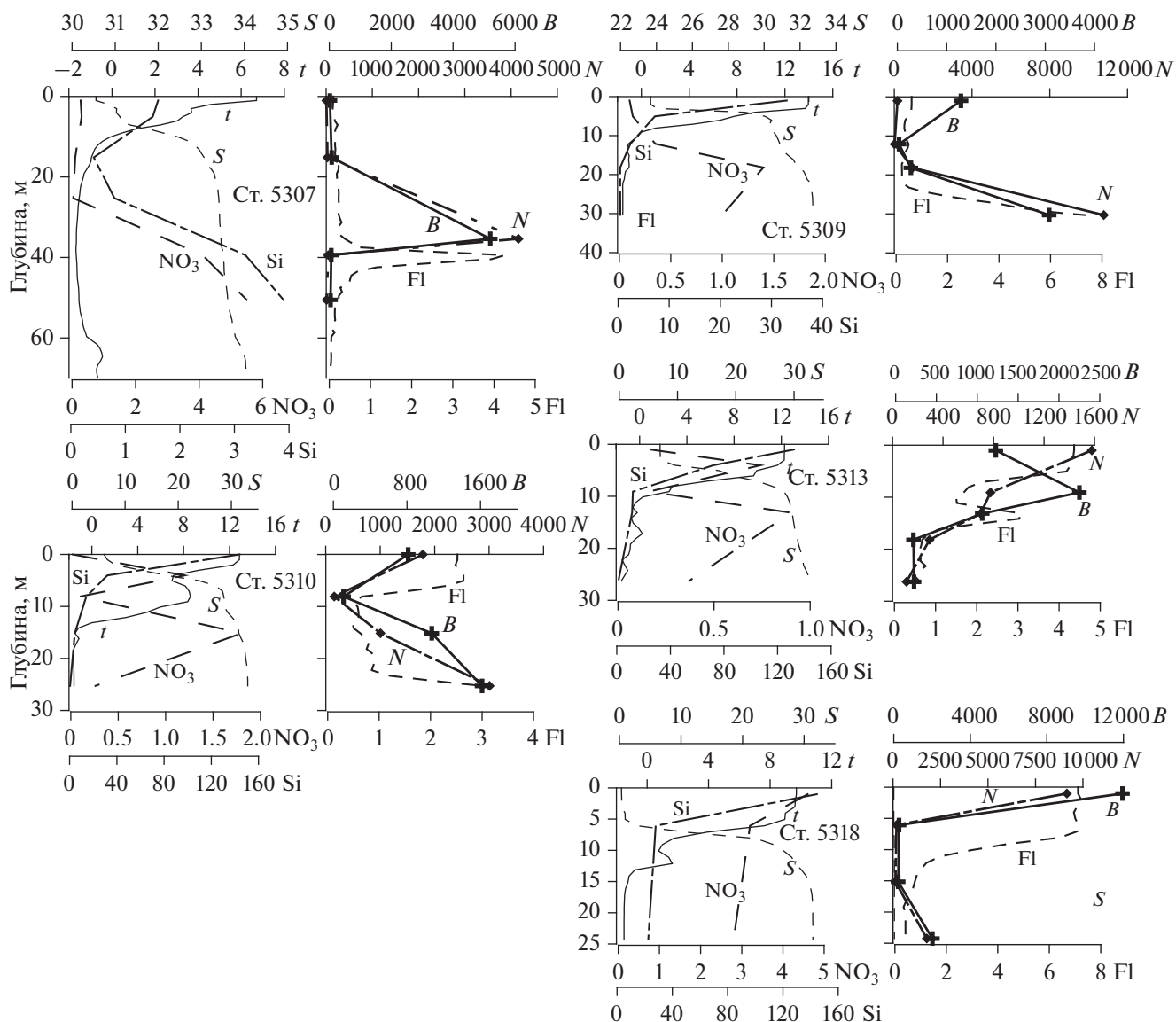


Рис. 8. Вертикальное распределение численности и биомассы фитопланктона, флуоресценции хлорофилла, температуры, солености, нитратов и кремния на станциях разреза.

метрах севернее створа эстуария, была последней, на которой встречены пресноводные виды. Они составляли 1.2% от общей численности водорослей (табл. 1, рис. 6). Вертикальное распределение фитопланктона в области внутреннего шельфа, прилежащей к эстуарию, характеризовалась четко выраженным максимумом в верхнем перемешанном слое. На южных станциях 5330 и 5317, также как на эстуарных станциях 5319 и 5318, наблюдался второй меньший максимум в придонном слое. Верхний максимум на ст. 5330 определяли пресноводные виды родов *Aulacoseira* и *Asterionella*, солоноватоводный вид *Thalassiosira baltica* и морские виды *Skeletonema costatum* и *Thalassiosira ignota*. На ст. 5317 в верхнем максиму-

ме пресноводные виды составляли <3%. Здесь в равной мере были представлены морские виды *Chaetoceros wighamii*, *T. nordenskiöldii* и *Skeletonema costatum*. В придонном максимуме на обеих станциях абсолютно доминировали пресноводные виды родов *Aulacoseira* и *Asterionella*, формируя от 92% (ст. 5317) до 100% (ст. 5330) общей численности клеток. При солености ~30 psu многие клетки отличались слабыми и видоизмененными хлоропластами. Число мертвых клеток в нижнем максимуме составляло ~40%. На более удаленных от эстуария станциях 5313 и 5315 придонный максимум отсутствовал.

Во внешней части мелководного шельфа (станции 5312, 5310, 5311, 5309) гидрофизическая

структура характеризовалась сокращением верхнего перемешанного слоя до 2–3 метров и возрастанием солёности в нем до 16–23 psu (рис. 2, 8). Исключение составляла ст. 5310, где солёность в верхнем перемешанном слое превышала 7 psu. Градиент солёности в слое скачка плотности составлял 2–4 psu на метр, солёность под пикногалокином возрастала до 31–33 psu. В поверхностном слое концентрация нитратов не поднималась выше 0.2 мкг-ат/л, в градиентном слое и ниже возрастала до 1.5 мкг-ат/л. Содержание кремния в верхнем перемешанном слое оставалось высоким – от 33 до 140 мкг-ат/л, ниже концентрация резко снижалась до 0.4–2.2 мкг-ат/л. В фитоплене этой области преобладали диатомовые водоросли (93–99% общей численности фитопланктона), среди которых доминировали виды рода *Chaetoceros*, вклад которых в общую численность составлял 87–98%. При большой разнообразии встречаемых видов (*C. socialis*, *C. wighamii*, *C. debilis*, *C. decipiens*, *C. mitra*, *C. compressus*, *C. diadema*, *C. borealis*, *C. teres*, *C. gracilis*, *C. convolutus*, *C. tenuissimus*) основу численности формировали два – *C. socialis*, *C. wighamii*. Вклад последнего в общую численность клеток достигал 78%. В общую биомассу фитоплена существенный вклад (от 25 до 40%) вносили несколько морских видов рода *Thalassiosira*, в основном *T. nordenskiöldii*, а также *T. bioculata* и *T. pacifica*. Ауксоспоры *T. nordenskiöldii* были обнаружены в слое под пикногалокином. Следующими видами по вкладу в общую биомассу (до 20% суммарно) были *Rhizosolenia setigera* и *Melosira nummuloides*. На ст. 5310 зарегистрирована высокая численность клеток кокколитофорид (табл. 1, рис. 6). Их вклад в общую численность в столбе воды составлял 7.7%, в биомассу – 32%. Эта станция выделялась на фоне соседних сильно распресненными поверхностным слоем (~7 psu) и сравнительно высоким градиентом солёности в пикногалокине (5.5 psu на метр). По условиям среды – гидрофизической структуре и гидрохимическим характеристикам, также как по составу доминирующих видов фитопланктона, она была близка к ст. 5313, сделанной в 55 км южнее. Основная часть популяции кокколитофорид на ст. 5310, как и на ст. 5313, концентрировалась под градиентным слоем на глубине 15 м при высокой солёности – 31.4 psu. Здесь их численность составляла  $2.4 \times 10^5$  кл/л (24% общей численности фитопланктона), а биомасса – 0.7 г/м<sup>3</sup> (65% общей биомассы).

Вертикальное распределение фитопланктона во внешней части мелководного шельфа определялась положением максимальных скоплений видов родов *Chaetoceros*, *Thalassiosira* и *Melosira*.

На станциях 5312 и 5310 максимум численности в верхнем перемешанном слое определялся активно вегетирующей популяцией *C. wighamii*, вклад которой в общую численность фитоплена составлял 65 и 78%, соответственно. 55% (ст. 5312) и 60% (ст. 5310) суммарной биомассы в этом же слое формировали три вида рода *Thalassiosira* и *Melosira nummuloides*. На станциях 5311 и 5309 верхний максимум фитопланктона был слабо выражен в распределении численности, но четко проявился в распределении биомассы (рис. 8). Виды родов *Thalassiosira* и *Melosira* и встречаемая на этих станциях *Rhizosolenia setigera* составляли 80–85% общей биомассы фитопланктона. На всех станциях внешней части мелководного шельфа (станции 5312, 5310, 5311, 5309) ниже градиентного слоя был зарегистрирован второй, значительно более мощный, чем поверхностный, максимум сформированный опускающейся после “цветения” популяцией *C. socialis* и высокой биомассой видов *Thalassiosira* и *Melosira* (рис. 8). Численность *C. socialis* в нижнем максимуме на ст. 5309 достигала  $10.0 \times 10^6$  кл/л, при этом споры составляли >93% популяции. На долю *C. socialis* на внешней части мелководного шельфа приходилось от 65 до 95% общей численности и от 18 до 42% общей биомассы водорослей. В биомассе существенную роль играли виды рода *Thalassiosira* (в основном *T. nordenskiöldii*) и *Melosira*, их суммарный вклад составляла от 25 до 55%. На ст. 5310 33% общей биомассы фитопланктона в столбе воды составляли кокколитофориды (табл. 1)

Резкая граница, отделяющая внутренний мелководный шельф от относительно глубоководного внешнего шельфа, лежала между станциями 5309 (глубина 32 м) и 5308 (глубина 160 м), расстояние между которыми составляло 35 км (рис. 1, 2). Область внешнего шельфа (станции 5306–5308) по условиям среды существенно отличалась от области внутреннего шельфа. Солёность в верхнем слое резко возрастала до 31–32 psu, температура снижалась до 5–8°C, пикноклины характеризовались слабыми градиентами солёности – <2 psu на метр. Он начинался практически под поверхностью и доходил до глубины ~10 м. На станциях 5308 и 5307 концентрация нитратов в верхних 20–35 метрах была низкой – от аналитического нуля до 0.3 мкг-ат/л, кремния 0.4–1.5 мкг-ат/л, фосфатов – <0.2 мкг-ат/л (рис. 3, 8). Ниже 30 м более чем на порядок увеличивалась концентрация нитратов, в 5–10 раз увеличивалось содержание фосфатов и кремния. На самой мористой ст. 5306 был четко выражен верхний 10-метровый перемешанный слой с солёностью 32 psu, температурой +3°C, концентраций нитратов 0.05–1.0 мкг-ат/л,

кремния 0.4–1.2 мкг-ат/л. Нижняя граница пикноклина лежала на глубине ~20 м. Увеличение концентрации  $\text{NO}_3$  до 6 мкг-ат/л отмечено в нижней части пикноклина на глубине 15 м. В фитопланктоне внешнего шельфа господствовали морские диатомовые водоросли, составляя 72–99% общей численности и 72–97% общей биомассы фитопланктона. По числу клеток доминировал род *Chaetoceros*. На его долю приходилось 57–87% общей численности фитопланктона. Биомассу фитопланктона наряду с *Chaetoceros* формировали несколько видов *Thalassiosira*, внося в общую биомассу от 32 до 84%. На станциях 5308 и 5307 максимум фитопланктона наблюдался на глубине 35 м, где 90% общей численности составлял *Chaetoceros socialis* в основном представленный спорами. На ст. 5307 на этом горизонте число клеток *C. socialis* достигало  $3.7 \times 10^6$  кл/л. Биомассу на этой глубине на станциях 5308 и 5307 определяли три вида: *T. nordenskioldii*, *T. bioculata* и *T. pacifica*. На ст. 5307 численность *T. nordenskioldii* достигала  $4 \times 10^5$  кл/л, биомасса 2 г/м<sup>3</sup>. Популяция вида на глубине 35 м находилась в состоянии активного роста, о чем свидетельствовало большое число делящихся клеток и встречающиеся аукоспоры.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Эстуарий Оби, внутренний и внешний шельф центральной и западной областей Карского моря в период исследований были свободны ото льда. Судя по имеющимся картам ледового покрытия [22], в конце первой декады июля (т.е. за 10 дней до начала наших работ) небольшое ледовое поле сохранялось только в центральной части моря между  $74^\circ 00'$  и  $75^\circ 30'$  с.ш. (станции 5313, 5312, 5310, 5311 и 5309). Температура воды в верхнем перемешанном слое в эстуарии и в области внутреннего шельфа, находящегося под сильным воздействием речного стока, была ~10°C, на внешнем шельфе опускалась до 5°C (рис. 2). В области шельфа, недавно освободившейся от сезонного льда, и на внешнем шельфе были обнаружены “глубинные” скопления отмирающей популяции *Chaetoceros socialis*. Более 80% его клеток находились в виде спор. “Цветение” вида, вероятнее всего, началось подо льдом или сразу после схода сезонного льда. Опустившаяся на глубины 20–35 м популяция *C. socialis* в стадии активного спорообразования свидетельствовала об окончании периода весеннего “цветения” и начале поздневесенней фазы сезонной сукцессии. Многолетние исследования фитоплана нижнего течения и эстуария Оби [3, 13] показали, что вторая половина июля в се-

зонном аспекте является временем перехода пелагической системы этого района в летнюю стадию годового цикла. Таким образом, состояние среды и структурные параметры фитоценозов позволяют говорить, что полученный материал характеризует поздневесеннюю фазу сукцессии фитопланктона Обского эстуария, внутреннего и внешнего шельфа центральных районов Карского бассейна.

Анализ видовой структуры, количественных показателей, особенностей вертикального распределения фитопланктона позволил выделить фитоценозы, характерные для разных биотопов исследованной акватории. Подобные биотические и фитоценотические блоки (зоны) характерны для эстуариев и прилежащих районов морских шельфов и описаны для Обского эстуария и прилежащих районов Карского моря в период осенней фазы сукцессии [8, 9, 15, 23, 26, 27]. Сезонные отличия касаются гидрологических и гидрохимических характеристик, видового состава, обилия водорослей и положения границ фитоценозов.

На всей акватории в сезон исследования доминировали диатомеи, составляя от 75 до 99% общей численности и от 70 до 99% общей биомассы фитопланктона. Исключением была восточная часть внешней области эстуария Оби (станции 5325–5327) и станции 5320 и 5313 на мелководном шельфе, где в большом количестве были встречены *Eutreptia sp.* и клетки кокколитофорид (табл. 1, рис. 6). В осенний период диатомовые доминировали по численности только в опресненной эстуарной зоне. На остальной акватории от 27 до 57% составляли жгутиковые и от 3 до 32% динофлагелляты [15]. Доля зеленых водорослей в численности пресноводного фитоплана в осенний период была значительно выше, чем в поздневесенний – до 19 и <3%, соответственно.

Биотоп Обского эстуария (станции 5318–5324) в целом характеризует низкая соленость в поверхностном слое (<1 psu). В южной части эстуария (станции 5323 и 5324) высокое содержание нитратов и кремния наблюдалось во всей толще воды. Этот биотоп населяет пресноводный комплекс диатомей, в котором и в поздневесенний, и в осенний сезоны доминируют виды рода *Aulacoseira*. В области, занятой пресноводным фитопланктоном, в поздневесенний сезон можно выделить два участка. В южной части эстуария (станции 5324 и 5323) на фоне однородного вертикального распределения гидрофизических и гидрохимических характеристик зарегистрированы максимальные величины численности и биомассы фитопланктона (табл. 1, рис. 4). Они в 6 раз превосходили количественные характеристики фитоплана этого

**Таблица 2.** Численность ( $N \times 10^3$  кл/л), сырая биомасса ( $B_w$ , мг/л<sup>3</sup>), биомасса в углероде ( $B_c$ , мг/л<sup>3</sup>) в Обском эстуарии, на прилежащем мелководном шельфе и в глубоководной зоне Карского моря в раннелетний и осенний периоды сезонной сукцессии

Параметры	Зоны	Годы			
		2007 осень	2016	1999 осень <sup>1</sup>	2000 осень <sup>2</sup>
$N$	Опресненная зона	1500	8475		
		350	2340		
	Фронтальная зона	130	470		
	Мелководный шельф	130	1560		
$B_w$	Опресненная зона	1.4	10.7	6.0	1.5
		0.36	3.2	3.0	
	Фронтальная зона	0.17	0.73		0.3
	Мелководный шельф	0.19	0.8		
$B_c$	Опресненная зона	0.16	1.3		
		0.034	0.4		
	Фронтальная зона	0.014	0.055		
	Мелководный шельф	0.015	0.07		
$B_c$	Опресненная зона	0.075	0.03		
		0.0075	0.03		
	Глубоководная зона				0.1
	Глубоководная зона				

<sup>1</sup> Макаревич, 2007 [9].

<sup>2</sup> Матишев и др., 2001 [11].

района в осенний сезон (табл. 2). Поздней весной в популяциях доминирующих видов *Aulacoseira* наблюдался высокий процент делящихся клеток (>20%) и небольшой процент (<3%) мертвых клеток. В осенний период процент мертвых клеток в этой группе водорослей был существенно выше — ~50% [15]. Внешняя область эстуария (станции 5318–5321) отличались от внутренней появлением на станциях 5320 и 5321 слоя придонной высокосоленой воды; на северных станциях 5318 и 5319 формировался жесткий пикногалоклин на глубине ~5 м с градиентом солёности до 10–12 psu/м. Численность и биомасса фитопланктона снижались втрое по сравнению с внутренней областью эстуария (табл. 1, рис. 4). Во внешней области эстуария (станции 5318 и 5319) в вертикальном распределении фитопланктона наблюдалось два максимума: мощный поверхностный и относительно небольшой придонный. Оба максимума были образованы одними и теми же видами рода *Aulacoseira*. Основная часть клеток в нижнем максимуме имела видоизмененные хлоропласты и доля мертвых клеток составляла ~20%. Таким образом, во внешней области Обского эстуария на фоне формирования вертикальной стратификации водной толщи при сходных гидрохимических условиях и одинаковом видовом

составе произошли существенные изменения в ключевых характеристиках фитоценоза: численности, биомассе, вертикальном распределении и физиологическом состоянии клеток доминирующих пресноводных видов водорослей (рис. 4, 5). Это подтверждает высказанную нами ранее гипотезу: фитопланктонное сообщество внешней области Обского эстуария в основном формируется в результате “аутвеллинга”, т.е. переноса водорослей из внутренней пресноводной части, который сопровождается снижением обилия водорослей в результате отмирания и седиментации клеток при смене условий среды [15, 17]. В поздневесенний сезон в отличие от осеннего мы практически не встретили морских видов фитопланктона ниже градиентного слоя при относительно высокой солёности.

Специального внимания заслуживает ст. 5320 во внешней части Обского эстуария, где фитопланктонное сообщество кардинально отличалось от прилежащих районов. Основным компонентом фитопланктона здесь была *Eutreptia* sp. (табл. 1, рис. 6), а доля пресноводных видов *Aulacoseira* и *Asterionella formosa* не превышала 7.5 и 4.0% общей численности, соответственно. На этой же станции в придонном слое наблюдалось массовое развитие кокколитофорид, которые впер-

вые отмечены нами для Карского моря (рис. 6). Ст. 5320 отличалась от соседних станций и по гидрохимическим условиям – восьмикратным снижением концентрации нитратов (до <1.0 мкг-ат/л, рис. 3, 7) и трехкратным снижением содержания фосфатов (до 0.3 мкг-ат/л). Неизменной оставалась высокая концентрация кремния. Понять наблюдаемый локальный феномен помогают материалы, полученные на трех дополнительных станциях, выполненных восточнее основного разреза в широкой части эстуария (станции 5325, 5326, 5327; табл. 1, рис. 1, 6). На станциях 5326 и 5327, гидрофизическая структура и гидрохимические условия были близки к тем, которые наблюдались на ст. 5320. Анализ видового состава, соотношение численности и биомассы основных компонентов фитопланктона показали большое сходство этих станций между собой и со ст. 5320 (табл. 1, рис. 6). Полученные результаты позволяют предположить существование в восточной части внешней области Обского эстуария квазизамкнутой циркуляции, формирующей специфический по условиям локальный биотоп, с которым связано специфическое по характеристикам локальное фитопланктонное сообщество. Судя по тому, что в проведенных нами неоднократно исследованиях фитопланктона в позднелетнее и осеннее время мы не сталкивались с подобным явлением, формирование локальной квазизамкнутой циркуляции во внешней расширенной части Обского эстуария и связанного с ней специфического фитоценоза подвержены сезонной изменчивости. Анализ гидрохимической структуры в разных зонах Обского эстуария в период высокой (весенний сток) и низкой (осенний) воды показал струйность стокового течения и неоднородность химических условий на разрезах поперек эстуария в весенний сезон и перемешивание и выравнивание практически всех гидрохимических параметров в позднелетний и осенний сезоны [1]. В наибольшей степени вне влияния основного стокового течения находится восточная расширенная часть внешнего Обского эстуария [7]. В литературе встречаются примеры значимых различий в количественных характеристиках фитоценоза в разных участках створа Оби в нижнем течении [3]. Так, например, на створе поселок Яптик-Сале – мыс Кательникова (ниже впадения р. Таз) биомасса фитопланктона у левого берега Оби составляла 2.9 г/м<sup>3</sup>, в русле – 7.7 г/м<sup>3</sup>, у правого берега 10.5 г/м<sup>3</sup>. При существенных количественных различиях видовой состав фитопланктона был одинаков.

Граница, отделяющая биотоп Обского эстуария от биотопа прилегающего мелководного

шельфа, находилась между станциями 5318 и 5330, расположенными на расстоянии 16 км друг от друга. Наблюдаемые здесь существенные изменения гидрофизических и гидрохимических характеристик, свидетельствовали о том, что в районе 73° с.ш. в сезон исследований существовал хорошо выраженный фронтальный раздел. В области раздела соленость в верхнем перемешанном слое возрастала от 1 до 6 psu, в пять раз снижались концентрации фосфатов (до 0.09 мкг-ат/л) и нитратов (до 0.12 мкг-ат/л), в полтора раза снижалась концентрация взвеси (с 9 до 6 мг/л) и в 2–5 раз – численность и биомасса фитопланктона (табл. 1, рис. 4). В осенний сезон аналогичный фронтальный раздел располагался на полградуса южнее, при этом на фоне резкого возрастания солености изменения в содержании биогенных элементов были относительно небольшими. Снижение обилия фитопланктона в области внутреннего шельфа к северу от фронтального раздела (станции 5317, 5330, 5315, 5313) сопровождалось перестройкой видовой структуры. Пресноводный фитопланктон постепенно замещался морскими видами, главным образом родов *Chaetoceros* и *Thalassiosira*, и повсеместно присутствовали кокколитофориды. Их максимальная численность наблюдалась на ст. 5313, наиболее северной станции, где были встречены пресноводные виды. На всех станциях к северу от фронтального раздела в верхнем перемешанном слое отмечен поверхностный максимум обилия фитопланктона. При этом на южной ст. 5330 в непосредственной близости от фронтального раздела максимум создавали пресноводные виды *Aulacoseira ambigua*, *Fragillaria formosa*, *Cyclostephanos dubius*, на более северных станциях их замещали виды рода *Chaetoceros* (доминанты по числу клеток) и *Thalassiosira nordenskiöldii* (доминант по биомассе). Основным видом в поверхностном максимуме фитопланктона на станциях 5315 и 5313 был *C. wighamii*, который достигал численности  $1.2 \times 10^6$  кл/л. Придонный максимум в этой области шельфа был выражен слабо и представлен разными видами. На южных станциях 5330 и 5317 этот максимум почти на 100% состоял из отмирающих клеток пресноводных диатомей. На ст. 5315 в придонном максимуме по числу клеток доминировали виды *Chaetoceros* (47.5%), кокколитофориды (23.5%), но также присутствовали пресноводные *Aulacoseira* (22.5%). На ст. 5313, наиболее северной в этой области шельфа, придонный максимум отсутствовал. В осенний период во внутренней части мелководного шельфа в численности доминировали жгутиковые (~45%) и диатомовые (~30%), в биомассе динофлагелляты (~58%) и ди-

атомовые (~30%), а второй нижний максимум фитопланктона отсутствовал. Таким образом, именно область внутреннего шельфа с резкими изменениями солености, обедненная нитратами является биотопом, где происходят кардинальные изменения видового состава фитопланктона в широтном направлении.

Внешняя северная область мелководного шельфа (станции 5312–5309) в поздневесенний сезон представляла собой широкую зону с постепенным повышением солености до 25 psu в верхнем перемешанном слое, низкой концентрацией нитратов и снижением концентрации кремния со 100 до 20 мкг-ат/л. Эта область населена мелкоразмерными видами морских диатомей, что определяло относительно высокую численность и низкую биомассу фитопланктона (табл. 1). Вертикальное распределение фитопланктона характеризовалось двумя максимумами, в которых доминировали разные виды *Chaetoceros*. Поверхностный максимум связан с “цветением” мелкоразмерного *C. wighamii* ( $>1 \times 10^6$  кл/л). Более мощный глубинный максимум на всех станциях формировал *C. socialis*, популяция которого была на завершающей стадии “цветения”, о чем свидетельствовало большое количество спор.

Резкая биотопическая граница разделяла внутренний мелководный шельф с глубинами около 30–35 м (ст. 5309) и внешний шельф с глубинами 150–200 м (ст. 5308). Область внешнего шельфа характеризовалась высокой соленостью  $>30$  psu в верхнем перемешанном слое. Снижение концентрации взвеси до 0,2, против 2,3 мг/л на соседних станциях внутреннего мелководного шельфа определило опускание горизонта однопроцентной освещенности на глубину 35–40 м. На этой же глубине резко возрастали концентрации нитратов, фосфатов и кремния (рис. 3, 8). В этой области доминировали морские диатомовые водоросли, образуя глубинные максимумы на горизонте нутриклина, где благоприятные условия минерального питания сочетались с достаточной освещенностью (рис. 8). На ст. 5307 на глубине 35 м наблюдался максимум фитопланктона, в котором численность *Chaetoceros socialis* достигала  $3,7 \times 10^6$  кл/л, биомасса  $1,1$  г/м<sup>3</sup>, а численность и биомасса *Thalassiosira nordenskioldii*, соответственно  $4,0 \times 10^5$  кл/л и  $2,0$  г/м<sup>3</sup> (рис. 8). Популяция *T. nordenskioldii* была представлена длинноцепочечными колониями с большим числом делящихся клеток.

Для исследованного района, имеющего широтную протяженность более 5 градусов (~560 км) и включающего в себя области Обского эстуария и Карского шельфа, в разной степени подвержен-

ные воздействию речного стока, характерна широтная зональность в распределении гидрофизических и гидрохимических условий, положении фронтальных разделов, ограничивающих пелагические биотопы с определенными свойствами. Как показали настоящие исследования и наши предыдущие данные [15], эти свойства пелагической среды определяют зональность в структуре сообществ фитопланктона, которая четко проявляется поздней весной, летом и осенью и при этом демонстрирует очевидную сезонную изменчивость. Наиболее стабильным по видовому составу и отличающимся самыми высокими количественными показателями, при этом существенно меняющимися от сезона к сезону, является пресноводный фитоценоз. Этот фитоценоз населяет биотоп эстуария с соленостью  $<1$  psu во всем столбе воды или в верхнем перемешанном слое, с высоким содержанием нитратов, фосфатов и кремния, и малой протяженностью эвфотической зоны – 1,5–2 м.

В районе внешнего шельфа, где соленость в верхнем перемешанном слое превышает 30 psu, верхняя граница градиентного слоя заглублена до 30–40 м, условия минерального питания по азоту и фосфору близки к лимитирующим, состав фитоценоза определяется морскими видами водорослей. Опускание нижней границы эвфотической зоны до 25–35 м создает условия для активной вегетации водорослей на глубинах с достаточным минеральным питанием и формирования глубинного максимума фитопланктона. Для области внешнего шельфа характерна сезонная смена не только доминирующих видов, но и классов водорослей. В поздневесеннюю фазу сукцессии фитоценоз здесь состоит из морских диатомовых водорослей, которые формируют 75–99,8% общей численности клеток и 87–99% биомассы. В осенний сезон близкий вклад в фитопланктон давали диатомеи, жгутиковые и динофлагелляты [15].

Наибольшая пространственная и сезонная изменчивость фитоценоза характерна для области интенсивного взаимодействия речных и морских вод во внешней части Обского эстуария и на прилежащем мелководном шельфе. Это определяется изменчивостью гидрофизических и гидрохимических условий, пространственным положением фронтальных разделов, разделяющих акватории с различными условиями среды, которые зависят от сезонной интенсивности стока и ветровых условий [4, 16, 19]. Именно в этой зоне происходит кардинальная пространственная перестройка фитопланктонного сообщества: на смену пресноводным видам приходят морские, меняется вертикальное распределение водорослей. В южной



части этой области морские виды развиваются лишь в нижних слоях водной толщи с высокой соленостью; в северной части — с повышением солености в верхнем перемешанном слое до 15–25 psu становятся доминирующими во всем столбе воды.

Исследования проведены в рамках Госзадания № 0149-2018-0035. Работа выполнена при финансовой поддержке проектов РНФ № 14-50-00095 (полевые исследования) и РФФИ №16-05-00055 и № 16-05-00045 (обработка материалов и данных).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Артамонова К.В., Лапин С.А., Лукьянова О.Н. и др. Особенности гидрохимического режима Обской губы в период открытой воды // *Океанология*. 2013. Т. 53. № 3. С. 357–366
2. Бабич Д.Б., Большианов Д.Ю., Зайцев А.А. и др. Региональные особенности формирования эстуарно-дельтовых систем Арктического побережья Сибири // *Эстуарно-дельтовые системы России и Китая*. М.: ГЕОС, 2007. С. 112–240
3. Гаевский Н.А., Семенова Л.А., Матковский А.К. Трофический статус вод экосистемы Обско-Тазовской устьевой области по показателям фитопланктона // *Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения*. 2010. С. 170–179.
4. Зацепин А.Г., Завьялов П.О., Кременецкий В.В. и др. Поверхностный опресненный слой в Карском море // *Океанология*. 2010. Т. 50. № 5. С. 698–708.
5. Иванов В.В., Осипова И.В. Сток обских вод в море и его многолетняя изменчивость // *Тр. ААНИИ*. 1972. Т. 297. С. 86–91.
6. Киселев И.А. О флоре водорослей Обской Губы с приложением некоторых данных о водорослях нижней Оби и Иртыша // *Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока*. Новосибирск: Наука. Сиб. отд., 1970. Ч. I (13). С. 41–54.
7. Лапин С.А. Гидролого-гидрохимический режим фронтальной зоны Обской губы в период открытой воды // *Экосистема Карского моря — новые данные экспедиционных исследований*. Материалы научной конференции. 2015.
8. Макаревич П.Р. Фитопланктон Карского моря // *Планктон морей Западной Арктики*. Апатиты: КНЦ РАН, 1997. С. 51–65.
9. Макаревич П.Р. Планктонные альгоценозы эстуарных экосистем. М: Наука, 2007. 223 с.
10. Макаревич П.Р., Ларионов В.В., Дружков Н.В., Дружкова Е.И. Роль обского фитопланктона в формировании продуктивности Обь-Енисейского мелководья // *Экология*. 2003. № 2. С. 96–100.
11. Матишов Г.Г., Дружков Н.В., Макаревич П.Р., Ларионов В.В. Роль пресноводного фитопланктона в формировании области повышенной продуктивности на Обь-Енисейском мелководье // *Докл. РАН*. 2001. Т. 378. № 3. С. 424–426.
12. Никаноров А.М., Иванов В.В., Брызгалов В.А. Реки Российской Арктики в современных условиях ан-

- тропического воздействия. Ростов-на-Дону: Изд-во “НОК”, 2007. 271 с.
13. Семенова Л.Ф. Многолетние исследования фитопланктона нижней Оби // *Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения*. 2009. С. 163–173.
14. Суханова И.Н. Концентрирование фитопланктона в пробе // *Современные методы количественной оценки распределения морского планктона*. М.: Наука, 1983. С. 97–105.
15. Суханова И.Н., Флинт М.В., Мошаров С.А., Сергеева В.М. Структура сообществ фитопланктона и первичная продукция в Обском эстуарии и на прилегающем Карском шельфе // *Океанология*. 2010. Т. 50. № 5. С. 785–800.
16. Флинт М.В., Семенова Т.Н., Арашкевич Е.Г. и др. Структура зоопланктонных сообществ в области эстуарной фронтальной зоны реки Обь // *Океанология*. 2010. Т. 50. № 5. С. 809–822.
17. Dame R., Chrzanowski T., Bildstein K. et al. The outwelling hypothesis and North Inlet, South Carolina // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1986. V. 33. P. 217–229.
18. Deubel H., Engel M., Fetzer I. et al. The southern Kara Sea ecosystem: Phytoplankton, zooplankton and benthos communities influenced by river run-off // *Proc. Mar. Sci.* 2003. V. 6. P. 237–265.
19. Drits A.V., Pasternak A.F., Flint M.V. Distribution and Grazing of Dominant Zooplankton Species in the Ob Estuary: Influence of the Runoff Regime // *Estuaries and Coasts*. 2017. V.40. P.1082–1095
20. Futterer D.K., Galimov E.M. Siberian river run-off into the Kara Sea: Characterization, quantification, variability and environmental significance // *Proc. Mar. Sci.* 2003. V. 6. P. 1–9.
21. Gordeev V.V., Martin J.M., Sidorov I.S., Sidorova M.V. A reassessment of the Eurasian river input of water, sediment, major elements, and nutrients to the Arctic Ocean // *Amer. J. Sci.* 1996. V. 296. P. 664–691.
22. Ice Extent Data. National Snow and Ice Data Center. USA, 2007.
23. Makarevich P.R., Druzhkov N.V., Larionov V.V., Druzhkova E.I. The freshwater phytoplankton biomass and its role in the formation of a highly productive zone on the Ob-Yenisei shallows (southern Kara Sea) // *Proc. Mar. Sci.* 2003. V. 6. P. 185–195.
24. Menden-Deuer S., Lessard E. J. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms and other protist plankton // *Limnol. Oceanogr.* 2000. V. 45. № 3. P. 569–579.
25. Nothig E.M., Okolodkov Y., Larionov V.V., Druzhkova E.I. Phytoplankton distribution in the inner Kara Sea: A comparison of three summer investigations // *Proc. Mar. Sci.* 2003. V. 6. P. 163–185.
26. Rochford D.J. Classification of Australian estuarine systems // *Symposium on the Classification of Brackish Waters*. Arch. Oceanogr. Limnol., (Suppl.). 1959. № 11. P. 171–177.
27. Smayda T.J. The phytoplankton of estuaries // *Estuaries and Enclosed Seas*. Chapter 4. Amsterdam: Elsevier Scientific Publishing, 1983. P. 65–102.
28. Strathmann R.R. Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume, cell area or plasma volume // *Limnol. Oceanogr.* 1967. V. 12. № 3. P. 411–418.

## Phytocenoses of the Ob Estuary and Kara Sea Shelf in Late Spring Season

I. N. Sukhanova, M. V. Flint, E. G. Sakharova, A. V. Fedorov, P. N. Makkaveev, A. A. Nedospasov

Based on the material obtained in spring-summer season of 2016 composition and quantitative distribution of phytoplankton in Ob estuary and over the Kara Sea shelf were estimated. Latitudinal extent of the region exceed 5 degrees (~560 km) and it embraced areas with different impact of riverine discharge which formed latitudinal zoning in distribution of hydrophysical and hydrochemical conditions. These properties of the environment determined zoning in spatial structure of phytoplankton communities. The estuarine biotope with salinity <1 psu and high concentrations of nitrate, phosphate and silica was populated with freshwater phytocenosis which was stable in species composition and high quantitative characteristics, and dominated by *Aulacoseira* species. The most spatial and seasonal variability of phytoplankton was peculiar to the area of intensive interaction of fresh and marine waters in the outer part of Ob estuary and over adjacent shallow shelf where freshwater algae species were replaced by marine ones. Abrupt biotopic border separated shallow shelf with depths approximately 30–35 m and outer shelf with 150–200 m depths. Over the outer shelf the lower bound of euphotic zone descends to 25–35 m. At this depth in the conditions of sufficient nutrients concentration plankton algae actively vegetate, and form subsurface phytoplankton maximum.