

УДК 581.132:574.583

ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ И ХЛОРОФИЛЛА “а” В КАРСКОМ МОРЕ

© 2015 г. А. Б. Демидов, С. А. Мошаров

Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва

e-mail: demspa@rambler.ru

Поступила в редакцию 20.03.2014 г.

По материалам 3-х экосистемных экспедиций исследована вертикальная изменчивость первичной продукции (ПП) и хлорофилла “а” (Хл) в Карском море в осенний период. Максимальные величины Хл регистрировались обычно на поверхности (Хл₀). В водах с содержанием Хл₀ 0.1–0.5 мг/м³ отмечено гомогенное распределение в эвфотическом (1% фотосинтетически активной радиации) слое и близкое к линейному уменьшение Хл ниже этого слоя. При значениях Хл₀ > 0.5 мг/м³ уменьшение величин Хл в исследованном слое происходило линейно или экспоненциально. Подповерхностный хлорофильный максимум (ПХМ) был выражен слабо и отмечался в водах с содержанием Хл₀ от 0.1 до 0.5 мг/м³. Образование ПХМ в Карском море соответствовало общим для Мирового океана закономерностям. Устойчивость водного столба, содержание биогенов и уровень подводной освещенности оказывали приблизительно равное влияние на формирование ПХМ. Вклад ПХМ в ПП в столбе воды составлял от 1 до 27%. Произведена параметризация вертикальных профилей Хл в целях их использования в моделях расчета ПП в столбе воды. Максимум Хл на поверхности и незначительное проявление ПХМ в Карском море облегчает задачу оценки ПП в столбе воды по спутниковым данным с использованием моделей с вертикальным разрешением.

DOI: 10.7868/S0030157415040024

ВВЕДЕНИЕ

Спутниковый мониторинг является в последние четыре десятилетия одним из основных процессов наблюдения за пространственно-временной изменчивостью биогеохимических параметров поверхности океана. Поэтому утверждение о том, что широкомасштабная оценка уровня продуктивности морских экосистем возможна только с привлечением спутниковых данных, стало аксиомой. В то же время интерпретация и подходы к использованию данных дистанционного зондирования с помощью сканеров цвета океана нуждаются в совершенствовании. Так, актуальным в настоящее время продолжает оставаться разработка моделей расчета первичной продукции в столбе воды по биооптическим данным, полученным для поверхностного слоя океана и их верификация [13, 14, 23, 46, 47]. Ключевыми при этом являются исследования связей величин продукционных показателей фитопланктона на поверхности и в столбе воды, а также выявление характера их вертикального распределения. В отличие от поверхностных показателей, изучение особенностей вертикальных изменений продукционных характеристик возможно только в экспедиционных условиях.

При оценке первичной продукции в столбе воды (ПП_{фс}) важно знать, в какой степени данные о содержании Хл на поверхности (Хл₀) характери-

зуют содержание этого пигмента во всем фотосинтетическом слое и определяют тип его вертикального распределения. Принципы интерпретации данных о содержании Хл на поверхности основаны на выводе, указывающем на то, что концентрация Хл₀, во-первых, тесно связана с интегральной величиной в слое фотосинтеза (Хл_{фс}) и, во-вторых, определяет форму кривой вертикального распределения Хл. Последняя характеризуется наличием, степенью выраженности или отсутствием подповерхностного хлорофильного максимума (ПХМ) и зависит от трофического статуса вод, если за его показатель принимать концентрацию Хл₀ [36, 53].

ПХМ является характерным элементом кривой вертикального распределения Хл в стратифицированных водах [18]. Генезис его связывают с концентрацией фитопланктона в слое максимальных градиентов пикноклина поздней весной и летом после опускания на глубины весеннего “цветения” [50], а также с увеличением содержания Хл в клетках, связанным с хроматической адаптацией теневыносливой популяции внутриклине при еще достаточной для фотосинтеза освещенности [30]. Наличие ПХМ создает проблемы при оценке ПП_{фс} по спутниковым данным, получаемым лишь из приповерхностного слоя океана. В морях Арктики структура, функционирование и значение ПХМ исследовались в

основном в западном секторе региона [15, 17, 25, 39]. Недавно были проведены исследования закономерностей формирования и изменчивости ПХМ, а также проведены оценки его влияния на годовую интегральную первичную продукцию для всех морей Арктики [8, 9].

Следует отметить, что вертикальное распределение Хл и первичной продукции (ПП) изучалось, а выводы о связях уровня содержания Хл₀ с величинами в столбе воды и типами кривых были сделаны для вод так называемого первого оптического типа (Case I), характеристики которого формируются главным образом автохтонным веществом, в основном фитопланктоном [24, 31]. Карское море относится к водоемам второго оптического типа (Case II), на формирование оптических свойств которых решающее влияние оказывает аллохтонное взвешенное и растворенное органическое вещество, а также терригенная минеральная взвесь [1, 4]. Исследования особенностей вертикального распределения продукционных показателей фитопланктона в Арктических морях с таким типом вод практически не проводились. Поэтому вертикальные изменения Хл, ПП и определяющих их величин абиотических факторов в Карском море остаются наименее изученными [11, 27]. Ранее исследования касались только описания вертикальной изменчивости этих показателей на разрезах в различных районах моря [3, 5].

Таким образом, целями настоящей статьи авторы считают следующие: 1. Выделить типы вертикального распределения ПП и Хл в Карском море в зависимости от абиотических факторов (уровень подповерхностной облученности, содержание основных биогенных элементов, устойчивость водного столба). 2. Оценить вклад различных слоев столба воды в интегральные величины Хл и ПП. 3. Выявить зависимость формирования ПХМ от абиотических факторов. 4. Произвести осреднение и математическую аппроксимацию кривых вертикального распределения Хл в водах разной трофности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Источники данных и выделение акваторий с разным трофическим статусом. База данных, анализируемая в работе, была создана по материалам 3-х комплексных экосистемных экспедиций в Карское море: 49-й рейс НИС “Дмитрий Менделеев” (август–сентябрь 1993 г.), 54- и 59-й рейсы НИС “Академик Мстислав Келдыш” (сентябрь 2007 и сентябрь–октябрь 2011 гг. соответственно). Сводное описание районов исследований и местоположение станций приводятся в предыдущей работе [19]. В общей сложности содержание Хл исследовано на 113-ти, а измерения

величин первичной продукции было произведено на 85-ти станциях.

На основе имеющегося массива данных вертикальные профили Хл, первичной продукции и абиотических факторов (подповерхностная облученность в диапазоне фотосинтетически активной радиации (ФАР), плотность воды (σ_t), сумма нитритного и нитратного азота ($\text{NO}_2 + \text{NO}_3$) были распределены согласно трофическим грациям. В качестве показателя уровня продуктивности вод были выбраны величины содержания Хл на поверхности (Хл₀) [36, 53] в следующих диапазонах: 0.1–0.5 (I), 0.5–1.0 (II), 1.0–2.0 (III) и >2 (IV) мг/м³.

Как отмечено в предыдущих работах, касающихся исследований вертикального распределения Хл, стратифицированные и нестратифицированные воды должны рассматриваться отдельно [36, 53]. Показателем стратификации вод в этих работах служило отношение толщины слоя фотосинтеза ($H_{\text{фс}}$) к толщине верхнего перемешанного слоя (ВПС) ($H_{\text{фс}}/\text{ВПС}$). Стратифицированными считались воды с $H_{\text{фс}}/\text{ВПС} > 1$, а хорошо перемешанными – с $H_{\text{фс}}/\text{ВПС} < 1$. В осенний период, когда были проведены наши работы, большинство акваторий Карского моря характеризовались резким пикноклином в верхнем 10-метровом слое (ВПС = 7–10 м). Слой фотосинтеза, как правило, превышал толщину ВПС и составлял в среднем от 6 до 47 м в разных районах моря [19]. Поэтому мы сочли возможным отнести все исследованные воды к стратифицированному типу и классифицировать вертикальные профили ПП и Хл только по трофическим грациям.

Отбор проб и методы определения первичной продукции и содержания хлорофилла. Местоположение станций выбиралось по результатам гидрофизических и гидрооптических съемок, осуществлявшихся с помощью сканирующего мультипараметрического зонда “Рыбка” и проточного флуориметра, разработанных в ИО РАН. Горизонты отбора проб определялись после предварительного зондирования температуры, электропроводности и флуоресценции STD-зондами Seabird Electronics (SBE-19 и SBE-32).

Для определения содержания Хл пробы воды отбирали пластиковыми батометрами комплекса Carousel Water Sampler с 6–9-ти горизонтов верхнего 100-метрового слоя. Проба из поверхностного слоя на этих станциях отбиралась пластиковым ведром одновременно с замыканием батометров у поверхности.

В 49-м рейсе НИС “Дмитрий Менделеев” на 3-х станциях первичная продукция измерялась *in situ*. Для определения ПП на остальных станциях использовалась проба с поверхности, вертикальные профили Хл, подводной облученности и световые зависимости, полученные *in situ*.

В 54-м рейсе НИС “Академик Мстислав Келдыш” (2007 г.) пробы для определения первичной продукции были отобраны с горизонтов с облученностью, составлявшей 100, 75, 50, 25, 10, 5 и 2% от подповерхностной в диапазоне ФАР (I_0). В 59-м рейсе НИС “Академик Мстислав Келдыш” (2011 г.) отбор проб был произведен с горизонтов, на которых световые условия приблизительно соответствовали номинальному пропусканию флаконов с нейтральными светофильтрами 100, 78.7, 63.9, 48.7, 24.3, 5.8, 3.2, 2.2% от I_0 , входящих в комплект лабораторного инкубатора ICES.

Во всех экспедициях первичную продукцию измеряли при помощи радиоуглеродной модификации скляночного метода [49], при этом использовались различные схемы постановки опытов [19]. Определение содержания Хл проводили при помощи спектрофотометрического [33, 48] или флуориметрического [29, 32] методов.

Методы определения надводной и подводной облученности и гидрохимических показателей. Интенсивность надводной облученности измеряли с помощью пиранометра [3] или с использованием датчика падающей радиации в диапазоне ФАР LI-190SA (LI-COR). Результаты измерений автоматически интегрировались в блоке LI-1400 за пятиминутные интервалы (E_{in}/m^2) в течение дня и сохранялись во внутренней памяти блока. В последующем эти величины использовались для расчета интегральной величины падающей радиации за период экспозиции экспериментальных склянок при определении первичной продукции и за весь световой период для конкретной даты.

Показатель вертикального ослабления облученности (k_d) измеряли с помощью альфамера. При отсутствии подводных гидрооптических измерений величины k_d были рассчитаны по эмпирической зависимости показателя диффузного ослабления света от относительной прозрачности по диску Секки, полученной в августе–сентябре 1993 г. [19].

Пробы для определения рН, биогенных элементов (силикаты, фосфаты, формы азота) и щелочности отбирались в пластиковую посуду 0.5 л без консервации. При работе в водах с большим количеством взвешенного вещества (вода в губах и заливах, в зоне смешения речных и морских вод) пробы для определения биогенных элементов предварительно фильтровались через лавсановый ядерный фильтр с диаметром пор 1 мкм, производства ИО ЯИ г. Дубна. В пробах с заметной глазу окраской воды колориметрические определения минерального фосфора и силикатов велись по соответствующей методике [6, 7].

Определение общей титруемой щелочности (Alk) проводилось методом прямого титрования (метод Бруевича) с визуальным определением точки

конца титрования [7]. Определение содержания растворенного неорганического и валового фосфора (фосфаты), растворенного неорганического кремния (силикатов), нитритного азота (нитриты), нитратного азота (нитраты), аммонийного азота (ион аммония) проводилось колориметрически в соответствии с [6, 7].

Расчет содержания растворенной двуокиси углерода и различных форм растворенного неорганического углерода проводился рН-Alk методом по термодинамическим уравнениям карбонатного равновесия с применением концентрационных констант диссоциации угольной кислоты Роя [35] с поправками для вод со свойствами, отличными от морской воды [2, 34].

Статистический анализ и параметризация вертикальных профилей первичной продукции и хлорофилла. Осреднение вертикальных профилей ПП и Хл проводилось в пределах каждой трофической градации по 5-ти метровым слоям в верхнем 55-ти метровом столбе воды. Для сравнения средних профилей в водах различной продуктивности был использован метод двойного нормирования, согласно которому распределение значений $ПП_z/ПП_m$ и $Хл_z/Хл_m$ рассматривалось относительно оптических глубин ($\zeta = Zk_d$), где Z – геометрическая глубина, $ПП_z$ и $Хл_z$ – величины ПП и Хл на глубине Z , а $ПП_m$ и $Хл_m$ – максимальные их значения в столбе воды [27].

Вертикальные профили аппроксимировались кривой Гаусса, которая часто применяется для описания кривой вертикального распределения Хл [44]. Такой подход использовался в частности при расчете толщины ПХМ:

$$H = h/\sigma\sqrt{2\pi},$$

где H – концентрация Хл в слое максимума; h – интегральное содержание Хл в исследованном слое; σ – толщина слоя хлорофильного максимума, откуда

$$\sigma = h/H\sqrt{2\pi}.$$

Хорошо выраженным считался ПХМ, если отношение концентрации Хл в слое максимума к содержанию его на поверхности ($Хл_m/Хл_0$) было ≥ 1.15 [53].

За нижнюю границу исследованного слоя была условно принята величина в полтора раза превышающая слой фотосинтеза ($1.5H_{fc}$) [53]. Кроме этого, для оценки вклада в интегральные величины Хл были выбраны: слой, формирующий сигнал для спутникового сканера цвета ($Z = 1/k_d$), и ВПС. Нижнюю границу ВПС определяли визуально по кривым σ_t . В качестве показателя устойчивости водного столба была выбрана разность между σ_t на горизонтах 0 и 20 м ($\Delta\sigma_t = \sigma_t 20 - \sigma_t 0$). Глубина 20 м была выбрана нами как горизонт,

Таблица 1. Величины продукционных характеристик фитопланктона Карского моря в водах с различным трофическим уровнем

Показатель	Трофический уровень			
	0.1–0.5	0.5–1.0	1.0–2.0	>2.0
$X_{л_0}$	$\frac{0.37 \pm 0.1}{25}$	$\frac{0.74 \pm 0.12}{30}$	$\frac{1.35 \pm 0.21}{36}$	$\frac{3.39 \pm 1.13}{20}$
$X_{л_{фс}}$	$\frac{13.05 \pm 6.53}{21}$	$\frac{11.57 \pm 6.69}{22}$	$\frac{12.56 \pm 6.88}{24}$	$\frac{30.40 \pm 14.90}{17}$
$X_{л_z}$	$\frac{1.73 \pm 0.38}{24}$	$\frac{2.34 \pm 0.53}{29}$	$\frac{2.89 \pm 0.90}{32}$	$\frac{5.61 \pm 2.20}{19}$
$X_{л_{впс}}$	$\frac{3.27 \pm 1.57}{24}$	$\frac{5.09 \pm 2.57}{29}$	$\frac{8.02 \pm 4.66}{32}$	$\frac{33.03 \pm 28.56}{19}$
$X_{л_{1.5фс}}$	$\frac{16.21 \pm 7.51}{21}$	$\frac{13.27 \pm 7.82}{20}$	$\frac{14.76 \pm 7.74}{24}$	$\frac{39.33 \pm 22.90}{16}$
$ПП_0$	$\frac{4.41 \pm 2.72}{21}$	$\frac{6.36 \pm 4.70}{22}$	$\frac{24.08 \pm 47.18}{24}$	$\frac{53.28 \pm 31.26}{17}$
$ПП_{фс}$	$\frac{40 \pm 23}{21}$	$\frac{43 \pm 36}{22}$	$\frac{60 \pm 46}{24}$	$\frac{142 \pm 109}{17}$
$ПП_z$	$\frac{17 \pm 11}{21}$	$\frac{17 \pm 16}{22}$	$\frac{28 \pm 23}{24}$	$\frac{76 \pm 52}{16}$
$ПП_{впс}$	$\frac{23 \pm 13}{21}$	$\frac{25 \pm 20}{22}$	$\frac{41 \pm 33}{24}$	$\frac{145 \pm 104}{13}$
$AЧ_0$	$\frac{0.93 \pm 0.48}{21}$	$\frac{0.70 \pm 0.45}{22}$	$\frac{0.86 \pm 0.56}{24}$	$\frac{1.21 \pm 0.61}{17}$
$AЧ_m$	$\frac{1.03 \pm 0.57}{21}$	$\frac{1.09 \pm 1.89}{22}$	$\frac{0.96 \pm 0.60}{24}$	$\frac{1.21 \pm 0.61}{17}$
$H_{фс}$	$\frac{38 \pm 23}{21}$	$\frac{20 \pm 7}{22}$	$\frac{14 \pm 8}{24}$	$\frac{12 \pm 5}{17}$

Примечание. Районы различных трофических уровней выделены по содержанию $X_{л_0}$ ($\text{мг}/\text{м}^3$). В числителе приведены средние арифметические величины и стандартное отклонение, в знаменателе – количество измерений. Показатели: $X_{л_0}$ – концентрация $X_{л}$ на поверхности, $\text{мг}/\text{м}^3$; $X_{л_{фс}}$, $X_{л_{1.5фс}}$, $X_{л_z}$, $X_{л_{впс}}$ – суммарное содержание $X_{л}$ в слое фотосинтеза, в слое $1.5H_{фс}$, в слое Z ($1/k_d$) (пояснения в тексте) и верхнем перемешанном слое соответственно, $\text{мг}/\text{м}^2$; $ПП_0$ – первичная продукция на поверхности, $\text{мг С}/\text{м}^3$ в день; $ПП_{фс}$, $ПП_z$, $ПП_{впс}$ – интегральная первичная продукция в слое фотосинтеза, в слое Z и верхнем перемешанном слое соответственно, $\text{мг С}/\text{м}^2$ в день; $AЧ_0$, $AЧ_m$ – поверхностное и максимальное ассимиляционные числа соответственно, $\text{мг С}/\text{мг хл "а"}$ в час; $H_{фс}$ – толщина слоя фотосинтеза, м.

находящийся под слоем максимальных градиентов, ниже которого плотность воды, как правило, увеличивалась незначительно. Следует отметить, что в глубоководных районах Арктики для расчета $\Delta\sigma_t$ выбирался слой 0–80 м [51].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Характеристика акваторий разной трофности. К водам I и II-й трофических градаций (см. выше)

относятся в основном акватории в западном и восточном отрогах желоба Св. Анны и на юго-западе Карского моря. Воды III и IV-го трофических типов занимают район, находящийся под воздействием речного стока, а также Обский и Енисейский эстуарии [19].

В табл. 1 и 2 представлены статистические показатели продукционных характеристик фитопланктона и абиотических факторов для вод Кар-

Таблица 2. Величины некоторых абиотических факторов в водах Карского моря разного трофического уровня

Показатель	Трофический уровень			
	0.1–0.5	0.5–1.0	1.0–2.0	>2.0
k_d	$\frac{0.210 \pm 0.147}{25}$	$\frac{0.308 \pm 0.062}{30}$	$\frac{0.447 \pm 0.129}{36}$	$\frac{0.582 \pm 0.132}{19}$
Z	$\frac{5 \pm 1}{25}$	$\frac{3 \pm 1}{30}$	$\frac{2 \pm 1}{36}$	$\frac{2 \pm 1}{19}$
10%	$\frac{12 \pm 3}{25}$	$\frac{8 \pm 2}{30}$	$\frac{6 \pm 1}{36}$	$\frac{4 \pm 1}{19}$
1%	$\frac{23 \pm 5}{25}$	$\frac{16 \pm 4}{30}$	$\frac{11 \pm 3}{36}$	$\frac{8 \pm 3}{19}$
0.1%	$\frac{35 \pm 8}{25}$	$\frac{23 \pm 5}{30}$	$\frac{17 \pm 5}{36}$	$\frac{13 \pm 4}{19}$
I_0	$\frac{7.32 \pm 4.43}{23}$	$\frac{4.16 \pm 2.53}{16}$	$\frac{4.60 \pm 3.48}{15}$	$\frac{8.86 \pm 8.07}{16}$
PO_{4c}	$\frac{0.30 \pm 0.26}{18}$	$\frac{0.26 \pm 0.18}{22}$	$\frac{0.50 \pm 0.36}{21}$	$\frac{0.63 \pm 0.59}{16}$
$NO_2 + NO_{3c}$	$\frac{1.58 \pm 1.55}{21}$	$\frac{0.97 \pm 1.18}{22}$	$\frac{1.45 \pm 1.67}{21}$	$\frac{1.81 \pm 1.59}{17}$
$Si(OH)_{4c}$	$\frac{3.88 \pm 3.53}{21}$	$\frac{8.11 \pm 7.92}{22}$	$\frac{23.67 \pm 16.68}{21}$	$\frac{50.18 \pm 36.08}{17}$
NH_{4c}	$\frac{0.64 \pm 0.37}{13}$	$\frac{0.75 \pm 0.40}{22}$	$\frac{0.92 \pm 0.49}{16}$	$\frac{1.79 \pm 1.19}{15}$
$\Delta\sigma_t (\sigma_{t20} - \sigma_{t0})$	$\frac{14.82 \pm 19.78}{24}$	$\frac{21.44 \pm 23.62}{19}$	$\frac{21.19 \pm 21.28}{32}$	$\frac{19.12 \pm 15.17}{15}$
ВПС	$\frac{10 \pm 5}{25}$	$\frac{8 \pm 4}{30}$	$\frac{7 \pm 3}{36}$	$\frac{10 \pm 7}{20}$

Примечание. Районы различных трофических уровней выделены по содержанию $X_{л0}$ (mg/m^3). В числителе приведены средние арифметические величины и стандартное отклонение, в знаменателе – количество измерений. Показатели: k_d – коэффициент диффузного ослабления ФАР, m^{-1} ; Z – толщина слоя, генерирующего интегральный поток восходящего излучения в диапазоне ФАР, регистрируемый спутниковым сканером цвета ($1/k_d$), м; 10, 1 и 0.1% – глубины проникновения подповерхностной ФАР, м; I_0 – подповерхностная облученность в диапазоне ФАР, Ein/m^2 в день; PO_{4c} , $NO_2 + NO_{3c}$, $Si(OH)_{4c}$ и NH_{4c} – среднее содержание в слое фотосинтеза фосфатов, суммы нитритов и нитратов, растворенного кремния и аммонийного азота соответственно μM ; $\Delta\sigma_t (\sigma_{t20} - \sigma_{t0})$ – показатель устойчивости водного столба как разность между плотностями на горизонтах 20 и 0 м; ВПС – толщина верхнего перемешанного слоя, м.

ского моря разных трофических уровней. Средние величины ПП и $X_{л}$ закономерно увеличивались при повышении концентрации поверхностного хлорофилла. Менее выражена эта тенденция для интегральных значений $X_{л}$ в слое фотосинтеза ($X_{лфс}$) и в исследованном слое ($X_{л1.5фс}$). Для последних двух показателей значительное увеличение (в 2.4–2.7 раза) наблюдалось только при переходе от III к IV-й градации (табл. 1). Такая картина объясняется уменьшением слоя фотосинтеза

при увеличении содержания $X_{л}$ на поверхности и в толще воды.

При увеличении продуктивности акваторий значения оптических параметров, характеризующих слой воды, уменьшались (табл. 2). Величины средних в слое фотосинтеза фосфатов (PO_{4c}), растворенного кремния $Si(OH)_{4c}$ и аммонийного азота (NH_{4c}) увеличивались с повышением $X_{л0}$. Напротив, содержание суммы нитритного и нитратного азота не претерпевало существенных из-

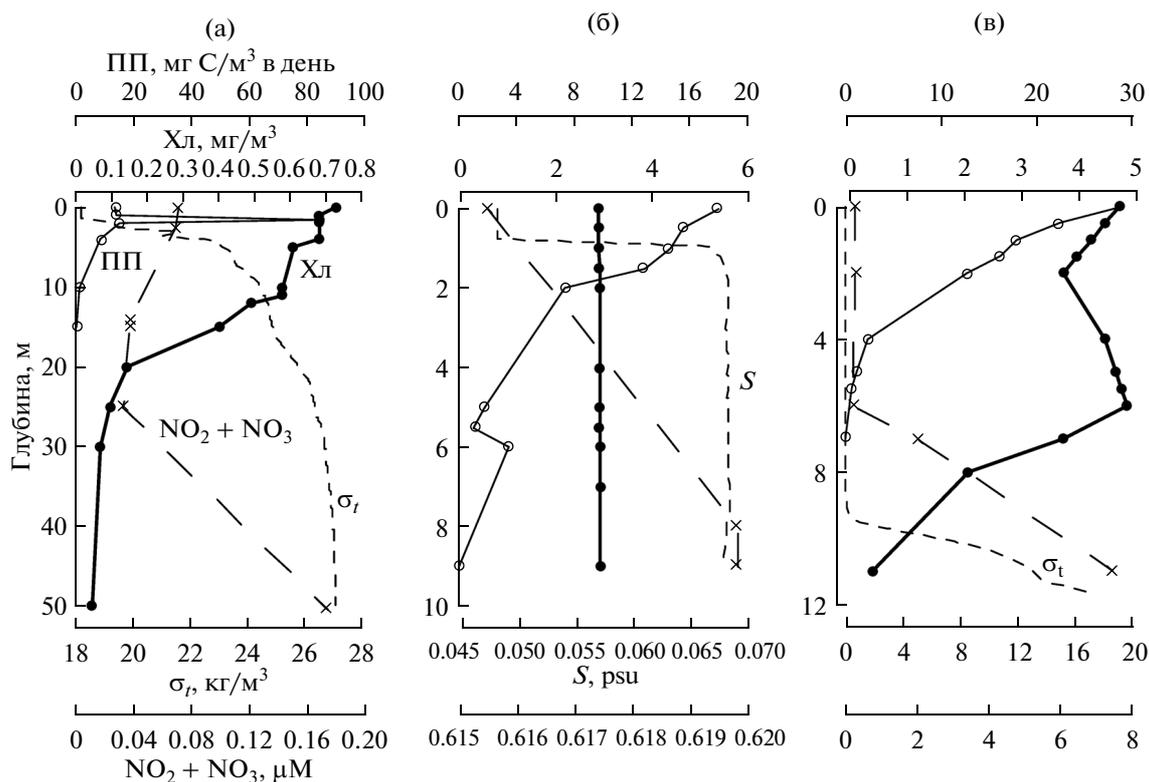


Рис. 1. Вертикальное распределение первичной продукции (ПП), хлорофилла (Хл), суммы нитритов и нитратов ($\text{NO}_2 + \text{NO}_3$), солености (S) и плотности воды (σ_t) в Карском море на станциях без выраженного хлорофильного максимума. (а) – 15.09.2011, Юго-западный район, глуб. 138 м, $72^\circ 20'$ с.ш.; $65^\circ 58'$ в.д., (б) – 19.09.2011, Приустьевой район эстуария Енисея, глуб. 13 м, $71^\circ 52'$ с.ш.; $82^\circ 12'$ в.д., (в) – 19.09.2011, средняя часть эстуария Енисея, глуб. 13 м, $72^\circ 10'$ с.ш.; $81^\circ 00'$ в.д.

менений при переходе от вод I к IV-ой градации (табл. 2). Толщина верхнего перемешанного слоя практически не менялась в водах I–IV трофических типов. Показатель устойчивости водного столба $\Delta\sigma_t$ был ниже в 1.3–1.5 раза в водах с содержанием Хл_0 0.1–0.5 $\text{мг}/\text{м}^3$ по сравнению с более продуктивными акваториями (табл. 2).

Вертикальное распределение хлорофилла и первичной продукции. Характерные кривые вертикального распределения Хл, ПП, суммы нитритного и нитратного азота и плотности воды представлены на рис. 1 и 2. В районах, где не удалось обнаружить четко выраженного ПХМ, вертикальное распределение Хл можно описать тремя типами кривых (рис. 1). На открытом шельфе юго-западного района (>100 м) максимум Хл был отмечен на поверхности, его содержание постепенно уменьшалось в слое максимальных градиентов пикноклина и оставалось практически неизменным под этим слоем. В приустьевой части эстуариев концентрация Хл равномерно распределялась в слое от поверхности до дна, в то время как в средней части эстуариев его содержание не менялось в ВПС и резко снижалось ниже этого слоя (рис. 1). ПХМ образовывался, как правило, в

слое максимальных градиентов пикноклина или сразу под ним на горизонтах, где происходило увеличение содержания $\text{NO}_2 + \text{NO}_3$ (рис. 2).

Кривые вертикального распределения первичной продукции были более однотипными по сравнению с профилями Хл. Максимум ПП регистрировался на поверхности или в слое 0–5 м. Ниже этого слоя значения ПП уменьшались с глубиной (рис. 1). Исключение составляли некоторые станции с четко выраженным ПХМ, на которых в этом слое образовывался вторичный максимум ПП (рис. 2). Глубина слоя фотосинтеза уменьшалась в среднем от 38 до 12 м при переходе от вод I к водам IV градации (табл. 1).

Для более полного понимания условий формирования первичной продукции в столбе воды мы считаем целесообразным представить осредненную картину вертикальных изменений ПП и Хл в регионах Карского моря с разным уровнем продуктивности (рис. 3). Средние величины ПП и Хл рассчитаны нами в пределах каждой трофической категории для 5-ти метровых слоев воды верхних 55 м. Осредненная картина вертикального распределения Хл свидетельствует, что ПХМ в водах Карского моря в осенний период выражен

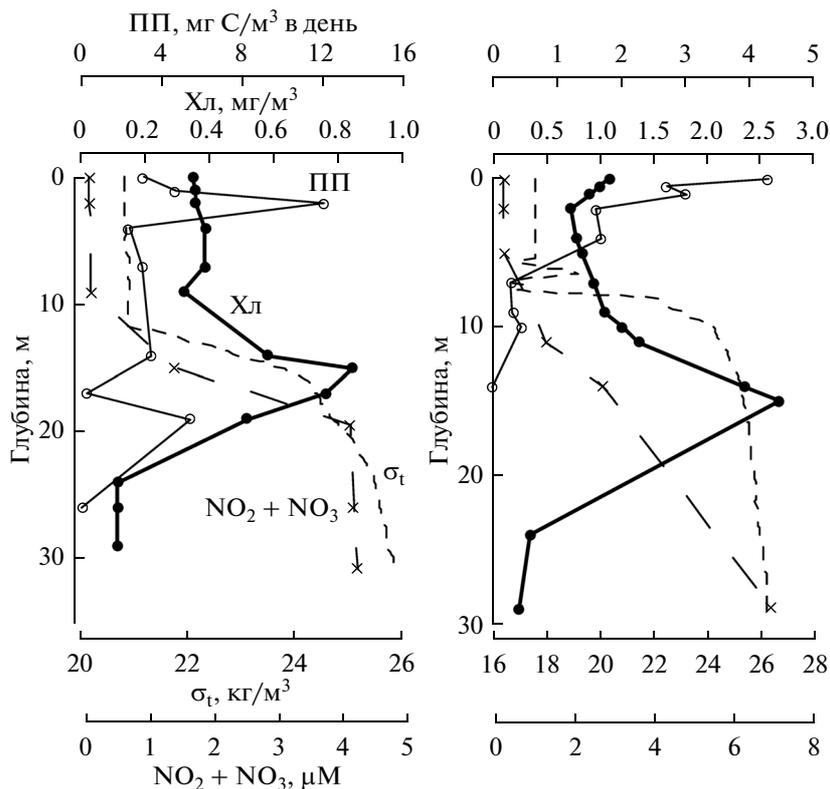


Рис. 2. Вертикальное распределение первичной продукции (ПП), хлорофилла (Хл), суммы нитритов и нитратов ($\text{NO}_2 + \text{NO}_3$) и плотности воды (σ_t) в Карском море на станциях с выраженным хлорофильным максимумом. (а) – 17.09.2011, шельфовый район, глуб. 32 м, $74^\circ 17'$ с.ш.; $78^\circ 37'$ в.д. (б) – 20.09.2011, шельфовый район, глуб. 29 м, $73^\circ 43'$ с.ш.; $79^\circ 24'$ в.д.

слабо. В водах I-го трофического типа ($\text{Хл}_0 = 0.1 - 0.5 \text{ мг/м}^3$) в слое 20–25 м зафиксирован незначительный ПХМ ($\text{Хл}_m/\text{Хл}_0 = 1.25$). Величина I_0 в этом слое была близка к 1% от подповерхностной ФАР (рис. 3). В водах II–IV трофических типов среднее содержание Хл в основном равномерно уменьшалось с глубиной. Максимум ПП зарегистрирован на поверхности, а вторичный пик для этих трофических категорий оказался не выраженным. Такой же вывод можно сделать и для вертикального распределения ассимиляционного числа. Оптимальные величины ассимиляционной активности фитопланктона фиксировались на разных станциях в пределах верхнего 5-ти метрового слоя. Следует отметить, что средние кривые вертикального распределения Хл далеко не всегда характеризуют картину для отдельных станций (рис. 1 и 2).

Послойное распределение первичной продукции и хлорофилла в водах разной трофности. В табл. 3 приведены результаты оценки вклада различных слоев в интегральные величины ПП и Хл. Интересующими нас слоями были: слой Z, формирующий сигнал для спутникового сканера цвета, равный $1/k_d$, ВПС и слой ниже фотосинтетического ($H_{1.5\text{фс}} - H_{\text{фс}}$). Интегральные величины ПП в слое

Z закономерно возрастали при увеличении продуктивности вод от 43 до 53% $\text{ПП}_{\text{фс}}$. Интегральное содержание Хл в этом слое (Хл_z) возрастало с 16% $\text{Хл}_{\text{фс}}$ в водах I-го трофического уровня до 28% в водах III-й градации. При значениях $\text{Хл}_0 > 2 \text{ мг/м}^3$ вклад Хл_z снизился до 21%, что можно объяснить уменьшением толщины слоя Z в водах эстуариев с высоким содержанием взвешенного и растворенного вещества (табл. 2). В верхнем перемешанном слое интегральные величины ПП и Хл закономерно возрастали с увеличением трофности вод. Вклад ВПС в $\text{ПП}_{\text{фс}}$ и $\text{Хл}_{\text{фс}}$ изменялся от 60 до 88% и от 30 до 67% соответственно. Содержание Хл ниже слоя фотосинтеза составляло от 17 до 22%, практически не изменяясь в зависимости от уровня трофности (табл. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Особенности вертикального распределения хлорофилла: образование ПХМ и его влияние на первичную продукцию в столбе воды. Общей закономерностью вертикального распределения Хл в стратифицированных водах первого оптического типа (Case I) является формирование ПХМ и увеличение глубины его залегания при уменьшении

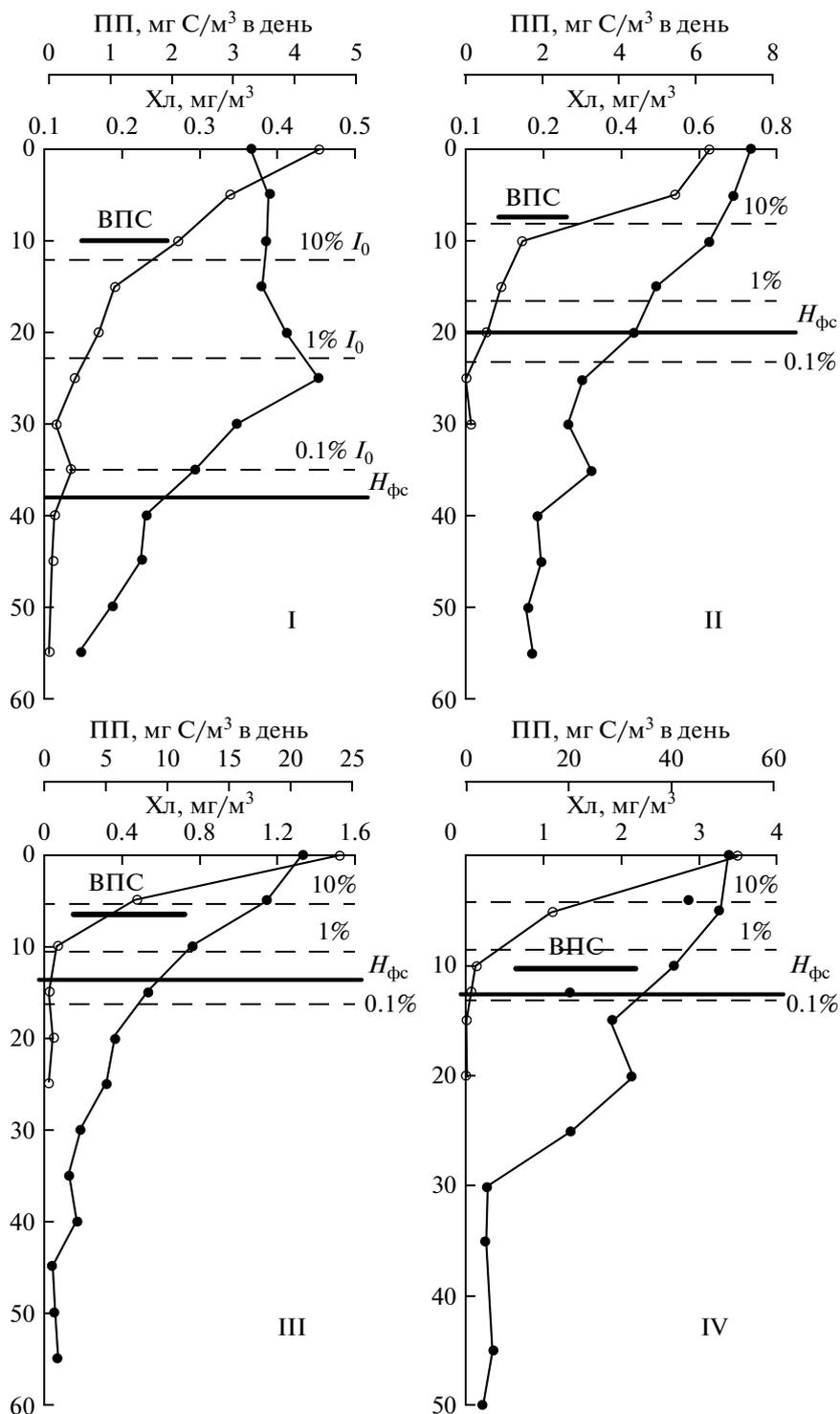


Рис. 3. Осредненные профили вертикального распределения первичной продукции (ПП) и хлорофилла (Хл), среднее положение границы верхнего перемешанного слоя (ВПС), слоя фотосинтеза ($H_{\text{фс}}$), 10, 1 и 0.1%-х уровней подводной облученности в диапазоне ФАР (I_0) в водах Карского моря с содержанием Хл_0 0.1–0.5 мг/м³ (I), 0.5–1.0 мг/м³ (II), 1.0–2.0 мг/м³ (III) и >2 мг/м³ (IV).

концентрации Хл на поверхности [36, 53]. Наши исследования показывают, что эта закономерность соблюдается и в водах второго оптического типа (Case II) с высокой концентрацией взвешен-

ного и растворенного вещества, к которому принадлежит большинство районов Карского моря. Имеющиеся данные не позволили выделить акватории с содержанием $\text{Хл}_0 < 0.1$ мг/м³, поэтому

Таблица 3. Относительное распределение ПП и Хл в слое Z, ВПС и ниже слоя фотосинтеза (пояснения в тексте) в разных по трофности водах Карского моря

Трофический уровень	Слой, м				
	Z (1/k _d)		ВПС		H _{1.5фс} – H _{фс}
	% от интегральной величины в слое фотосинтеза				
	Хл	ПП	Хл	ПП	$\Delta X_{л} = (\sum X_{л1.5фс} - X_{лфс}) / \sum X_{л1.5фс}$
0.1–0.5	16	43	30	60	20
0.5–1.0	25	47	51	66	20
1.0–2.0	28	52	58	78	17
>2.0	21	53	67	88	22

Примечание. Районы различных трофических уровней выделены по содержанию Хл₀ (мг/м³). H_{1.5фс} – H_{фс} – слой, расположенный между границами фотосинтетического и исследованного слоев, м; ΔХл – относительное содержание Хл ниже слоя фотосинтеза, %. Другие условные обозначения см. в тексте и в подписях к табл. 2.

остается открытым вопрос о форме кривой вертикального распределения Хл в водах Карского моря в условиях олиготрофии.

Анализ средних кривых вертикального распределения Хл в водах разной трофности позволяет сделать вывод о том, что ПХМ в Карском море выражен слабо и в основном при содержании Хл₀ от 0.1 до 0.5 мг/м³ (68% станций), а хлорофильный максимум регистрируется как правило на поверхности (рис. 4). Количество станций с выраженным ПХМ уменьшалось с возрастанием продуктивности вод (табл. 4) [19]. Слабое проявление Хл_м при осреднении вертикальных профилей объясняется как изменчивостью глубины залегания ПХМ, так и высокой вариабельностью величин Хл в толще воды. Из табл. 4 видно, что с общим увеличением Хл₀ глубина залегания ПХМ уменьшалась, а величина Хл_м, напротив, увеличивалась. Ранее такая же закономерность была отмечена для тропических и умеренных широт Мирового океана [36, 53] и морей Арктики [8]. Толщина ПХМ была максимальной в водах I-й трофической градации (в среднем 13 м) и менялась незначительно при увеличении продуктивности акватории, в то время как степень выраженности ПХМ (Хл_м/Хл₀) в целом уменьшалась. Следует отметить, что в водах с содержанием Хл₀ > 1 мг/м³ (III и IV градации) ПХМ был отмечен лишь на трех станциях (табл. 4).

Характер вертикального распределения хлорофилла, в частности наличие ПХМ, в морях Арктики может оказывать существенное влияние на годовую первичную продукцию в столбе воды, составляя 65–90% ее величины [38]. ПХМ может образовываться сразу после вскрытия льда [40–42, 52], а также в летний период после “цветения” и может способствовать образованию вторичных пиков первичной продукции или снижать эффект уменьшения ПП с глубиной [8, 11, 39]. Результа-

ты предыдущих расчетов показывают, что в Карском море вклад первичной продукции в слое ПХМ для вод разной трофности составил от 1 до 27% [19]. Проведенная оценка является актуальной с точки зрения использования вертикальных кривых Хл в моделях ПП Арктических морей [8, 11]. Интересно, что вклад хлорофильного максимума в интегральные величины Хл в исследованном слое при этом практически не изменялся (табл. 4). Наши результаты оказались близкими к полученным ранее в сентябре оценкам вклада ПХМ в ПП_{фс} для залива Баффина (5.1–15.8%), а также для моря Бофорта (20.4%) и Гренландского моря (16.6%) [8].

Особенности вертикального распределения Хл в Карском море отражены в характере зависимости Хл_{фс} с Хл₀ [19]. Слабая связь этих параметров (R² = 0.22) может служить подтверждением

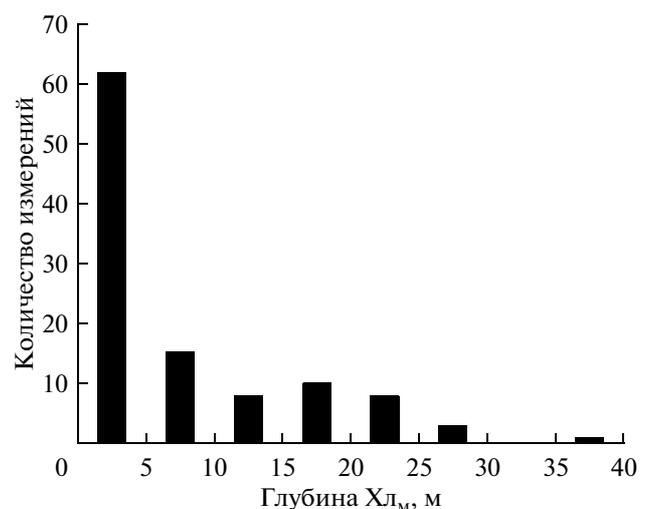


Рис. 4. Распределение частот встречаемости глубины залегания хлорофильного максимума (Хл_м).

Таблица 4. Характеристики хлорофильного максимума в водах Карского моря разной трофности [19]

Трофический уровень	Число станций с $X_{ЛМ}$	Кол-во ст. с $X_{ЛМ}$ в % от общего числа	Толщина слоя $X_{ЛМ}$, м	$X_{ЛМ}$, мг/м ³	Глубина залегания $X_{ЛМ}$, м	$X_{ЛМ}/X_{Л0}$	$\Sigma X_{ЛМ}/\Sigma X_{Л1.5фс}$, %	$\Sigma ПП_{М}/ПП_{Фс}$, %	Кол-во станций с хлорофильным максимумом ниже $H_{Фс}$
0.1–0.5	17	68	$\frac{6-28^{**}}{13}$	$\frac{0.29-1.26}{0.71}$	$\frac{9-40}{20}$	$\frac{1.22-3.56}{2.16}$	$\frac{30-39}{34}$	$\frac{5-46}{23}$	1
0.5–1.0	5	17	$\frac{4-6}{5}$	$\frac{0.71-1.73}{1.06}$	$\frac{8-30}{19}$	$\frac{1.22-1.90}{1.44}$	$\frac{33-40}{35}$	27	3
1.0–2.0	2	6	$\frac{4-5}{5}$	$\frac{2.20-2.68}{2.44}$	$\frac{8-15}{12}$	$\frac{1.51-2.45}{1.98}$	$\frac{33-35}{34}$	$\frac{1-13}{7}$	–
>2.0	1	5	5	2.93	9	1.15	37	1	–

Примечание. Районы различных трофических уровней выделены по содержанию $X_{Л0}$ (мг/м³). В числителе приведены лимиты изменчивости показателя, в знаменателе – средняя арифметическая величина. Показатели: $X_{Л0}$ и $X_{ЛМ}$ – содержание Хл на поверхности и максимальное в столбе воды соответственно, мг/м³; $\Sigma X_{ЛМ}$, $\Sigma X_{Л1.5фс}$ – интегральные величины Хл в слое максимума и в исследованном слое (1.5 $H_{Фс}$), мг/м²; $\Sigma ПП_{М}$ и $ПП_{Фс}$ – интегральная первичная продукция в слое хлорофильного максимума и в слое фотосинтеза, мг С/м² в день.

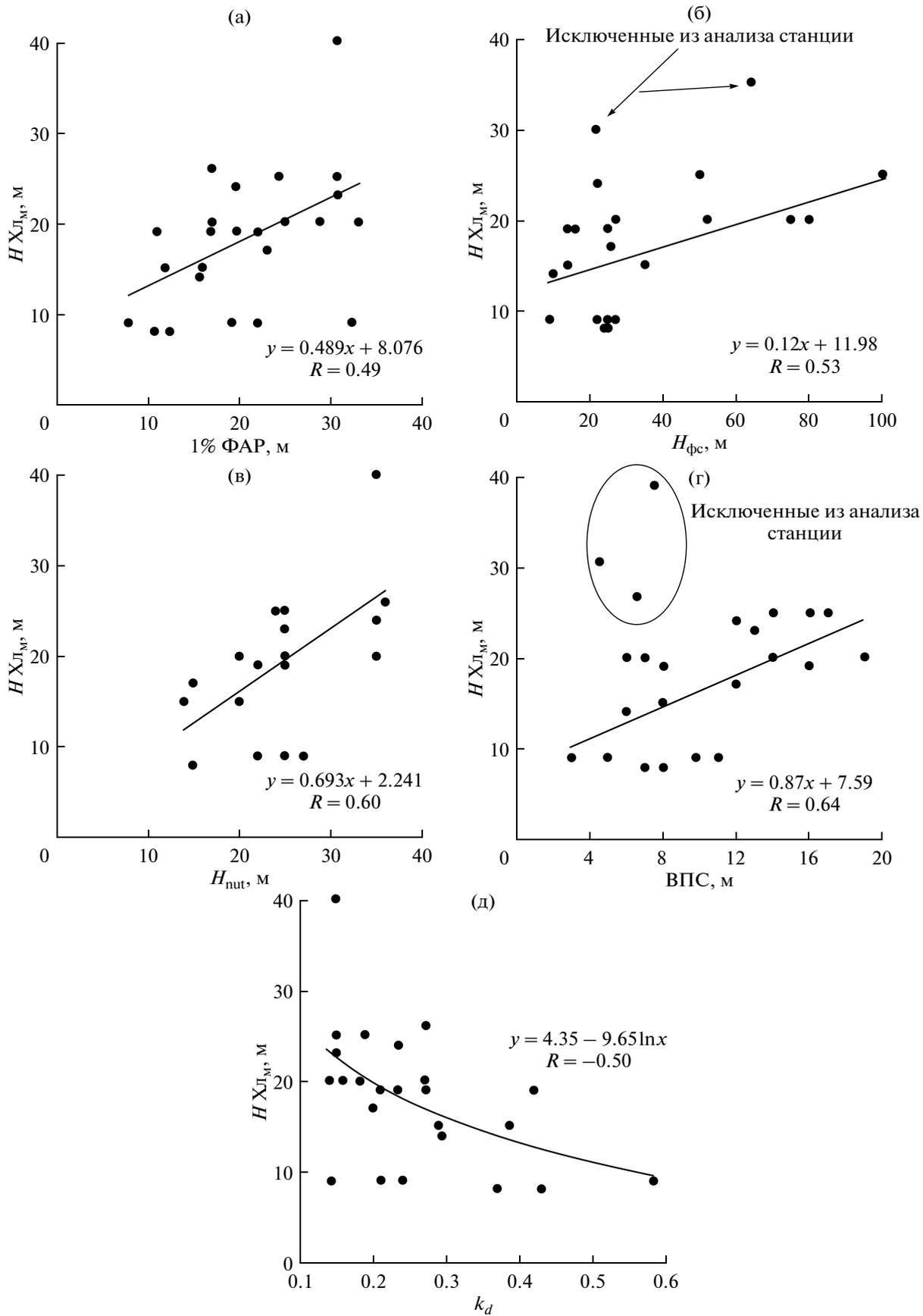
вывода о том, величины продукционных характеристик в поверхностном слое Карского моря не в полной степени характеризуют интегральные значения. В Карском море величины $X_{Лфс}$ всегда ниже при одних и тех же значениях $X_{Л0}$ [19] по сравнению с другими районами Мирового океана [36, 53]. Как было отмечено недавно Ардиной с соавторами, в Арктических морях корреляция между $X_{Л0}$ и $X_{Лфс}$ уменьшается в течение года и достигает минимальных значений после “цветения”, что может быть вызвано образованием ПХМ в этот период [8].

Для того чтобы определить закономерности образования ПХМ в водах Карского моря, необходимо рассмотреть связи глубины его залегания с абиотическими факторами. На рис. 5 видно, что глубина ПХМ приблизительно в равной степени зависела от оптических (1% уровень ФАР и k_d), гидрофизических (толщина ВПС) и гидрохимических (глубина нутриклина ($H_{нут}$)) показателей. Из этого можно сделать вывод о том, что образование ПХМ в Карском море, по-видимому, происходит в соответствии с общими для Арктических морей закономерностями: на верхней границе нутриклина при еще достаточной для

фотосинтеза освещенности, порядка 1% ФАР [9, 21, 25, 39, 45, 52]. Этот процесс происходит в период после “цветения” при исчерпании биогенов в ВПС. В олиготрофных районах Мирового океана формирование ПХМ часто связывают с увеличением содержания Хл в клетках фитопланктона вследствие фотоадаптации к низкой освещенности [18, 20, 30].

Взаимное расположение кривых ПП и $NO_2 + NO_3$ показывает, что верхняя граница нутриклина располагалась в пределах фотосинтетического слоя или близко к его нижней границе (рис. 1 и 2), а глубина залегания ПХМ напрямую зависела от толщины слоя фотосинтеза (рис. 5). Следует отметить, что концентрация $NO_2 + NO_3$ в нутриклинне на некоторых станциях могла быть ниже лимитирующих фотосинтез значений (<2 μM) [22], что могло препятствовать образованию ПХМ. Кроме $H_{нут}$ и световых условий, образование подповерхностного хлорофильного максимума в Карском море тесно связано со степенью устойчивости водного столба, на что указывает довольно высокая зависимость между ПХМ и толщиной ВПС ($R = 0.64$) (рис. 5), в отли-

Рис. 5. (а) – Зависимости глубины хлорофильного максимума ($H_{X_{ЛМ}}$) от глубины 1%-го уровня подповерхностной облученности в диапазоне ФАР; (б) – толщины слоя фотосинтеза ($H_{Фс}$); (в) – глубины верхней границы нутриклина ($H_{нут}$); (г) – толщины верхнего перемешанного слоя (ВПС) и (д) – коэффициента диффузного ослабления света (k_d). Станции, исключенные из анализа, были расположены в эстуарных водах с аномально низкой прозрачностью и сильным распределением узкого поверхностного слоя.



чие от других районов Арктики, где ПХМ часто может располагаться ниже ВПС [39].

Таким образом, на образование ПХМ в Карском море в летний и осенний сезоны может оказывать влияние комплекс причин. Равносильное влияние сразу нескольких абиотических факторов на образование ПХМ может быть связано с наличием резкой соленосной стратификации и низкой прозрачности вод, которые приводят к неглубокому положению нутриклина и небольшой толщине слоя фотосинтеза. Выделение доминирующего фактора при этом довольно сложно и должно быть выполнено на более обширном материале. Можно лишь предположить, что, как и в целом для Мирового океана, уменьшение трофности вод должно приводить к увеличению глубины залегания ПХМ соответственно заглуплению H_{nut} и 1% ФАР.

В предыдущих работах показано, что наличие ПХМ в морях Арктики является характерной особенностью вертикального распределения фитопланктона в свободный ото льда период года [12, 26, 37, 39, 52]. В масштабах Мирового океана ПХМ обычно присутствует в стратифицированных водах I-го оптического типа, а степень его выраженности зависит от уровня продуктивности, показателем которой является содержание X_{l_0} [36, 53]. В арктических морях отсутствие ПХМ было отмечено недалеко от впадения рек и на мелководных станциях (<100 м) при интенсивном перемешивании [39]. В Гренландском и Норвежском морях также было отмечено отсутствие или неглубокое (20 м) залегание ПХМ, что объяснялось преобладанием температурной стратификации, в отличие от большинства других районов Арктики, в которых доминирует соленосная стратификация [8, 16].

Анализ имеющихся данных о вертикальном распределении Хл в Карском море позволяет прийти к заключению, что благоприятный для образования ПХМ гидролого-гидрохимический режим в осенний период в малой степени способствовал его образованию. Причиной этому может быть малая прозрачность воды из-за высокой концентрации взвешенного и растворенного вещества и низкий уровень приходящей солнечной радиации в конце вегетационного сезона [19]. Наличие максимума Хл на поверхности и незначительное проявление ПХМ в Карском море облегчает задачу оценки ПП в столбе воды по спутниковым данным с использованием моделей с вертикальным разрешением.

Вертикальное распределение хлорофилла в моделях интегральной первичной продукции Карского моря. Один из подходов к учету вертикального распределения Хл в моделях первичной продукции арктических морей заключается в допущении одинаковых величин его концентрации в преде-

лах ВПС и их экспоненциального уменьшения ниже этого слоя [43]. При другом подходе, помимо такого типа вертикальной кривой, допускается гомогенное распределение Хл вплоть до границы эвфотической зоны [28]. Такие кривые в общих чертах описывают зимне-весеннюю вертикальную структуру сообществ арктического фитопланктона. В целом для арктических морей ошибки в оценке ПП, вызванные пропуском формирующегося после “цветения” подповерхностного максимума Хл, возрастают от 0.2% в январе до 16% в июле и составляют в среднем приблизительно 8% для годовой ПП_{фс}. Для олиготрофных районов (море Бофорта) отмечено, что вклад ПХМ в годовую первичную продукцию в столбе воды может быть значительным (65–90%) [38]. При использовании спутниковых данных занижение ПП из-за ПХМ сглаживается завышением содержания X_{l_0} , рассчитываемым по косвенным оптическим данным сканера цвета океана, вызванным высокой концентрацией растворенной органики в водах арктических морей. Суммарная ошибка при этом составляет <1% для годовой ПП всего арктического бассейна [11]. Такая же ошибка рассчитана и для Карского моря, при этом отмечается немногочисленность данных для морей восточной Арктики [10]. Очевидно, что корректный учет вертикального распределения Хл в моделях ПП должен предполагать, во-первых, региональный подход и, во-вторых, дифференциацию кривых хлорофилла в водах разной продуктивности.

В настоящей работе впервые проводится параметризация вертикальных профилей Хл Карского моря для дальнейшего их использования в моделях расчета интегральной первичной продукции по спутниковым данным. Один из подходов при таком анализе заключается в получении средних нормализованных профилей ПП и Хл для вод с разным трофическим статусом. Из табл. 5 видно, что вертикальные профили Хл аппроксимируются с высокими коэффициентами детерминации линейно в водах I и IV-й градаций и экспоненциально для акваторий II и III-й градаций. Интересно, что при величинах $X_{l_0} > 0.5 \text{ мг/м}^3$ содержание Хл непрерывно убывает с глубиной и лишь при сравнительно низких концентрациях поверхностного Хл ($0.1\text{--}0.5 \text{ мг/м}^3$) остается близким к постоянному в эвфотическом слое (рис. 3). Принципиальным моментом является то, что максимум Хл фиксируется на поверхности (II–IV градации) либо в приповерхностном слое (I-я градация), т.е. $X_{l_m} \approx X_{l_0}$. Такая картина вертикального распределения Хл, полученная в региональном масштабе, отличается от принятых представлений, учитываемых в оценке ПП_{фс} других акваторий Арктики и бассейна в целом [28, 43].

Таблица 5. Параметры зависимостей $y = a + bx$ и $y = a + b \ln x$ значений концентрации хлорофилла, нормализованных по максимальной величине в слое фотосинтеза ($X_{л_{отн}} = X_{л_z}/X_{л_m}$), от оптической глубины (ζ)

Трофический уровень	x	y	a	b	R^2
0.1–0.5 (в пределах эвфотического слоя)	ζ	$X_{л_{отн}}$	–68.96	105.02	0.65
0.1–0.5 (ниже эвфотического слоя)	ζ	$X_{л_{отн}}$	–19.95	17.47	0.89
0.5–1.0	ζ	$\ln X_{л_{отн}}$	–0.08	–8.90	0.92
1.0–2.0	ζ	$\ln X_{л_{отн}}$	0.05	–6.52	0.93
>2.0	ζ	$X_{л_{отн}}$	18.02	–20.20	0.96

Примечание. Трофические уровни выделены по содержанию $X_{л_0}$ (мг/м³).

y – зависимая переменная; x – независимая переменная; a и b – коэффициенты в уравнении регрессии; R^2 – коэффициент детерминации.

При расчете ПП_{инт} по спутниковым данным для перехода от относительных величин и оптической глубины к абсолютным значениям X_l по горизонтам и к геометрической глубине необходимы величины $X_{л_0}$ и k_d . Следует отметить, что в модельных расчетах используется величина X_l в слое, формирующем сигнал восходящего излучения ($1/k_d$). Регрессионный анализ показал, что в Карском море средняя величина X_l в слое $1/k_d$ хорошо коррелирует с поверхностным хлорофиллом ($R^2 = 0.99$; slope = 0.98; $N = 104$) [19]. Таким образом, по величинам $X_{л_0}$ и k_d могут быть восстановлены вертикальные профили X_l . На следующем этапе для расчета ПП необходимы спутниковые данные о приходящей солнечной радиации и зависимости величины ассимиляционного числа (АЧ) от подводной облученности в диапазоне ФАР.

Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда (грант № 14-17-00681), РФФИ (гранты № 13-05-00029 и № 14-05-05003) и Программы 23 Президиума РАН (проект 9.5).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Буренков В.И., Гольдин Ю.А., Кравчишина М.Д. Распределения концентрации взвеси в Карском море в сентябре 2007 г. по судовым и спутниковым данным // *Океанология*. 2010. Т. 50. № 5. С. 842–849.
2. Бычков А.С., Павлова Г.Ю., Кропотов В.А. Карбонатная система // *Химия морской воды и аутигенное минералообразование*. М.: Наука, 1989. С. 49–111.
3. Ведерников В.И., Демидов А.Б., Судьбин А.И. Первичная продукция и хлорофилл в Карском море в сентябре 1993 г. // *Океанология*. 1994. Т. 34. № 5. С. 693–703.
4. Кузнецова О.А., Копелевич О.В., Шеберстов С.В. и др. Оценка концентрации хлорофилла в Карском море по данным спутникового сканера MODIS-AQUA // *Исследование Земли из космоса*. 2013. № 5. С. 21–31.
5. Мошаров С.А. Распределение первичной продукции и хлорофилла “а” в Карском море в сентябре 2007 г. // *Океанология*. 2010. Т. 50. № 6. С. 933–941.

6. Руководство по химическому анализу морских вод. РД 52.10.242-92. СПб.: Гидрометеоздат, 1993. 264 с.
7. Современные методы гидрохимических исследований океана / Ред. Бордовский О.К., Иваненков В.Н. М.: ИО АН СССР, 1992. 198 с.
8. Ardyna M., Babin M., Gosselin M. et al. Parameterization of vertical chlorophyll a in the Arctic Ocean: impact of the subsurface chlorophyll maximum on regional, seasonal and annual primary production estimates // *Biogeosciences*. 2013. V. 10. № 3. P. 1345–1399.
9. Ardyna M., Gosselin M., Michel C. et al. Environmental forcing of phytoplankton community structure and function in the Canadian High Arctic: contrasting oligotrophic and eutrophic regions // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2011. V. 442. P. 37–57.
10. Arrigo K.R., van Dijken G.L. Secular trends in Arctic Ocean net primary production // *J. Geophys. Res.* 2011. V. 116. C09011. doi: 10.1029/2011JC007151.
11. Arrigo K.R., Matrai P.A., van Dijken G.L. Primary productivity in the Arctic Ocean: Impacts of complex optical properties and subsurface chlorophyll maxima on large-scale estimates // *J. Geophys. Res.* 2011. V. 116. C11022, doi: 10.1029/2011JC007273.
12. Booth B.C., Larouche P., Belanger S. et al. Dynamics of *Chaetoceros socialis* in the North Water // *Deep-Sea Res. II*. 2002. V. 49. № 22–23. P. 5003–5025.
13. Campbell J., Antoine D., Armstrong R. et al. Comparison of algorithms for estimating ocean primary production from surface chlorophyll, temperature and irradiance // *Global Biogeochem. Cycles*. 2002. V. 16. № 3 doi: 10.1029/2001GB001444.
14. Carr M.-E., Friedrichs M.A.M., Schmeltz M. et al. A comparison of global estimates of marine primary production from ocean color // *Deep-Sea Res. II*. 2006. V. 53. № 5–7. P. 741–770.
15. Carmack E.C., Macdonald R.W., Jasper S. Phytoplankton productivity on the Canadian Shelf of the Beaufort Sea // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2004. V. 277. P. 37–50.
16. Carmack E.C., Wassmann P. Food webs and physical-biological coupling on pan-Arctic shelves: Unifying concepts and comprehensive perspectives // *Progr. Oceanogr.* 2006. V. 71. P. 446–477.
17. Cota G.F., Pomeroy L.R., Harrison W.G. et al. Nutrients, primary production and microbial heterotrophy in the southeastern Chukchi Sea: Arctic summer nutri-

- ent depletion and heterotrophy // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1996. V. 135. P. 247–258.
18. *Cullen J.J.* The deep chlorophyll maximum: comparing vertical profiles of chlorophyll *a* // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1982. V. 39. P. 791–803.
 19. *Demidov A.B., Mosharov S.A., Makkaveev P.N.* Patterns of the Kara Sea primary production in autumn: Biotic and abiotic forcing of subsurface layer // *J. Mar. Sys.* 2014. V. 132. P. 130–149.
 20. *Fennel K., Boss E.* Subsurface maxima of phytoplankton and chlorophyll: Steady-state solutions from a simple model // *Limnol. and Oceanogr.* 2003. V. 48. № 4. P. 1521–1534.
 21. *Ferland J., Gosselin M., Starr M.* Environmental control of summer primary production in the Hudson Bay system: The role of stratification // *J. Mar. Sys.* 2011. V. 88. P. 385–400.
 22. *Fisher T.R., Peele E.R., Ammerman J.W., Harding L.W.J.* Nutrient limitation of phytoplankton in Chesapeake Bay // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1992. V. 82. P. 51–63.
 23. *Friedrichs M.A.M., Carr M.-E., Barber R.T. et al.* Assessing the uncertainties of model estimates of primary productivity in the tropical Pacific Ocean // *J. Marine Systems.* 2009. V. 76. № 1–2. P. 113–133.
 24. *Gordon H.G., Morel A.* Remote assessment of ocean color for interpretation of satellite visible imagery: a review. New York: Springer, 1983. 114 p.
 25. *Hill V., Cota G.* Spatial patterns of primary production on the shelf, slope and basin of the Western Arctic in 2002 // *Deep-Sea Res. II.* 2005. V. 57. № 24–26. P. 3344–3354.
 26. *Hill V., Cota G., Stockwell D.* Spring and summer phytoplankton communities in the Chukchi and Eastern Beaufort Seas // *Deep-Sea Res. II.* 2005. V. 52. № 24–26. P. 3369–3385.
 27. *Hill V.J., Matrai P.A., Olson E. et al.* Synthesis of integrated primary production in the Arctic Ocean: II. *In situ* and remotely sensed estimates // *Progr. Oceanogr.* 2013. V. 110. P. 107–125.
 28. *Hill V.J., Zimmerman R.C.* Estimates of primary production by remote sensing in the Arctic Ocean: Assessment of accuracy with passive and active sensors // *Deep-Sea Res. I.* 2010. V. 57. № 10. P. 1243–1254.
 29. *Holm-Hansen O., Riemann B.* Chlorophyll a determination: improvements in methodology // *Oikos.* 1978. V. 30. P. 438–447.
 30. *Huisman J., Pham Thi N.N., Karl D.M., Sommeijer B.* Reduced mixing generates oscillation and chaos in the oceanic deep chlorophyll maximum // *Nature.* 2006. V. 439. P. 322–325.
 31. *Jerlov H.G.* Optical oceanography. New York: Elsevier, 1968. 194 p.
 32. JGOFS (Joint Global Ocean Flux Study Protocols). 1994. Protocols for the Joint Global Ocean Flux Study Protocols (JGOFS). Core Meas, Manual Guides. P. 119–122.
 33. *Jeffrey S.W., Humphrey G.F.* New spectrophotometric equations for determining chlorophylls *a*, *b*, *c*₁ and *c*₂ in higher plants, algae and natural phytoplankton // *Biochem. und Physiol. Pflanz.* 1975. Bd. 167. № 2. P. 191–194.
 34. *Makkaveev P.N.* The total alkalinity in the anoxic waters of the Black sea and in sea-river mixture zones. Intergovernmental Oceanographic Commission. Joint IOC-JGOFS CO₂ Advisory Panel Meeting. Seven Session. Annex V. UNESCO, 1998.
 35. *Millero F.J.* Thermodynamics of the carbon dioxide system in oceans // *Geochim. et Cosmochim. Acta.* 1995. V.59. № 4. P. 661–677.
 36. *Morel A., Berthon J.-F.* Surface pigments, algal biomass profiles, and potential production of the euphotic layer: Relationships reinvestigated in view of remote-sensing applications // *Limnol. Oceanogr.* 1989. V. 34. № 1. P. 1545–1562.
 37. *McLaughlin F.A., Carmack E.C.* Deepening of the nutricline and chlorophyll maximum in the Canada Basin interior, 2003–2009 // *Geophys. Res. Lett.* 2010. V. 37. L24602, doi: 10.1029/2010GL045459.
 38. *Martin J., Dumont D., Tremblay J.-E.* Contribution of subsurface chlorophyll maxima to primary production in the coastal Beaufort Sea (Canadian Arctic): A model assessment // *J. Geophys. Res.* 2013. V. 118. № 11. P. 5873–6318.
 39. *Martin J., Tremblay J.-E., Gagnon J. et al.* Prevalence, structure and properties of subsurface chlorophyll maxima in Canadian Arctic waters // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2010. V. 412. P. 69–84.
 40. *Martin J., Tremblay J.-E., Price N.M.* Nutritive and photosynthetic ecology of subsurface chlorophyll maxima in Canadian Arctic waters // *Biogeosciences.* 2012. V. 9. № 12. P. 5353–5371.
 41. *Mundy C.-J., Gosselin M., Ehn J. et al.* Contribution of under-ice primary production to an ice-edge upwelling phytoplankton bloom in the Canadian Beaufort Sea // *Geophys. Res. Lett.* 2009. V. 36. L17601. doi: 10.1029/12009GL038837.
 42. *Palmer M., Arrigo K., Mundy C.-J. et al.* Spatial and temporal variation of photosynthetic parameters in natural phytoplankton assemblages in the Beaufort Sea, Canadian Arctic // *Polar Biol.* 2011. V. 34. № 12. P. 1915–1928.
 43. *Pabi S., van Dijken G.L., Arrigo K.R.* Primary production in the Arctic Ocean, 1998–2006 // *J. Geophys. Res.* 2008. V. 113. C08005. doi: 10.1029/2007/JC004578.
 44. *Platt T., Sathyendranath S., Ulloa O. et al.* Ocean primary production and available light: further algorithms for remote sensing // *Deep-Sea Res. I.* 1988. V. 35. P. 855–879.
 45. *Rysgaard S.R., Nielsen T.G., Hansen B.W.* Seasonal variation in nutrients, pelagic primary production and grazing in a high-Arctic coastal marine ecosystem, Young Sound, Northeast Greenland // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1999. V. 179. P. 13–25.
 46. *Saba V.S., Friedrichs M.A.M., Carr M.-E. et al.* Challenges of modeling depth-integrated marine primary productivity over multiple decades: A case study at BATS and HOT // *Global Biogeochem. Cycles.* 2010. V. 24. № 3 doi: 10.1029/2009GB003655.
 47. *Saba V.S., Friedrichs M.A.M., Antoine D. et al.* An evaluation of ocean color model estimates of marine primary productivity in coastal and pelagic regions across the globe // *Biogeosciences.* 2011. V. 8. P. 489–503.

48. SCOR–UNESCO. Report of SCOR–UNESCO working group 17 on determination of photosynthetic pigments in Sea Water. Monography of Oceanography Methodology. 1966. V. 1. UNESCO, Paris. P. 9–18.
49. *Stemann Nielsen E.* The use of radioactive carbon (C^{14}) for measuring organic production in the sea // *J. Cons. Perm. Ins. Explor. Mer.* 1952. № 18. P. 117–140.
50. *Steele J.H., Yentsch C.S.* The vertical distribution of chlorophyll // *J. Mar. Biol. Assoc. UK.* V. 39. P. 217–226.
51. *Tremblay G., Belzile C., Grosselin M. et al.* Late summer phytoplankton distribution along a 3500 km transect in Canadian Arctic waters: strong numerical dominance by picoeukaryotes // *Aquat. Microb. Ecol.* 2009. V. 54. № 1. P. 55–70.
52. *Tremblay J.E., Simpson K., Martin J. et al.* Vertical stability and the annual dynamics of nutrients and chlorophyll fluorescence in the coastal, southeast Beaufort Sea // *J. Geophys. Res.* 2008. V. 113. C07S90, doi: 10.1029/2007JC004547.
53. *Uitz J., Claustre H., Morel A., Hooker S.B.* Vertical distribution of phytoplankton communities in open ocean: An assessment on surface chlorophyll // *J. Geophys. Res.* 2006. V. 111. C08005. doi: 10.1029/2005JC003207.

Vertical Distribution of Primary Production and Chlorophyll “a” in the Kara Sea

A. B. Demidov, S. A. Mosharov

Based on the data of three Kara Sea ecosystem expeditions vertical variability of primary production (PP) and chlorophyll “a” (Chl) in autumn was investigated. Chl maximum was registered mainly on the surface (Chl_0). Homogenous Chl distribution within euphotic (1% of photosynthetically available radiation) layer and linear decreasing below were marked in the waters with Chl_0 0.1–0.5 mg/m³. In the waters with $Chl_0 > 0.5$ mg/m³ chlorophyll concentration decreased linearly or exponentially within investigated layer. Subsurface chlorophyll maximum (SCM) was weakly pronounced and was marked basically in the waters with 0.1–0.5 mg/m³ Chl_0 content. SCM development in the Kara Sea was consistent with general patterns for the World Ocean. Water column stability, nutrients and subsurface irradiance provided approximately equal influence on SCM development. Contribution of the SCM to depth-integrated PP accounted for 1–27%. Parameterization of Chl vertical profiles was conducted to use in PP models. Surface chlorophyll maxima and negligible SCM manifestation facilitate the estimation of depth-integrated PP with satellite data and model using.