

УДК 581.132:574.583

РОЛЬ АБИОТИЧЕСКИХ И БИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ В ФОРМИРОВАНИИ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ КАРСКОГО МОРЯ В ОСЕННИЙ ПЕРИОД

© 2015 г. А. Б. Демидов, С. А. Мошаров, П. Н. Маккавеев

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

e-mail: demspa@rambler.ru

Поступила в редакцию 03.10.2012 г.

По материалам трех комплексных экспедиций в Карское море, проведенных в сентябре–октябре 1993, 2007 и 2011 гг., выполнен регрессионный анализ связи продукционных характеристик фитопланктона с абиотическими и биотическими факторами. Исследование зависимости первичной продукции в столбе воды (ПП_{фс}) от содержания хлорофилла “а” на поверхности (Хл₀) и ассимиляционной активности (АЧ_м) показало, что только 12% изменчивости интегральной ПП_{фс} определялось вариативностью величин Хл₀, в то время как между ПП_{фс} и АЧ_м была отмечена тесная связь ($R^2 = 0.635$). Таким образом, в осенний период величины ПП_{фс} Карского моря определялись главным образом уровнем ассимиляционной активности фитопланктона. В конце вегетационного сезона высокие (близкие к 1 мг/м³ и более) величины Хл₀ не являлись показателем уровня функционирования фитопланктонного сообщества всего фотосинтетического слоя, в котором процесс образования органического вещества протекал с невысокими скоростями. В свою очередь уровень ПП_{фс} и АЧ_м зависел главным образом от интенсивности инсоляции и был слабо связан с содержанием растворенных форм азота и фосфора. В осенний период, в конце вегетационного сезона, уровень инсоляции, по-видимому, становится главным в определении условий формирования первичной продукции Карского моря.

DOI: 10.7868/S0030157415040036

ВВЕДЕНИЕ

Среди всех морей Арктического бассейна Карское море занимает уникальное место в силу специфики протекающих в нем процессов новообразования органического вещества. Речной вынос Оби и Енисея составляет в среднем около 1100 км³/год [57]. Это приблизительно 55% от общего речного стока во все Арктические моря России и более трети общего пресноводного стока в Арктический бассейн [35]. Взаимодействие пресных и соленых вод способствует дифференциации структурно-функциональных характеристик планктонных сообществ пелагиали как по горизонтали, так и по вертикали [8, 17, 19, 39, 44, 48]. Другой особенностью Карского моря является мелководный характер значительной части его акватории, который определяет специфику снабжения эвфотического слоя основными биогенными элементами. Около 40% площади дна имеют глубины менее 50 м, 64% – менее 100 м и лишь 2% – более 500 м (информация доступна на интернет-сайте <http://www.dic.academic.ru/>). Средние глубины моря и шельфа составляют ~110 [29] и 56 м [41] соответственно.

Следствием формирования резких градиентов физико-химических свойств водных масс, прежде всего солености и концентрации взвешенного

и растворенного вещества, являются особенности абиотических и биотических факторов, определяющих условия первичного продуцирования фитопланктона. К таким особенностям относятся, прежде всего, низкие в течение всего года температура и прозрачность воды, как следствие последней, небольшая (в среднем 22 м) толщина слоя фотосинтеза и высокое, в среднем >1 мг/м³, содержание хлорофилла в слое над пикноклином [3, 14]. В конце вегетационного сезона (сентябрь–октябрь) к факторам, лимитирующим первичную продукцию (ПП) в Карском море, можно отнести незначительное содержание растворенных форм азота и фосфора в поверхностном слое и низкую инсоляцию. Исходя из этого, в предыдущих работах был сделан вывод о том, что основные абиотические факторы лимитируют первичную продукцию Карского моря в осенний период [3].

Парадоксальной с точки зрения рассмотрения биомассы как основы уровня первичной продукции выглядит картина несоответствия низких величин ПП_{фс} Карского моря в сентябре, полученных экспериментальными методами (прежде всего при помощи радиоуглеродной модификации скляночного метода), высоким значениям концентрации хлорофилла “а” (хл “а”) в верхнем перемешанном слое (ВПС), характерным для “цве-

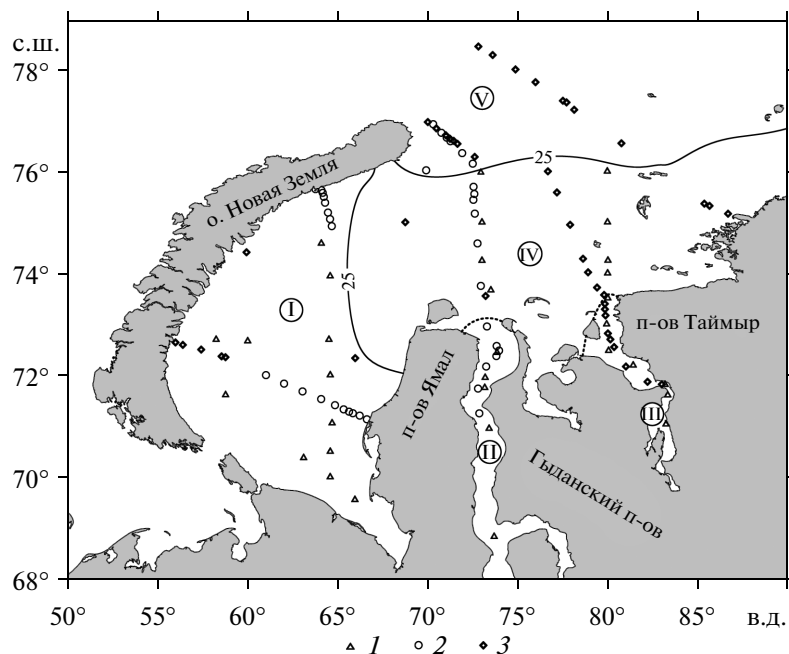


Рис. 1. Расположение станций для отбора проб при определении величин первичной продукции и содержания хл “а” в различных районах Карского моря. 1 – 49-й рейс НИС “Дмитрий Менделеев” (август–сентябрь 1993 г.); 2 – 54-й рейс НИС “Академик Мстислав Келдыш” (сентябрь 2007 г.); 3 – 59-й рейс НИС “Академик Мстислав Келдыш” (сентябрь–октябрь 2011 г.).

I – Юго-западный район (юго-западная водная масса); II – эстуарий Оби; III – эстуарий Енисея; IV – Обь-Енисейский район речного выноса (водная масса речного плюма); V – западный и восточный отроги желоба Св. Анны (северная водная масса).

тения” фитопланктона ($>1 \text{ мг/м}^3$) [58]. Поэтому главной задачей настоящей работы является оценка степени влияния различных абиотических и биотических факторов на формирование первичной продукции Карского моря, которая определяет адекватность представлений о величинах $\text{ПП}_{\text{фс}}$ этого водоема. При этом акцент сделан на исследовании зависимостей продукционных характеристик фитопланктона от изменчивости параметров приповерхностного слоя. Рассмотрение влияния особенностей вертикального распределения концентрации хлорофилла, подводной облученности и содержания биогенных элементов на величину $\text{ПП}_{\text{фс}}$ находится за рамками данной работы. Поставленная задача представляется актуальной в свете климатических изменений в Арктическом бассейне, происходящих в последние десятилетия, влияющих как на условия новообразования органического вещества, так и на уровень продуктивности морей этого региона [23, 24, 49].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Источники данных и районирование Карского моря. 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). Описание районов исследований и местоположение станций приводятся в предыдущих работах [3, 14, 15], а на рис. 1 представлена сводная картина расположения мест отбора проб, выполненного в перечисленных экспедициях. В общей сложности содержание хл “а” исследовано на 113-ти, а измерения величин первичной продукции было произведено на 85-ти станциях.

Акваторию Карского моря можно разделить на районы с различными условиями протекания гидрофизических и биогеохимических процессов. Основной причиной этих различий следует считать неравномерность влияния речного стока на районы в разной степени удаленные от эстуариев Оби и Енисея. Принимая во внимание, что главными характеристиками водных масс (ВМ) Карского моря, позволяющими определить степень влияния речного стока, являются поверхностная соленость (S_0) и содержание растворенного кремния (Si_0), можно рассматривать эти показатели в качестве индикаторов при районировании его акватории. По всей видимости, фитопланктонные сообщества, обитающие в различных ВМ

Карского моря, должны различаться по своим продукционным характеристикам.

Опираясь на разработанную ранее классификацию ВМ [51], на исследованной акватории мы выделили Юго-западный бессточный район (I), эстуарии Оби (II) и Енисея (III), Обь-Енисейский район речного выноса (IV) и районы восточного и западного отрогов желоба Св. Анны (V) (рис. 1). Граница районов I, IV и V была проведена по среднемноголетнему положению изогалины 25 psu на поверхности [51]. По одной из классификаций приблизительно по этой изогалине проходит граница между солоноватыми и морскими водами [11]. Эстуарии Оби и Енисея рассматриваются отдельно из-за отмеченных ранее в этих водах различий в условиях формирования первичной продукции [3]. За северную границу эстуариев принято среднее положение изогалины 10 psu, близкое к их географической границе (рис. 1), зарегистрированное по данным наших экспедиций. Соленость 2–10 psu характерна для устьевых участков и эстуариев рек, так называемых миксогалинных зон [20]. На формирование ВМ большей части юго-запада Карского моря речной сток оказывает незначительное воздействие ($S_0 = 28\text{--}32$ psu, $Si_0 < 5$ μM). Район желоба Св. Анны расположен в северной водной массе, характерными особенностями которой являются соленость 30–32 psu и низкое содержание растворенного кремния ($Si_0 < 10$ μM) [51].

Отбор проб и методы определения первичной продукции и содержания хл “а”. Местоположение станций выбиралось по результатам гидрофизических и гидрооптических съемок, осуществлявшихся с помощью сканирующего мультипараметрического зонда “Рыбка” и проточного флуориметра, разработанных в ИО РАН. Выбор местоположения станций служил целям максимального покрытия экспериментальными точками исследуемой акватории и получения наиболее полных характеристик узких градиентных фронтальных зон. Горизонты отбора проб определялись после предварительного зондирования температуры, электропроводности и флуоресценции STD-зондами Seabird Electronics (SBE-19 и SBE-32).

Для определения содержания хл “а” 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 “а”, подводной облученно-

сти 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 [56], при этом использовались различные схемы постановки опытов [3, 14, 15]. Определение содержания хл “а” проводили при помощи спектрофотометрического [3] или флуориметрического [14, 15] методов.

Методы определения надводной и подводной облученности. Интенсивность надводной облученности измеряли с помощью пиранометра [3] или с использованием датчика падающей радиации в диапазоне ФАР LI-190SA (LI-COR) [14, 15]. Результаты измерений автоматическим интегрировались в блоке LI-1400 за пятиминутные интервалы (Ein/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 ослабления от относительной прозрачности по диску Секки, полученной в августе–сентябре 1993 г. [3].

Методы определения гидрохимических показателей. Сразу же после отбора проводилась фиксация проб на растворенный кислород и аммонийный азот. Пробы на определение 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 ИОЯИ г. Дубна. В пробах с заметной глазу окраской воды колориметрические определения минерального фосфора и силикатов велись по соответствующей методике [16, 18].

Таблица 1. Средние продукционные характеристики фитопланктона в различных районах Карского моря

Параметр	Юго-западная водная масса			Эстуарий Оби			Эстуарий Енисея			Водная масса речного плюма			Северная водная масса		
	<i>M</i>	<i>cv</i>	<i>N</i>	<i>M</i>	<i>cv</i>	<i>N</i>	<i>M</i>	<i>cv</i>	<i>N</i>	<i>M</i>	<i>cv</i>	<i>N</i>	<i>M</i>	<i>cv</i>	<i>N</i>
ПП ₀	9.83	93	14	27.04	60	7	53	62	12	25.17	186	28	3.84	56	18
ПП _{фс}	82	51	14	38	59	7	145	74	12	69	98	28	32	64	18
Хл ₀	0.83	55	29	4.47	132	11	3.25	40	12	1.18	58	34	0.64	47	20
Хл _{фс}	19.56	36	14	21.52	71	7	31.22	58	12	11.91	47	28	12.08	53	18
Хл _с	0.49	50	15	5.53	133	7	2.72	51	12	0.76	56	28	0.50	38	18
АЧ ₀	1.10	36	14	0.72	32	7	1.29	55	12	1.49	151	28	0.51	58	18
АЧ _м	1.81	122	14	0.72	32	7	1.29	55	12	1.57	142	28	0.57	56	18
ψ	0.56	73	11	2.14	47	4	0.80	33	12	0.80	88	24	0.59	36	13
Z _{фс}	47	51	14	6	77	7	12	27	12	18	40	28	25	38	18

Примечание. *M* – средняя арифметическая величина; *cv* – коэффициент вариации; *N* – число измерений.

Определение общей титруемой щелочности (Alk) проводилось методом прямого титрования (метод Бруевича) с визуальным определением точки конца титрования [18]. Определение содержания растворенного неорганического и валового фосфора (фосфаты), растворенного неорганического кремния (силикатов), нитритного азота (нитриты), нитратного азота (нитраты), аммонийного азота (ион аммония) проводились колориметрически в соответствии с [16, 18].

Расчет содержания растворенной двуокиси углерода и различных форм растворенного неорганического углерода проводилось рН-Alk методом по термодинамическим уравнениям карбонатно-го равновесия с применением концентрационных констант диссоциации угольной кислоты Роя [46] с поправками для вод со свойствами, отличными от морской воды [1, 45].

Статистический анализ данных. Перед расчетами величины продукционных характеристик и параметров среды логарифмировались для приближения их распределения к нормальному в целях применения к массивам данных методов параметрической статистики. Проверка нормальности распределения проводилась по критерию Колмогорова–Смирнова. Для основных исследуемых показателей нулевая гипотеза принималась при $p > 0.20$.

Изучение связи величин продукционных характеристик фитопланктона между собой и с абиотическими факторами проводили с помощью регрессионного анализа. При этом рассчитывались уравнения линейной регрессии вида $y = a + bx$, где y – зависимая переменная; x – независимая переменная; a и b – коэффициенты регрессии.

Степень связи между переменными оценивалась по коэффициенту детерминации (R^2), по стандартной ошибке индивидуальных определений функции (m) и коэффициенту F [10, 31]. Ко-

эффициент F показывает, во сколько раз зависимая переменная y может отличаться от независимой x и, как и стандартная ошибка регрессии m , показывает максимально возможное отклонение (по оси Y) экспериментальных точек от линии регрессии, являясь, таким образом, показателем разброса.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Средние величины первичной продукции и хл “а”, рассчитанные для разных районов Карского моря (табл. 1, рис. 2), позволяют определить их трофический статус. По содержанию хл “а” на поверхности [21] эстуарии Оби и Енисея и район речного выноса в осенний период относятся к эвтрофным акваториям ($Хл_0 > 1$ мг/м³), а юго-западный район и воды желоба Св. Анны (северная ВМ) классифицируются как типично мезотрофные (0.1–1 мг/м³). Опираясь на величины первичной продукции на поверхности (ПП₀) [12], эстуарии Оби и Енисея и район речного выноса можно отнести к переходным между мезотрофными и эвтрофными (10–100 мгС/м³ в день), юго-западная ВМ характеризуется как мезотрофная (5–10 мгС/м³ в день), а северная ВМ – переходная между олиготрофными и мезотрофными водами (2–5 мгС/м³ в день). По значениям ПП_{фс} [13] только эстуарий Енисея можно отнести к мезотрофным водам (100–500 мгС/м² в день), а остальные районы акватории Карского моря являются типично олиготрофными с величинами первичной продукции в столбе воды ниже 100 мгС/м² в день.

В табл. 2 приведены уравнения регрессии, полученные для всего массива данных по Карскому морю и связывающие продукционные показатели фитопланктона с биотическими и абиотическими факторами. Как следует из табл. 2 и регрессионной зависимости на рис. 3, между содержа-

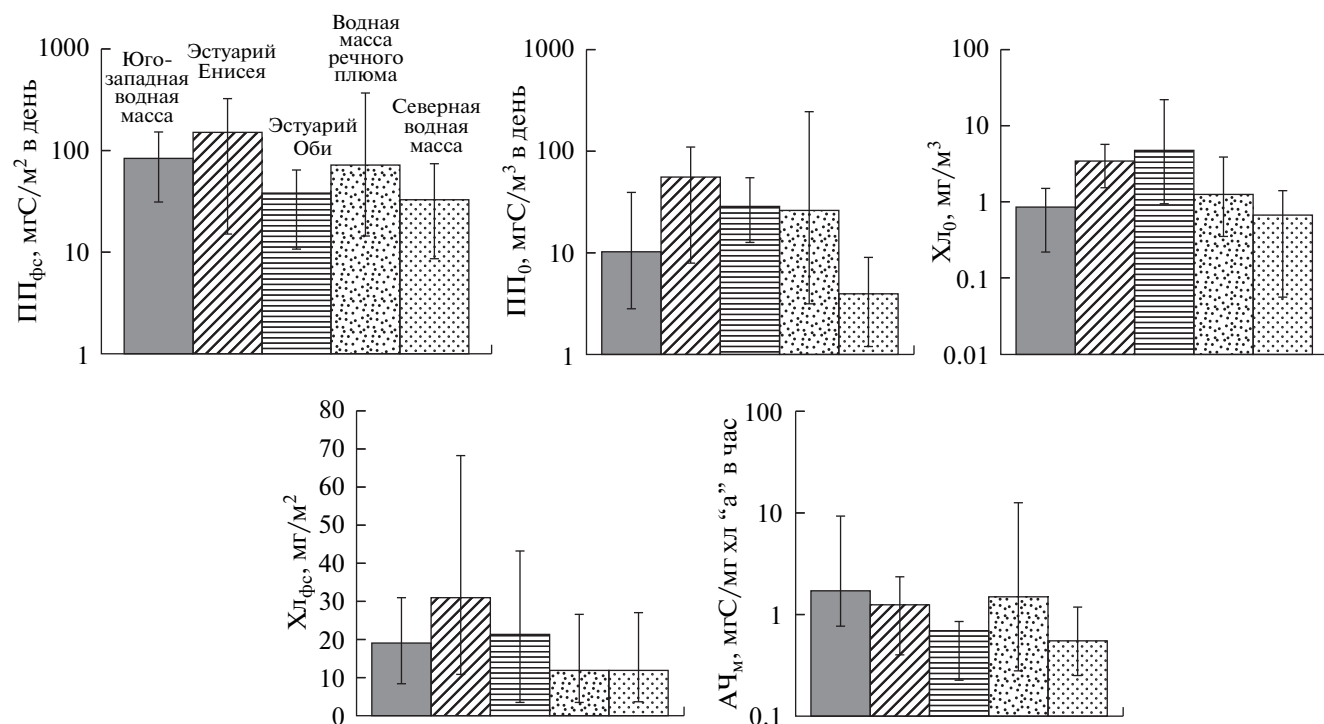


Рис. 2. Средние величины продукционных характеристик фитопланктона в разных районах Карского моря. $ПП_{фс}$ – первичная продукция в столбе воды; $ПП_0$ – первичная продукция на поверхности; $Хл_0$ – содержание хл “а” на поверхности; $Хл_{фс}$ – содержание хл “а” в слое фотосинтеза; $АЧ_м$ – максимальное ассимиляционное число. Вертикальные отрезки – пределы варибельности показателя.

нием хлорофилла на поверхности и первичной продукцией в столбе воды прослеживается очень слабая связь ($R^2 = 0.115$). Значительно лучше коррелируют величины $ПП_{фс}$ со значениями максимального ассимиляционного числа ($АЧ_м$) и содержания хл “а” в слое фотосинтеза ($Хл_{фс}$) при $R^2 = 0.635$ и 0.340 соответственно (табл. 2, рис. 4). В то же время обнаружена достаточно тесная связь между поверхностными величинами первичной продукции, хл “а” и ассимиляционного числа ($R^2 = 0.494$ и 0.582 соответственно) (табл. 2).

При рассмотрении связи величин $ПП_{фс}$ с абиотическими факторами обращает на себя внимание отсутствие их зависимости от поверхностной температуры (T_0), слабая положительная корреляция с содержанием фосфатов (PO_4) и суммой нитритного и нитратного азота ($NO_2 + NO_3$) ($R^2 = 0.216$ и 0.133 соответственно). Более тесная связь этого параметра получена с Si ($R^2 = 0.352$) (табл. 2). Интересно отметить, что наиболее строгая зависимость получена нами между $ПП_{фс}$ и уровнем инсоляции (I_0) ($R^2 = 0.569$) (рис. 5), свидетельствующая, по всей видимости, о главенствующей роли приходящей солнечной радиации в лимитировании величин интегральной первичной продукции в осенний период. Похожая картина получена нами при анализе корреляцион-

ных связей $АЧ_м$ с абиотическими факторами. Величины $АЧ_м$ в большой степени зависели от уровня поверхностной облученности ($R^2 = 0.560$) (рис. 5), в значительно меньшей коррелировали с содержанием основных биогенных элементов и практически не определялись величинами T_0 (табл. 2). Следует отметить высокие значения стандартной ошибки индивидуальных определений функции (m) и показателя разброса данных, коэффициента F , которые говорят о сильной пространственно-временной изменчивости продукционных характеристик фитопланктона Карского моря и абиотических факторов (табл. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Зависимость первичной продукции от содержания хл “а” на поверхности и ассимиляционной активности. Согласно результатам проведенных ранее исследований пространственных изменений $Хл_0$ в Карском море осенью, содержание этого пигмента варьирует в широких пределах. Максимальных значений оно достигает в эстуариях Оби и Енисея (>3 mg/m^3), находится в пределах в среднем $1-3$ и $0.2-1$ mg/m^3 на Обь-Енисейском шельфе и в юго-западном районе соответственно. Относительно невысокие средние величины $Хл_0$ зарегистрированы в северной ВМ желоба Св. Анны

Таблица 2. Статистические параметры, характеризующие линейные ($y = a + bx$) связи логарифмов величин продукционных характеристик фитопланктона Карского моря с биотическими и абиотическими факторами

y	x	a	b	N	R^2	p	m	F
$\lg \text{ПП}_{\text{фс}}$	$\lg \text{Хл}_0$	1.623	0.398	85	0.115	0.001	0.425	7.08
$\lg \text{ПП}_{\text{фс}}$	$\lg \text{АЧ}_m$	1.712	0.999	85	0.635	0.000	0.274	3.53
$\lg \text{ПП}_{\text{фс}}$	$\lg \text{Хл}_{\text{фс}}$	0.575	0.935	85	0.340	0.000	0.367	5.42
$\lg \text{ПП}_{\text{фс}}$	$\lg \text{ПП}_0$	1.007	0.645	85	0.621	0.000	0.278	3.59
$\lg \text{ПП}_{\text{фс}}$	$\lg T_0$	1.628	-0.007	85	0.000	0.976	0.453	8.05
$\lg \text{ПП}_{\text{фс}}$	$\lg I_0$	0.831	1.104	69	0.569	0.000	0.310	4.17
$\lg \text{ПП}_{\text{фс}}$	$\lg \text{PO}_4$	1.248	0.530	81	0.216	0.000	0.399	6.28
$\lg \text{ПП}_{\text{фс}}$	$\lg \text{Si}$	0.494	0.518	85	0.352	0.000	0.395	6.17
$\lg \text{ПП}_{\text{фс}}$	$\lg (\text{NO}_2 + \text{NO}_3)$	1.360	0.240	85	0.133	0.001	0.421	6.95
$\lg \text{ПП}_{\text{фс}}$	$\lg \text{ВПС}$	1.491	0.157	85	0.009	0.395	0.451	7.98
$\lg \text{ПП}_{\text{фс}}$	$\lg Z_{\text{фс}}$	1.331	0.236	85	0.028	0.129	0.489	9.51
$\lg \text{Хл}_0$	$\lg T_0$	-0.482	0.753	113	0.195	0.000	0.338	4.74
$\lg \text{ПП}_0$	$\lg \text{Хл}_0$	0.954	1.007	85	0.494	0.000	0.392	6.08
$\lg \text{ПП}_0$	$\lg \text{АЧ}_0$	1.116	1.166	85	0.582	0.000	0.396	6.19
$\lg \text{АЧ}_m$	$\lg T_0$	-0.009	-0.139	85	0.007	0.462	0.359	5.22
$\lg \text{АЧ}_m$	$\lg I_0$	-0.708	0.899	69	0.560	0.000	0.255	3.24
$\lg \text{АЧ}_m$	$\lg \text{PO}_4$	-0.358	0.385	81	0.171	0.000	0.335	4.68
$\lg \text{АЧ}_m$	$\lg \text{Si}$	-0.793	0.323	85	0.214	0.000	0.319	4.35
$\lg \text{АЧ}_m$	$\lg (\text{NO}_2 + \text{NO}_3)$	-0.236	0.135	85	0.066	0.018	0.349	4.99
$\lg Z_{\text{фс}}$	$\lg \text{Хл}_0$	1.240	-0.543	85	0.432	0.000	0.277	3.58

Примечание. y – зависимая переменная; x – независимая переменная; a и b – коэффициенты уравнения регрессии; N – число наблюдений; R^2 – коэффициент детерминации; p – достоверность уравнения регрессии; m – стандартная ошибка регрессии; F – показатель вариабельности y при определенном x .

(0.5–0.7 мг/м³) [2, 5, 6, 14, 15, 48]. Результаты расчетов концентрации Хл_0 , представленные на современных спутниковых картах, нуждаются в корректировке, особенно для районов, находящихся под влиянием речного стока, но в целом соответствуют диапазону изменчивости и общей картине распределения хл “а” на акватории Карского моря [6, 49, 62].

Содержание хл “а” на поверхности рассматривается в некоторых простейших алгоритмах расчета интегральной первичной продукции в качестве единственного входящего параметра, позволяющего производить оценку уровня продуктивности морей, отдельных регионов и всего Мирового океана [7, 9, 25]. В связи с этим важно оценить, в какой степени содержание Хл_0 определяет величины первичной продукции в столбе воды. Результаты проведенного нами регрессионного анализа связи Хл_0 с $\text{ПП}_{\text{фс}}$ показали, что только 12% изменчивости интегральной ПП зависит от вариабельности величин содержания хл “а” на поверхности ($R^2 = 0.115$). Принято, что для всего Мирового океана Хл_0 определяет <50% интегральной первичной продукции [25]. На рис. 3 показаны результаты сравнения массивов данных и линий регрессии Хл_0 – $\text{ПП}_{\text{фс}}$ для Карского моря и близких по климатическим условиям регионов Мирового океана [4, 5, 9, 49]. Проведенный анализ показал,

что массив данных Хл_0 – $\text{ПП}_{\text{фс}}$ Карского моря отличается от других морей Арктики и холодноводных районов Мирового океана. Это отличие было выражено в том, что при одинаковых значениях концентрации Хл_0 величины интегральной первичной продукции Карского моря были ниже в 2–3 раза, чем в Баренцевом и Печорском морях [4, 5] и в 8–12 раз ниже, чем в морях Чукотском, Бофорта [49] и районах Мирового океана, расположенных южнее 40° северной и южной широты [10].

В настоящее время принято считать, что основным параметром моделей $\text{ПП}_{\text{фс}}$ является интенсивность фотосинтеза при оптимальных световых условиях – максимальное ассимиляционное число. Точность оценки АЧ_m во многом определяет адекватность воспроизведения первичной продукции в столбе воды [25, 27]. Регрессионный анализ показал наличие тесной связи величин $\text{ПП}_{\text{фс}}$ Карского моря и АЧ_m ($R^2 = 0.635$). Кроме этого, лучше чем с Хл_0 значения $\text{ПП}_{\text{фс}}$ коррелировали с $\text{Хл}_{\text{фс}}$ (рис. 4). Ранее отмечено, что вариабельность интегральных величин первичной продукции в Мировом океане зависит главным образом от содержания хл “а” в слое фотосинтеза и пространственной изменчивости АЧ [25].

Таким образом, в осенний период величины первичной продукции в столбе воды Карского моря определялись главным образом уровнем асси-

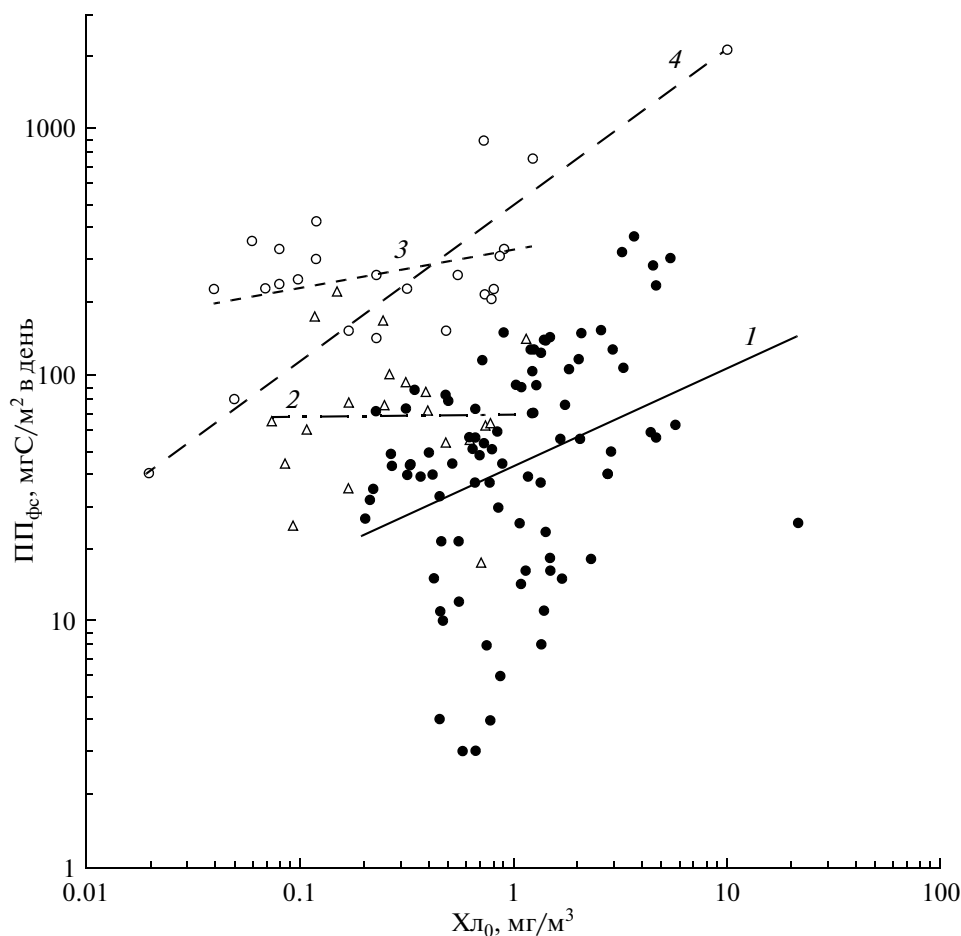


Рис. 3. Массивы данных и линии регрессии, характеризующие зависимости первичной продукции в столбе воды ($PP_{\text{фс}}$) от содержания хл “а” на поверхности ($X_{\text{л}0}$) в различных холодноводных районах Мирового океана. 1 – Карское море (наст. работа); 2 – Баренцево и Печорское моря [4, 5]; 3 – моря Чукотское и Бофорта [49]; 4 – районы Мирового океана полярнее 40° [10].

миляционной активности фитопланктона, а не его биомассой, если за ее показатель принять содержание хл “а” на поверхности. В то же время величины первичной продукции на поверхности зависели и от $X_{\text{л}0}$, и от значений поверхностного ассимиляционного числа ($A_{\text{Ч}0}$) ($R^2 = 0.494$ и 0.582 соответственно) (табл. 2). Следовательно, в конце вегетационного сезона высокие (близкие к 1 мг/м^3 и более) величины концентрации хл “а” на поверхности Карского моря не являлись показателем уровня функционирования фитопланктонного сообщества всего фотосинтетического слоя, в котором процесс образования органического вещества протекал с невысокими скоростями.

Зависимость первичной продукции и ассимиляционной активности фитопланктона от уровня инсоляции. Известно, что основными абиотическими факторами, лимитирующими первичную продукцию арктических морей, являются содержание основных биогенных элементов, уровень надводной и подводной облученности и температура [54].

В то же время остается не ясным, какой из факторов является основным, ограничивающим $PP_{\text{фс}}$ Арктики в тот или иной сезон [52].

В предыдущих исследованиях показано, что в масштабах всего Мирового океана уровень приходящей солнечной радиации оказывает незначительное влияние на величины $PP_{\text{фс}}$ в силу, с одной стороны, развития фотоадаптивных механизмов и, с другой стороны, из-за процессов ингибирования фотосинтеза при высоких значениях I_0 [25]. *A priori* можно предположить, что в морях Арктики влияние световых условий на уровень первичной продукции должно быть более существенным, особенно в конце вегетационного сезона, из-за низких значений суточной ФАР, связанных с малым углом Солнца над горизонтом и уменьшением продолжительности светового дня [54]. В районах речного выноса помимо падающей радиации $PP_{\text{фс}}$ лимитирована подводной облученностью из-за низкой прозрачности воды [3, 55].

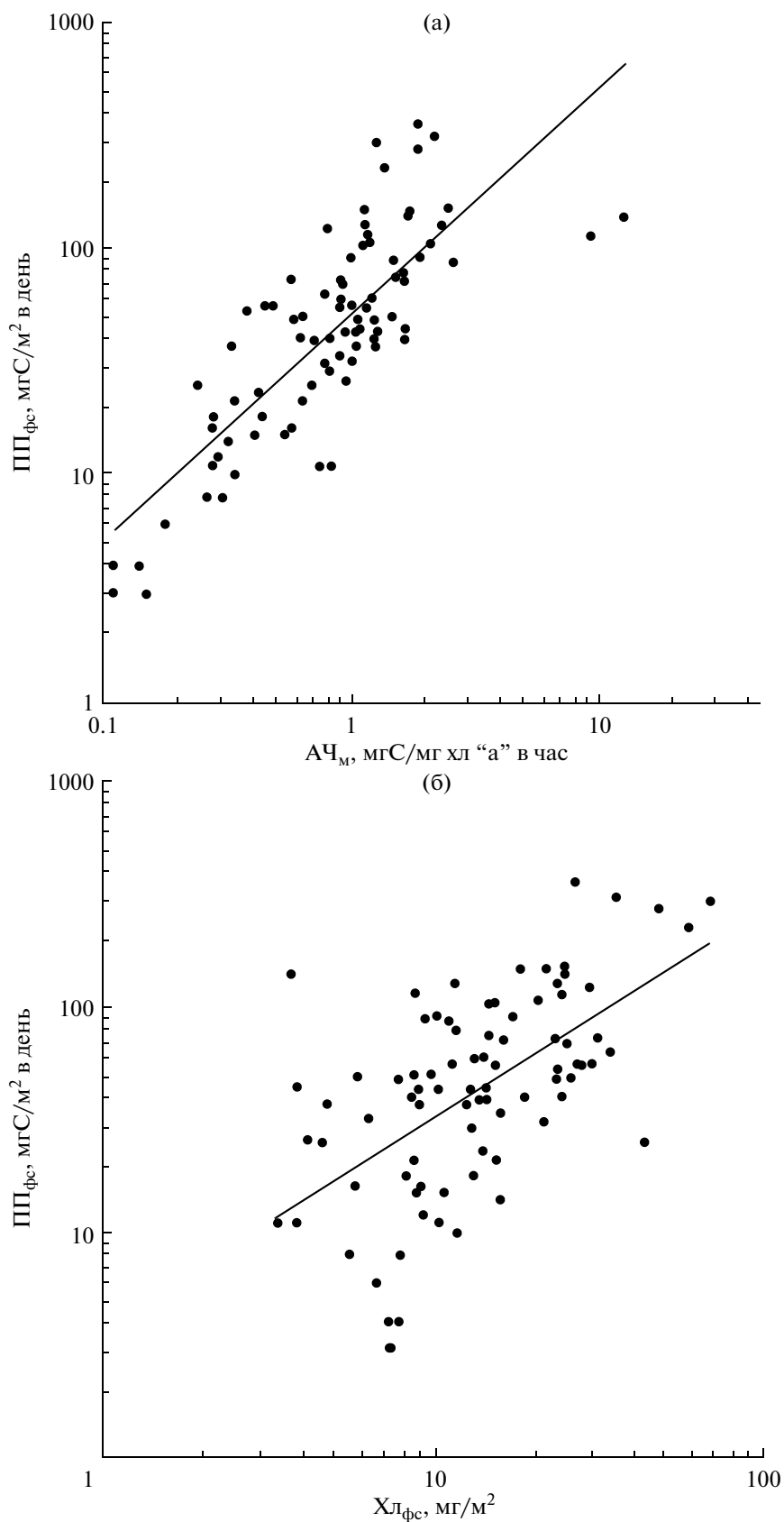


Рис. 4. Массивы данных и линии регрессии, характеризующие зависимости первичной продукции в столбе воды ($ПП_{фс}$) от величин максимального ассимиляционного числа ($АЧ_{м}$) (а) и содержания хл “а” в слое фотосинтеза ($Хл_{фс}$) (б) в Карском море.

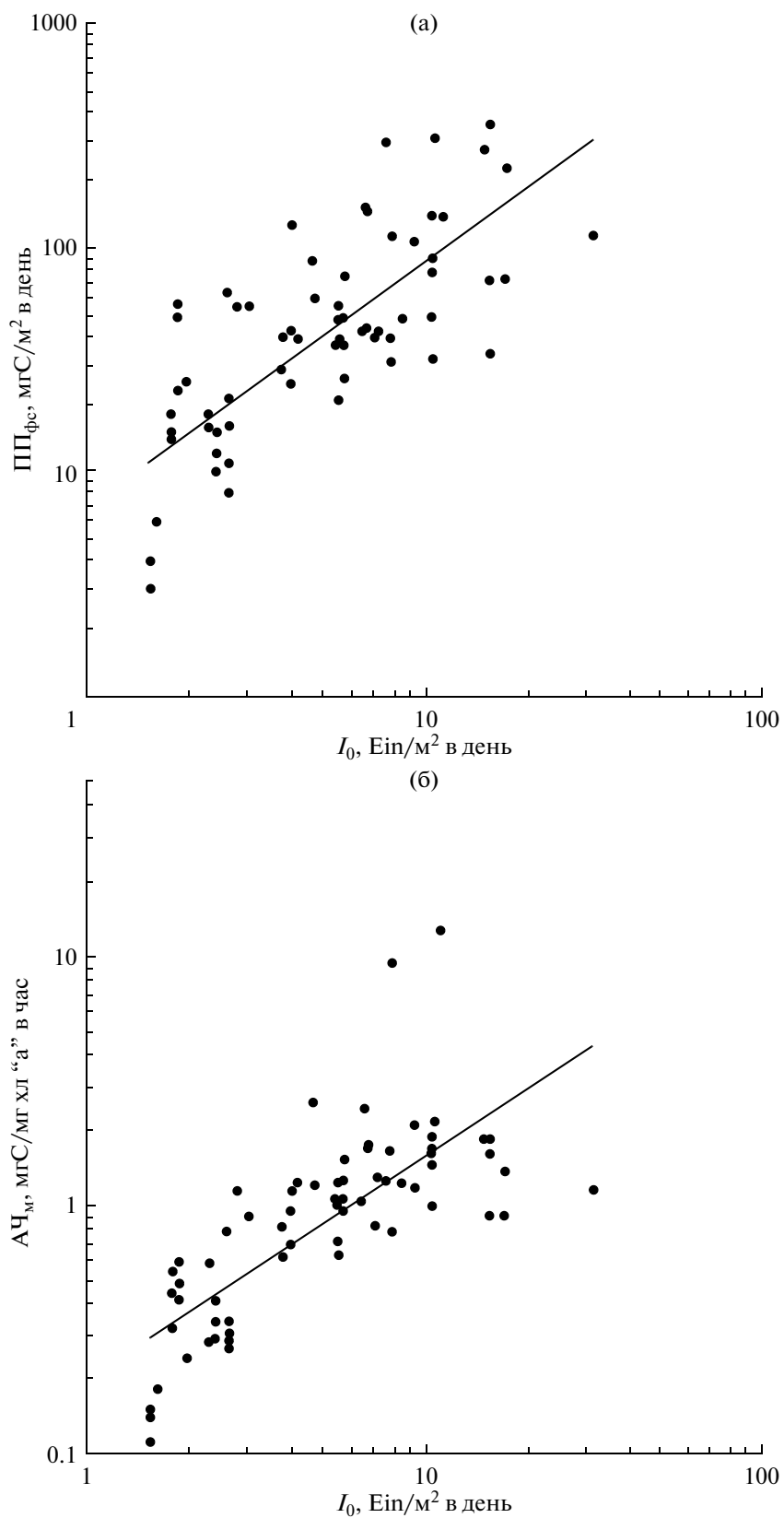


Рис. 5. Массивы данных и линии регрессии, характеризующие зависимости первичной продукции в столбе воды (ПП_{Фс}) (а) и максимального ассимиляционного числа (АЧ_М) (б) от уровня подповерхностной солнечной радиации в диапазоне ФАР (I_0).

В период конец августа—начало октября значения I_0 варьировали от 1.56 до 32.07 Ein/m² в день. Такой широкий диапазон величин этого показателя позволил выявить достоверную зависимость первичной продукции в столбе воды и максимального ассимиляционного числа от уровня приходящей солнечной радиации (табл. 2). Нами показано, что между логарифмами величин ПП_{фс} и АЧ_м с одной стороны и I_0 существует линейная зависимость при высоких коэффициентах детерминации ($R^2 = 0.569$ и 0.560 соответственно) (рис. 5). Ранее линейная зависимость между АЧ и I_0 отмечена летом в некоторых районах Канадской Арктики [50]. Низкий уровень инсоляции в значительной степени определял в целом невысокие (<100 мгС/м² в день) величины ПП_{фс} на большей части акватории Карского моря.

В ряде работ световые условия рассматриваются как один из основных, наряду с содержанием биогенов, факторов, лимитирующий первичную продукцию в арктических морях весной и летом [22, 40, 43]. В осенний период, в конце вегетационного сезона, уровень инсоляции, по-видимому, становится главным в определении условий формирования первичной продукции [26, 34, 50, 63]. В Карском море в сентябре 1993 г. низкий уровень инсоляции ограничивал величины ПП_{фс} в эстуарии Оби [3]. Во второй половине сентября 2011 г. значения I_0 не превышали 12 Ein/m² в день, а наиболее низкие (2–7 Ein/m² в день) величины приходящей солнечной радиации зарегистрированы в районе желоба Св. Анны и у Новой Земли в конце сентября—начале октября [15]. Такие экстремально низкие значения I_0 вместе с небольшой прозрачностью воды в этих районах (в среднем 10 м по диску Секки) ограничивали глубину слоя фотосинтеза и приводили к снижению ПП_{фс}.

Зависимость первичной продукции и ассимиляционной активности фитопланктона от содержания основных биогенных элементов. В настоящей работе мы изучали характер связи продукционных характеристик фитопланктона со средними для слоя фотосинтеза величинами концентрации биогенов: PO_{4с}, NO₂ + NO_{3с}, NH_{4с} и Si_с. Корреляционный анализ показал более тесную зависимость этих показателей с ПП_{фс} и АЧ_м, чем содержание биогенных элементов на поверхности.

В осенний период в Карском море содержание PO_{4с} изменялось от 0.04 до 2.08 μM, концентрация NO₂ + NO_{3с} варьировала в пределах 0.04–7.79 μM, содержание растворенного кремния изменялось от 0.38 до 112.62 μM, а аммонийного азота — от 0.09 до 4.37 μM. Средние по районам величины концентрации биогенных элементов свидетельствуют о лимитировании роста и фотосинтеза фитопланктона растворенными формами азота в сентябре и в начале октября практически

на всей акватории моря за исключением Обской губы (табл. 3). Концентрация фосфатов в слое фотосинтеза незначительно превышала лимитирующие значения в Юго-западном районе (0.23 μM), была выше в 2.2–6.2 раза в эстуариях Оби и Енисея и в районе речного выноса и оказалась несколько ниже лимитирующих величин в северной ВМ (0.18 μM) [32]. Содержание растворенного Si могло являться лимитирующим фактором развития фитопланта в Юго-западном районе и на акваториях желоба Св. Анны, несмотря на его средние значения в этих районах 2.74–4.77 μM, превышающие верхний предел лимитирующих концентраций [32]. Известно, что при низких температурах воды в Арктике и Антарктике невысокие скорости регенерации кремния способны лимитировать фотосинтез даже при повышенном содержании Si [36, 61].

Отношение N/P было меньше 16 [53] во всех исследованных районах Карского моря (табл. 3). Этот результат находится в соответствии с представлениями об основной роли азота в качестве лимитирующего развитие фитопланктон элемента в арктических морях [30, 59, 60]. Анализ изменчивости отношения Si/N также свидетельствует о преимущественном истощении растворенных форм азота по сравнению с кремнием в приповерхностном слое Карского моря осенью (Si/N > 1.44).

Известно, что речной сток Арктических морей обогащен растворенными формами азота и кремния по сравнению фосфатами [33, 47]. Поэтому можно предположить лимитирование роста и фотосинтеза фитопланктона PO₄ в приэстуарных солоноватоводных районах Карского моря [54]. С другой стороны, отмечено, что растворенный фосфор присутствует в избытке в поверхностных водах Арктических морей даже летом при его минимальных в году концентрациях [36]. Анализ обобщенного банка данных по содержанию биогенов в Карском море в осенний период позволяет прийти к заключению, что содержание PO₄ в слое фотосинтеза было в меньшей степени сдерживающим фактором развития фитопланктонного сообщества, чем концентрация NO₂ + NO₃.

Представляет интерес рассмотрение изменчивости отношения аммонийного азота к сумме его растворенных форм (NH₄/ΣN) как показателя возможной компенсации минерального питания регенерационными формами N. Отношение NH₄/ΣN изменялось в среднем в 1.6 раза от 0.39 в эстуарии Оби до 0.61 в Юго-западном районе (табл. 3). Величины этого отношения и довольно высокое содержание NH₄ (в среднем для разных районов 0.54–2.11 μM) свидетельствуют о значительной роли NH₄ как буфера, препятствующего азотному голоданию фитопланктона в осенний период. Большое значение восстановленных форм азота в минеральном питании фитопланк-

Таблица 3. Изменчивость абиотических факторов в различных районах Карского моря

Параметр	Юго-западный бессточный район			Эстуарий Оби			Эстуарий Енисея			Обь-Енисейский район речного выноса			Желоба (северная водная масса)		
	<i>M</i>	<i>cv</i>	<i>N</i>	<i>M</i>	<i>cv</i>	<i>N</i>	<i>M</i>	<i>cv</i>	<i>N</i>	<i>M</i>	<i>cv</i>	<i>N</i>	<i>M</i>	<i>cv</i>	<i>N</i>
T_0	4.84	19	29	5.29	29	11	7.59	25	12	3.99	44	34	3.31	35	20
S_0	24.93	28	29	2.90	102	11	3.47	115	12	19.10	23	34	31.11	9	20
I_0	10.76	35	11	2.87	27	4	7.37	73	12	6.53	94	28	3.81	43	13
PO_{4c}	0.23	30	11	1.24	34	7	0.43	95	12	0.52	60	27	0.18	71	18
$NO_2 + NO_{3c}$	1.84	91	14	3.04	34	7	1.57	104	12	1.36	113	28	1.00	121	18
NH_{4c}	0.54	56	6	2.11	51	4	1.75	67	12	0.81	57	24	0.67	47	18
Si_c	4.77	93	14	36.60	54	7	64.57	61	12	19.75	56	28	2.74	97	18
Si/N	28.90	204	14	15.02	49	7	90.43	101	12	68.89	197	28	8.46	131	18
Si/P	25.45	99	11	33.73	24	7	316.92	102	12	54.31	123	27	16.88	99	18
N/P	6.96	66	11	3.91	63	7	12.79	92	12	4.36	50	27	9.85	30	18
$NH_4/\Sigma N$	0.61	53	6	0.39	26	4	0.55	47	12	0.48	62	24	0.56	55	18
ВПС	9	52	29	10	72	11	10	78	12	7	34	34	7	63	20
$\Delta\sigma_t$	6.90	108	29	9.62	53	7	24.38	73	9	23.46	96	30	19.54	101	20

тона ранее было неоднократно отмечено для других районов Арктики [37, 42].

Регрессионный анализ показал прямую зависимость $ПП_{фс}$ и $АЧ_м$ от содержания фосфатов в слое фотосинтеза при невысоких коэффициентах детерминации ($R^2 = 0.216$ и 0.171 соответственно). Слабая связь отмечена также между $ПП_{фс}$ и $АЧ_м$, с одной стороны, и $NO_2 + NO_3$ ($R^2 = 0.150$ и 0.083 соответственно). Известно, что установить прямую связь между продукционными характеристиками и биогенами в Арктике часто не удается [28, 36, 38]. Объяснениями этому могут быть различия во времени обогащения элементами минерального питания эвфотической зоны и процессами интенсивного новообразования органического вещества, использование фитопланктоном восстановленных форм биогенных элементов, а также сукцессионные изменения его видового и размерного состава. Наиболее тесная связь отмечена нами между $ПП_{фс}$, $АЧ_м$ и содержанием растворенного кремния ($R^2 = 0.352$ и 0.214 соответственно), что свидетельствует о доминирующей роли диатомового комплекса в фитопланктонном сообществе Карского моря на большинстве станций [17, 48].

Сравнение степени связи $ПП_{фс}$ и $АЧ_м$ с уровнем приходящей ФАР и содержанием основных биогенных элементов в слое фотосинтеза показало, что в сентябре и в начале октября величины продукционных параметров фитопланктона Карского моря определялись главным образом значениями I_0 . Слабая связь с концентрацией фосфатов и суммой нитритного и нитратного азота может объясняться низкой ассимиляционной активностью фитопланктона в конце вегетационного сезона, когда возможное дополнительное

поступление биогенов в эвфотический слой, вследствие локальных апвеллингов и вертикального турбулентного перемешивания, не существенно увеличивает первичную продукцию в столбе воды.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 13-05-00029 а) и Российского научного фонда (проекты № 14-17-00681, полевые исследования и № 14-50-00095, обработка материалов).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бычков А.С., Павлова Г.Ю., Кропотов В.А. Карбонатная система // Химия морской воды и аутигенное минералообразование. М.: Наука, 1989. С. 49–111.
2. Бобров Ю.А., Савинов В.М., Макаревич П.Р. Хлорофилл и первичная продукция // Экология и биоресурсы Карского моря. Апатиты: Кольский научный центр АН СССР, 1989. С. 45–50.
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. Ведерников В.И., Гагарин В.И. Первичная продукция и хлорофилл в Баренцевом море в сентябре–октябре 1997 г. // Океанология. 1998. Т. 38. № 5. С. 710–718.
5. Ведерников В.И., Гагарин В.И., Буренков В.И. Особенности распределения первичной продукции и хлорофилла в Печорском море в августе–сентябре 1998 г. // Океанология. 2001. Т. 41. № 1. С. 69–79.
6. Ветров А.А. Хлорофилл, первичная продукция и потоки органического углерода в Карское море // Океанология. 2008. Т. 48. № 1. С. 38–47.
7. Виноградов М.Е., Ведерников В.И., Романкевич Е.А., Ветров А.А. Компоненты цикла углерода в Арктических морях России. Первичная продукция и по-

- ток $C_{\text{орг}}$ из фотического слоя // *Океанология*. 2000. Т. 40 № 2. С. 221–233.
8. *Виноградов М.Е., Шушкина Э.А., Лебедева Л.П. и др.* Мезопланктон восточной части Карского моря и эстуариев Оби и Енисея // *Океанология*. 1994. Т. 34. № 5. С. 716–723.
 9. *Виноградов М.Е., Шушкина Э.А., Копелевич О.В., Шеберстов С.В.* Фотосинтетическая продукция Мирового океана по спутниковым и экспедиционным данным // *Океанология*. 1996. Т. 36 № 4. С. 566–575.
 10. *Виноградов М.Е., Шушкина Э.А., Незлин Н.П. и др.* Корреляционная связь различных параметров экосистемы эпипелагиали Мирового океана // *Океанология*. 1999. Т. 39. № 1. С. 64–74.
 11. *Книпович Н.М.* Гидрология морей и солоноватых вод. М.–Л.: Пищепромиздат, 1938. 513 с.
 12. *Кобленц-Мишке О.И.* Первичная продукция // Тихий океан. Т. 7. Биология Тихого океана. Кн. 1. Планктон. М.: Наука, 1967. С. 86–97.
 13. *Кобленц-Мишке О.И., Ведерников В.И.* Первичная продукция // Биология океана. Т. 2. Биологическая продуктивность океана. М.: Наука, 1977. С. 183–209.
 14. *Мошаров С.А.* Распределение первичной продукции и хлорофилла “а” в Карском море в сентябре 2007 г. // *Океанология*. 2010. Т. 50. № 6. С. 933–941.
 15. *Мошаров С.А., Демидов А.Б., Симакова У.В.* Особенности процессов первичного продуцирования в Карском море в конце вегетационного периода // *Океанология*. 2015. Т. 55. (В печати).
 16. Руководство по химическому анализу морских вод. РД 52.10.242-92. СПб.: Гидрометеоздат, 1993. 264 с.
 17. *Суханова И.Н., Флинт М.В., Мошаров С.А., Сергеева В.М.* Структура фитопланктонных сообществ и первичная продукция в Обском эстуарии и на прилежащем Карском шельфе // *Океанология*. 2010. Т. 50. № 5. С. 785–800.
 18. Современные методы гидрохимических исследований океана / Ред. Бордовский О.К., Иваненков В.Н. М.: ИО АН СССР, 1992. 198 с.
 19. *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.
 20. *Хлебович В.В.* Критическая соленость биологических процессов. Л.: Наука, 1974. 236 с.
 21. *Antoine D., André J.-M., Morel A.* Oceanic primary production 2. Estimation at global scale from satellite (coastal zone color scanner) chlorophyll // *Global Biogeochem. Cycles*. 1996. V.10. № 1. P. 57–69.
 22. *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.
 23. *Arrigo K.R., van Dijken G.L., Pabi S.* Impact of a shrinking Arctic ice cover on marine primary production // *Geophys. Res. Letter*. 2008. V. 35. L19603. doi: 10.1029/2008GL035028.
 24. *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.
 25. *Behrenfeld M.J., Falkowski P.G.* A consumer’s guide to phytoplankton primary productivity models // *Limnol. and Oceanogr.* 1997b. V. 42. № 7. P. 1479–1491.
 26. *Brugel S., Nozais C., Poulin M. et al.* Phytoplankton biomass and production in the southeastern Beaufort Sea in autumn 2002 and 2003 // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2009. V. 377. P. 63–77.
 27. *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.
 28. *Cota G.F., Pomeroy L.R., Harrison W.G. et al.* Nutrients, primary production and microbial heterotrophy in the southeastern Chukchi Sea: Arctic summer nutrient depletion and heterotrophy // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1996. V. 135. P. 247–258.
 29. *Carmack E.C., Barber D., Christensen J. et al.* Climate variability and physical forcing of the food webs and the carbon budget on panarctic shelves // *Prog. in Oceanogr.* 2006. V. 71. № 2–4. P. 145–181.
 30. *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.
 31. *Croxton F.E.* Elementary statistics with applications in medicine and biological sciences. N.Y.: Dover Publications, 1959. 376 p.
 32. *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.
 33. *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 // *Am. J. Sci.* 1996. V. 296. № 6. P. 664–691.
 34. *Hegseth E.N.* Phytoplankton of the Barents Sea – the end of a growth season // *Polar Biology*. 1997. V. 17. № 3. P. 235–241.
 35. *Hanzlick D., Aagaard K.* Freshwater and Atlantic water in the Kara Sea // *J. Geophys. Res.* 1980. V. 85. № C9. P. 4937–4942.
 36. *Harrison W.G., Cota G.F.* Primary production in the polar waters: relation to nutrient availability // *Polar Res.* 1991. V. 10. № 1. P. 87–104.
 37. *Harrison W.G., Irwin B., Platt T.* Primary production and nutrient assimilation by natural phytoplankton population of the eastern Canadian Arctic // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1982. V. 39. № 2. P. 335–345.
 38. *Harrison W.G., Platt T.* Photosynthesis-irradiance relationships in polar and temperate phytoplankton populations // *Polar Biology*. 1986. V. 5. № 3. P. 153–164.
 39. *Hirche H.J., Kosobokova K.N., Gaye-Haake B. et al.* Structure and function of contemporary food webs on Arctic shelves: A panarctic comparison The pelagic system of the Kara Sea – Communities and components of carbon flow // *Progress in Oceanography*. 2006. V. 71. № 2–4. P. 288–313.
 40. *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.
 41. *Jakobsson M., Grantz A., Kristoffersen Y., Macnab R.* Bathymetry and physiography of the Arctic Ocean and its constituent seas // *The organic carbon cycle in the Arctic ocean* / Eds. Stein R., Macdonald R.W. Berlin: Springer-Verlag, 2004. P. 1–6.

42. *Kristiansen S., Lund B.A.* Nitrogen cycling in the Barents Sea – I. Uptake of nitrogen in the water column // *Deep-Sea Res. I.* 1989. V. 36. № 2. P. 255–268.
43. *Lee S.H., Whitedge T.E.* Primary and new production in the deep Canada Basin during summer 2002 // *Polar Biology.* 2005. V. 28. № 3. P. 190–197.
44. *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) // *Siberian river run-off in the Kara Sea* / Eds. Stein R. et al. Amsterdam: Elsevier, 2003. P. 185–193.
45. *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.
46. *Millero F.J.* Thermodynamics of the carbon dioxide system in oceans // *Geochim. et Cosmochim. Acta.* 1995. V.59. № 4. P.661–677.
47. *Macdonald R.W., Wong C.S., Erickson P.E.* The distribution of nutrients in the southeastern Beaufort Sea: Implication for water circulation and primary production // *J. Geophys. Res.* 1987. V. 92. № C3. P. 2939–2952.
48. *Nöthig E.-M., Okolodkov Y., Larionov V.V., Makarevich P.R.* Phytoplankton distribution in the inner Kara Sea: A comparison of three summer investigations // *Siberian river run-off in the Kara Sea* / Eds. Stein R. et al. Amsterdam: Elsevier, 2003. P. 163–183.
49. *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.
50. *Platt T., Harrison W.G., Horne E.P.W., Irwin B.* Carbon fixation and oxygen evolution by phytoplankton in the Canadian High Arctic // *Polar Biology.* 1987. V. 8. № 2. P. 103–113.
51. *Pivovarov S., Schlitzer R., Novikhin A.* River run-off influence on the water mass formation in the Kara Sea // *Siberian river run-off in the Kara Sea* / Eds. Stein R. et al. Amsterdam: Elsevier, 2003. P. 9–25.
52. *Popova E.E., Yool A., Coward A.C. et al.* What controls primary production in the Arctic Ocean? Results from an intercomparison of five general circulation models with biogeochemistry // *J. Geophys. Res.* 2012. V. 117. C00D12. 16 PP. doi: 10.1029/2011JC007112.
53. *Redfield A.C., Ketchum B.H., Richards F.A.* The influence of organisms on the composition of sea water // *The Sea, Ideas and Observation.* New York: Interscience publishers, 1963. V. 2. P. 26–77.
54. *Sakshaug E.* Primary and secondary production in the Arctic Seas // *The organic carbon cycle in the Arctic ocean* / Eds. Stein R., Macdonald R.W. Berlin: Springer-Verlag, 2004. P. 57–81.
55. *Sorokin Yu.I., Sorokin P.Yu.* Plankton and primary production in the Lena river estuary and in the south-eastern Laptev Sea // *Estuar. Coastal. Shelf Sci.* 1996. V. 43. № 4. P. 399–418.
56. *Steemann 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.
57. *Stein R.* Circum Arctic river discharge and its geological record // *Int. J. Earth Science.* 2000. V. 89. P. 447–449.
58. *Sullivan C.W., Arrigo K.R., McClain C.R. et al.* Distribution of phytoplankton blooms in the Southern Ocean // *Science.* 1993. V. 262. P. 1832–1837.
59. *Tremblay J.-E., Michel C., Hobson K.A.* Bloom dynamics in early opening waters of the Arctic Ocean // *Limnol. Oceanogr.* 2006. V. 51. № 2. P. 900–912.
60. *Tremblay J.-E., Gagnon J.* The effect of irradiance and nutrient supply on the productivity of Arctic waters: A perspective on climate change // *Influence of Climate Change on the Changing Arctic and Sub-Arctic Condition* / Eds. Nihpul J.C.J., Kostianoy. New York: Springer, 2009. P. 73–94.
61. *Treguer P., Kamatani A., Gueneley S., Queguiner B.* Kinetics of dissolution of Antarctic diatom frustules and the biogeochemical cycle of silicon in the Southern Ocean // *Polar Biology.* 1989. V. 9. № 6. P. 397–403.
62. *Vetrov A.A., Romankevich E.A.* Primary production and fluxes of organic carbon to the seabed in the Russian arctic seas as a response to the recent warming // *Oceanology.* 2011. V. 51. № 2. P. 255–266.
63. *Yun M.S., Chung K.H., Zimmermann S. et al.* Phytoplankton productivity and its response to higher light levels in the Canada Basin // *Polar Biology.* 2012. V. 35. № 2. P. 257–268.

Evaluation of Environmental Factors Influence on Kara Sea Primary Production in Autumn

A. B. Demidov, S. A. Mosharov, P. N. Makkaveev

The regression analysis of primary production parameters versus environmental factors was performed based on the data of three Kara sea complex expeditions, carried out in September–October 1993, 2007 and 2011. Weak correlation was shown between primary production in the water column (PP_{int}) and the surface chlorophyll “a” (Chl_0) ($R^2 = 0.115$). Close relation has been noted between PP_{int} and chlorophyll specific primary production (P_{opt}^b) ($R^2 = 0.635$). Thus, in the autumn PP_{int} values depended mainly on the phytoplankton assimilation activity. In the end of the vegetative season high (close or above 1 mg/m^3) values of Chl_0 were not an index of phytoplankton production within photosynthetic layer where processes of organic matter synthesis were low. In turn PP_{int} and P_{opt}^b depended basically on intensity of insolation and weakly related to the content of the dissolved nitrogen and phosphorus. In the autumn insolation, apparently, is the main factor in the Kara sea primary production.