

УДК 551.465

ФИТОПЛАНКТОН СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ КАРСКОГО МОРЯ

© 2015 г. И. Н. Суханова¹, М. В. Флинт¹, Е. И. Дружкова²,
А. Ф. Сажин¹, В. М. Сергеева¹¹Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва²Мурманский морской биологический институт Кольского научного центра РАН

e-mail: m_flint@orc.ru

Поступила в редакцию 24.04.2014 г.

Исследования выполнены в северо-западной части Карского моря в последних числах сентября 2007 и 2011 гг. Получены оценки видовой и размерной структуры, численности, биомассы фитопланктона, роли автотрофной и гетеротрофной составляющих в фитоценозах. Численность автотрофного микро-, нано- и пикопланктона возрастала более чем на порядок в каждой последующей более мелкой-размерной группе. В общей биомассе автотрофного фитопланктона доминировал микрофитопланктон. Сырая биомасса микрофитопланктона была в 2.5 раза выше, чем нанофитопланктона и в 5 раз выше, чем пикофитопланктона. В гетеротрофной составляющей фитопланктона по численности и биомассе доминировал нанофитопланктон. Соотношение общей численности авто- и гетеротрофного фитопланктона было 7 : 1, сырой биомассы 2.5 : 1, биомассы в углероде 2 : 1. В области внешнего шельфа, континентального склона и прилежащем глубоководном районе желоба Св. Анны выделены три биотопа, различающиеся по составу и количественным характеристикам фитоценозов. Для фронтальных зон, разделяющих биотопы, характерна повышенная биомасса фитопланктона и доминирование в сообществе диатомовых (более 40% по биомассе), что указывает на локальную доступность для водорослей “свежих” биогенных элементов.

DOI: 10.7868/S0030157415040140

Северо-западная часть Карского моря является наиболее сложным районом бассейна. Здесь происходит взаимодействие между водами Карского шельфа и Центрального Арктического бассейна. На гидрологическую структуру и динамику вод этого района существенное влияние оказывают поток относительно теплой и высокосоленой воды атлантического происхождения, приходящий с севера-запада вдоль склона западного отрога желоба Св. Анны, и Восточное Новоземельское течение, идущее на северо-восток вдоль карского берега Новоземельского архипелага [2, 15]. В северо-западной части Карского моря часто лежит северная граница поверхностной линзы вод, опресненной речным стоком Оби и Енисея [1, 2]. Взаимодействие вод разного происхождения формирует в этом районе систему хорошо выраженных фронтальных зон. В целом для северо-западной части бассейна характерно высокое разнообразие биотопических условий, в которых функционирует планктонное сообщество. Особенности структуры арктического фитоценоза, складывающейся в этих условиях, до настоящего времени не были известны. Наше исследование было направлено на оценку качественного состава, численности, размерной структуры, биомассы, вклада в количественные показатели авто- и гетеротрофной составляющих фитопланктона в северо-западной части Карского моря. Особен-

ности структуры фитоценоза были проанализированы в связи с гидрофизическими и гидрохимическими условиями в конкретных биотопах.

РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЙ,
МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал был собран в двух рейсах НИС “Академик Мстислав Келдыш” 23–25 сентября 2007 г. и 28–29 сентября 2011 г. Исследованиями были охвачены область внешнего шельфа от глубин 115–140 м, район континентального склона и собственно желоб Св. Анны с глубинами 545–555 м. В 2007 г. на 9 станциях квазимеридионального разреза в широтном диапазоне от 75°33.3' до 76°55.5' с.ш. было собрано 52 пробы фитопланктона; в 2011 г. на 8 станциях разреза между 76°17.0' и 76°58.4' с.ш. получено 32 пробы фитопланктона (рис. 1).

Пробы для анализа фитопланктона отбирали из 5–30-литровых батометров Нискина комплекса “Rosett”. Выбор горизонтов отбора проб проводили после предварительного STD-зондирования с учетом вертикального распределения температуры, солёности и флуоресценции хлорофилла. Пробы брали с 4–6 горизонтов с тем, чтобы охватить верхний перемешанный слой (2–3 пробы), слой скачка плотности и/или максимума флуо-

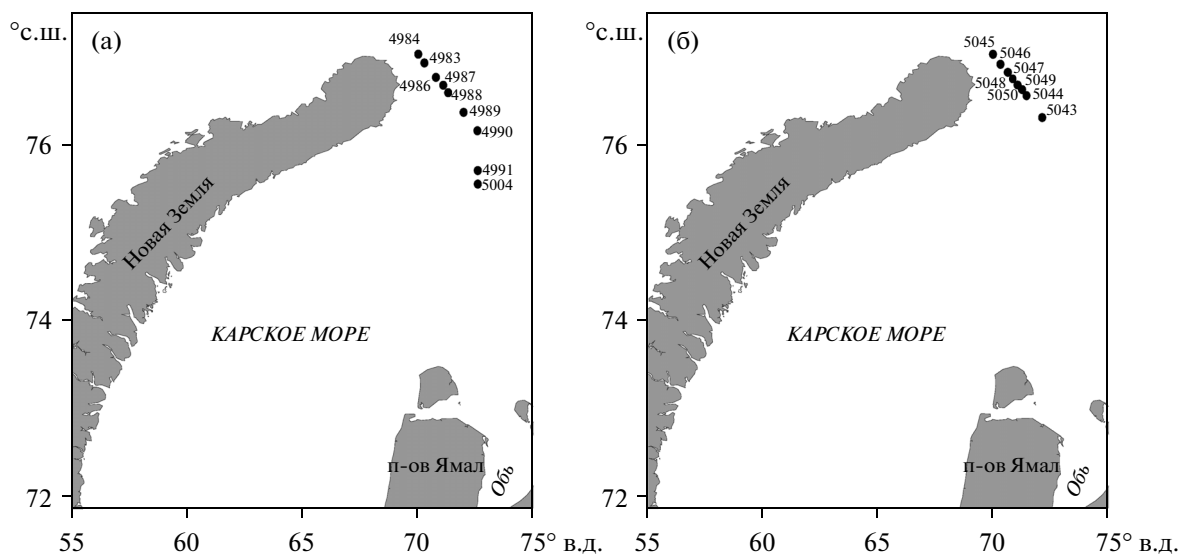


Рис. 1. Схема расположения станций в 2007 г. (а) и 2011 г. (б).

ресценции (1–2 пробы) и слой под пикноклином (1–2 пробы).

Концентрирование фитопланктона проводили методом мягкой обратной фильтрации, разработанным в Институте океанологии [7], с использованием лавсановых фильтров с порами 1 мкм. Большая часть проб была обработана без фиксации в живом состоянии сразу же после концентрирования или в течение одного–двух дней. Живые пробы хранили в холодильнике при температуре 2–3°C. Обработку проб вели в камерах Ножотта (объем 0.084 мл) при увеличении $\times 400$ и Наумана (объем 1 мл) при увеличении $\times 200$, используя микроскопы Jena Lumag, Leica и Биолам 2 вар. 12. Пробы просматривали при световом и флуоресцентном режиме для выявления гетеротрофных форм. Все пробы после обработки живого материала были зафиксированы 1% раствором формальдегида для последующего анализа в стационарных условиях с целью уточнения численности крупных форм диатомей и динофлагеллят. Для расчета сырой биомассы использовали данные измерений клеток и определения их объемов на основе геометрического подобия. Содержание углерода в клетках рассчитывали, используя соответствующие коэффициенты для разных таксономических и размерных групп [14, 16, В.И. Ведерников, неопубликованные данные].

На материале 2011 г. были получены данные по пикофитопланктону (диаметр клеток – 1–2 мкм) и самых мелкогабаритных форм нанопланктона (диаметр от 3 до 6 мкм). Для учета пико- и нанопланктона пробы воды брали из тех же батометров и с тех же горизонтов, что и пробы фитопланктона. Процесс подготовки препаратов включал окрашивание 50 мл воды флуорохромом

примулином, фиксацию 3.6% раствором глютарового диальдегида и последующее осаждение на черные ядерные фильтры с диаметром пор 0.4 мкм [9, 12, 13] с применением собственной модификации метода [17]. Непосредственно после приготовления препараты были заморожены и хранились при температуре -24°C вплоть до обработки в стационарных условиях с использованием люминесцентного микроскопа Leica DM 5000 при увеличении $\times 200$ –1000. Мелкие и многочисленные формы учитывали в 50–100 полях зрения, редкие формы – при тотальном просмотре препарата. Объем клеток рассчитывали на основе их размеров и принципа подобия соответствующим стереометрическим фигурам. Биомасса водорослей в углеродном эквиваленте была определена исходя из их объемов [14].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Видовая структура и гетеротрофная составляющая фитоплана. Полученные материалы характеризовали осеннюю стадию сукцессии фитоплана. В этот период в фитопланктоне исследованной акватории нами идентифицировано 166 видов водорослей и 12 форм определены до рода. Наибольшим числом видов характеризовались Dinophyceae (81 вид) и Bacillariophyceae (54 вида). Другие классы были представлены значительно меньшим видовым разнообразием: Cryptophyceae – 8 видов, Prymnesiophyceae – 7 видов, Prasimnophyceae – 4 вида, Chrysophyceae – 4 вида, Dictyochophyceae – 3 вида, Euglenophyceae – 1 вид, Pedinophyceae – 1 вид, Eubriidae – 1 вид, Chocnoflagellidae – 1 вид, а также Silvaniiaceae – 1 вид.

Большая часть видов присутствовала в пробах в оба года исследований. Встречаемость 47 из них была выше 80% (по числу станций). 63 вида водорослей, характерных для Карского моря, обнаружены только в один из годов исследований. В основном это были виды, встреченные лишь на 1–2, реже на 3–4 станциях и малочисленные. Однако среди этих 63 видов были и виды, достигавшие значительной численности и встреченные на половине и более станций в один их годов. Примером для 2007 г. может служить *Chaetoceros diadema* (встречаемость на 89% станций, максимальная численность 18.0×10^6 кл/м²), *C. concavicornis* (55%, 6.0×10^6 кл/м²), *C. debilis* (55%, 10.2×10^6 кл/м²), *C. decipiens* (55%, 6.0×10^6 кл/м²), *Eucampia graenlandica* (77%, 47.2×10^6 кл/м²), *Paralia sulcata* (55%, 3.2×10^6 кл/м²). В 2011 г. многочисленным и часто встречающимся был только один вид диатомей – *Chaetoceros tenuissimus*, который отмечен на 87% станций и достигал максимальной численности в 7.8×10^6 кл/м². Среди динофитовых водорослей видов, наблюдавшихся только в 2007 г., было 17, а в 2011 г. – 19. Подавляющее большинство этих видов отличалось крайне низкой численностью и было встречено на 1–2 станциях. Только три вида динофитовых – *Torodinium teredo*, *Alexandrium ostentfeldii* и *Protoperidinium granii* достигали максимальной численности 0.41×10^6 , 0.39×10^6 и 0.26×10^6 кл/м² соответственно и были встречены в 2011 г. на 50% станций.

В 2011 г. таксономический список был пополнен 11 автотрофными и 2 гетеротрофными видами пико- и нанопланктонных водорослей, идентификация которых стала возможной благодаря использованию флуоресцентной микроскопии. Из этого списка семь автотрофных видов были многочисленны и определяли количественные показатели фитопланктона в целом. Основу численности (>95%) и биомассы (>90%) пикофитопланктона на всех станциях составлял представитель класса Prasinophyceae – *Micromonas pusilla* (диаметр клетки 1.5 мкм). Максимальная численность вида в поверхностном слое на ст. 5043 достигала 35×10^6 кл/л. Еще один вид пикофитопланктона *Resultor micron* (Pedinophyceae) обнаружен только на северных станциях разреза (к северу от ст. 5048, рис. 1) с максимальной численностью 0.7×10^6 кл/л на ст. 5046. Среди нанопланктонных автотрофных водорослей (диаметр клеток от 3 до 10 мкм, объем клеток до 500 мкм³) высокой численностью характеризовались пять видов: *Plagioselmis prolonga*, *Hemiselmis anomala* (Cryptophyceae), *Pyramimonas grossi* (Prasinophyceae), *Imantonia rotunda* и *Dicrateria* sp.1 (Prymnesiophyceae). Два последних вида, так же как *R. micron*, были встречены только на северных станциях разреза (табл. 1, рис. 2). *Plagioselmis prolonga* и *Hemiselmis anomala* достигали высокой

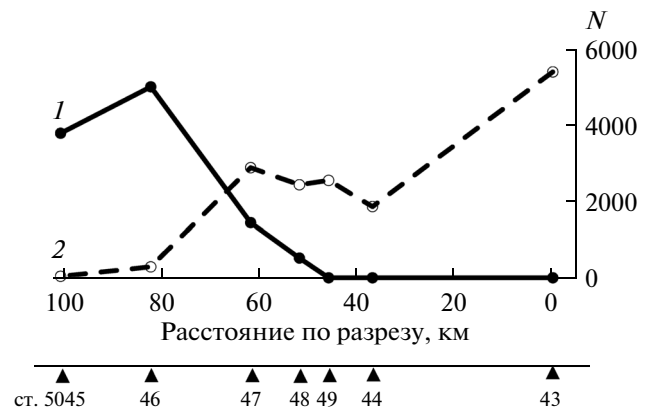


Рис. 2. Распределение суммарной численности ($N \times 10^6$ кл/м²) видов фитопланктона, характерных для северного (1) и южного (2) районов исследованной области Карского моря. 2011. Слой 0–25 м. 1 – *Imantonia rotundata*, *Dicrateria* sp., 2 – *Hemiselmis anomala*, *Plagioselmis prolonga*.

численности в средней и южной частях района исследования. Пять перечисленных выше видов нанопланктона составляли от 23.5 до 64% общей численности автотрофного фитопланктона и от 6.3 до 48.2% общей биомассы в углероде. Четыре автотрофных вида нанопланктона: *Apedinella spinifera*, *Karlodinium venificum*, *Pyramimonas octopus* и *Rhodomonas* sp. и один гетеротрофный вид *Caecitellus parvulus* были встречены только на одной станции и в незначительном количестве. Гетеротрофный вид *Telonema subtilis* также имел низкую численность, но был встречен почти на всех станциях.

В материалах 2011 г. гетеротрофные формы составляли от 7 до 20% общей численности фитопланктона (в среднем по разрезу 13.7%) и от 23 до 42% общей сырой биомассы (в среднем по разрезу ~30%) (табл. 2, рис. 3). Видовые определения гетеротрофных форм были проведены главным образом в размерной группе с диаметром клеток >10 мкм (объем клеток >500 мкм³). В этой размерной группе было определено 15 видов рода *Protoperidinium* (*P. bipes*, *P. brevipes*, *P. brochi*, *P. cerasus*, *P. depressum*, *P. divergens*, *P. globulus*, *P. granii*, *P. okamurai*, *P. pallidum*, *P. pellucidum*, *P. pyriforme*, *P. roseum*, *P. steinii*, *P. subinermis*), 3 вида *Gyrodinium* (*G. spirale*, *G. fusiforme*, *G. lachryma*), 4 вида *Gymnodinium* (*G. blux*, *G. albulum*, *G. stellatum* и *G. heterostriatum*), 3 вида *Cochlodinium* (*C. citron*, *C. helicoides* и *C. archimedes*), 2 вида *Warnowia* (*W. makulata* и *W. schuettii*), кроме того *Amphidinium sphaenoides* и *A. longum*, *Katodinium glaucum*, *Actiniscus pentasterias*, *Pronoctiluca pelagica*. Из нанопланктонных форм (диаметр клетки от 3 до 10 мкм) до рода был определен *Gyrodinium* sp.1, который формировал от 2 до 17% общей численности гетеротрофов, до вида определены *Telonema subtilis*, *Leucocryptos marina* и *Monosiga marina*,

Таблица 1. Численность ($N \times 10^6$ кл./м³), численность пикофитопланктона ($N \times 10^9$ кл./м³), сырая биомасса (B_w , мг/м³), сырая биомасса в углеводе (B_c , мг/м³) фитопланктона в слое 0–25 м в северо-западной части Карского моря в 2011 г. (28–29 сентября 2011 г.)

№ станции	Показатели	Bacillariophyceae	Dinophyceae	Prymnesiophyceae			Cryptophyceae	Prasinophyceae	Euglenophyceae	Прочие идентифицированные	Неидентифицированные > 5 мкм	Неидентифицированные > 5 мкм	Общая	Пикофитопланктон
				Coccolithales	Imantonia, Diaterea	Phaeocystis								
5043	N	23.6	95.6	11.8	—	830.8	5396.5	1234.9	23.9	7.0	195.8	13019.2	217.8	
	B_w	22.78	343.0	6.74	—	25.74	158.66	25.64	13.83	19.42	54.83	775.15	422.2	
	B_c	2.53	34.46	0.99	—	—	—	4.59	2.07	2.14	8.28	106.53	83.1	
5044	N	1006.7	270.3	24.3	—	2935.0	1862.0	321.5	79.5	15.0	294.1	9293.1	97.6	
	B_w	1157.1	1379.0	8.48	—	77.43	111.76	5.71	46.12	15.55	142.8	3046.99	175.8	
	B_c	111.18	127.86	1.21	—	12.78	19.29	1.0	6.92	1.78	21.09	320.45	36.7	
5049	N	111.5	336.9	64.7	—	1719.0	2547.5	726.5	121.0	1.3	136.0	8525.7	137.1	
	B_w	111.6	926.12	19.83	—	29.97	153.6	19.61	70.2	4.2	57.26	1462.1	246.6	
	B_c	15.47	87.17	2.98	—	5.4	31.7	3.45	10.49	0.44	8.53	177.78	51.3	
5048	N	993.6	164.6	6.2	517.3	942.5	2433.0	465.8	48.0	7.3	81.75	8530.0	108.4	
	B_w	1017.06	975.5	14.63	57.58	16.49	114.94	12.21	27.83	4.64	21.91	2340.79	196.5	
	B_c	117.37	81.29	1.71	9.9	2.98	25.64	2.13	4.23	0.53	3.36	262.67	40.8	
5047	N	400.0	217.0	10.85	1440.8	1237.8	2881.8	177.4	83.9	35.28	232.8	8567.4	135.9	
	B_w	533.78	523.85	5.63	104.24	22.41	129.8	18.5	48.6	27.73	97.12	1574.2	244.1	
	B_c	66.57	49.59	0.85	16.72	4.01	22.41	2.89	7.26	3.19	14.48	198.71	50.8	
5046	N	19.8	138.8	6.7	5005.5	1877.0	286.8	1290.3	0.1	0.1	924.7	3944.0	115.0	
	B_w	63.04	442.26	8.25	423.98	37.1	18.3	24.91	0.06	0.6	400.4	1591.61	206.5	
	B_c	8.54	41.17	1.23	74.94	6.25	3.95	4.47	0.01	0.07	59.57	229.29	43.9	
5045	N	163.3	84.1	5.6	3786.0	2366.0	39.5	2186.8	5.5	0.5	108.8	9398.9	110.0	
	B_w	247.99	442.0	4.78	370.6	12.63	3.78	28.5	0.94	2.13	56.9	1198.63	206.5	
	B_c	16.24	37.6	0.7	59.95	2.73	0.68	5.22	0.06	0.24	8.39	136.58	46.3	

Примечание. Жирным шрифтом выделены максимальные величины.

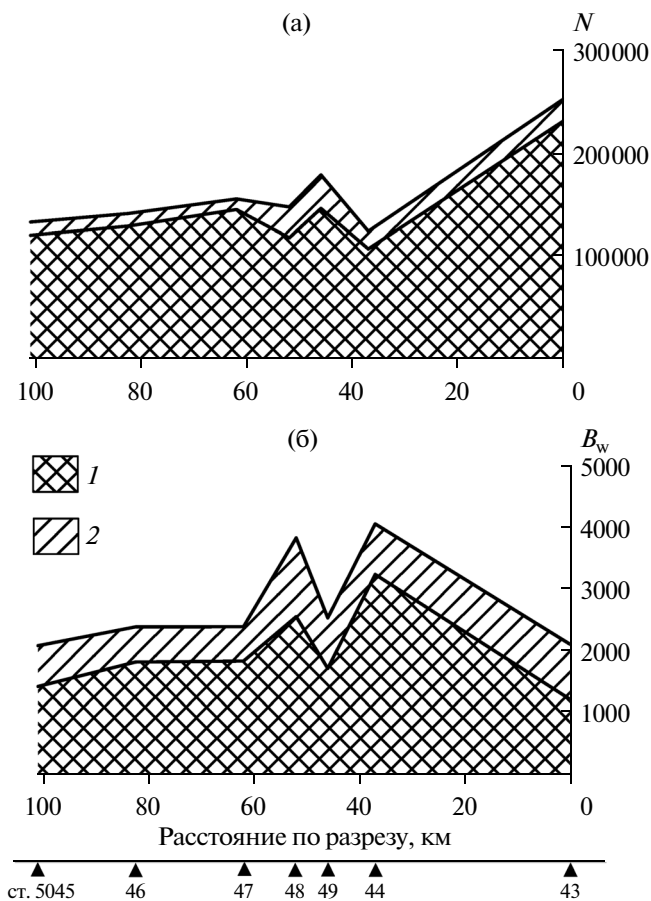


Рис. 3. Соотношение численности, $N \times 10^6$ кл/м² (а) и сырой биомассы B_w , мг/м² (в) автотрофного (1) и гетеротрофного (2) фитопланктона в слое 0–25 м, 2011 г.

вклад которых в общую численность гетеротрофных форм не превышал 3–5%.

Размерная структура фитоценоза по данным 2011 г. Анализ размерной структуры автотрофного фитопланктона показал, что в конце вегетационного периода по числу клеток доминирует пикофитопланктон (88–93% общей численности автотрофного фитопланктона) (табл. 1, 2). Нанофитопланктон (объем клетки 5–500 мкм³) формировал 5.5–10.4%, микрофитопланктон – не более 1.5% общего числа клеток. В сырой биомассе фитоценоза, включая пикофитопланктон, в большинстве случаев доминировал микрофитопланктон, составляя от 47.2 до 81.3% общей сырой биомассы водорослей (рис. 4а). Исключением были две станции 5043 и 5046. На ст. 5043 вклад трех размерных групп в общую сырую биомассу фитопланктона был почти равным, а в углеродной биомассе пикофитопланктон был доминирующей группой (43.8%), что определялось высоким содержанием углерода в клетках пиководорослей. На ст. 5046 основу сырой биомассы составлял на-

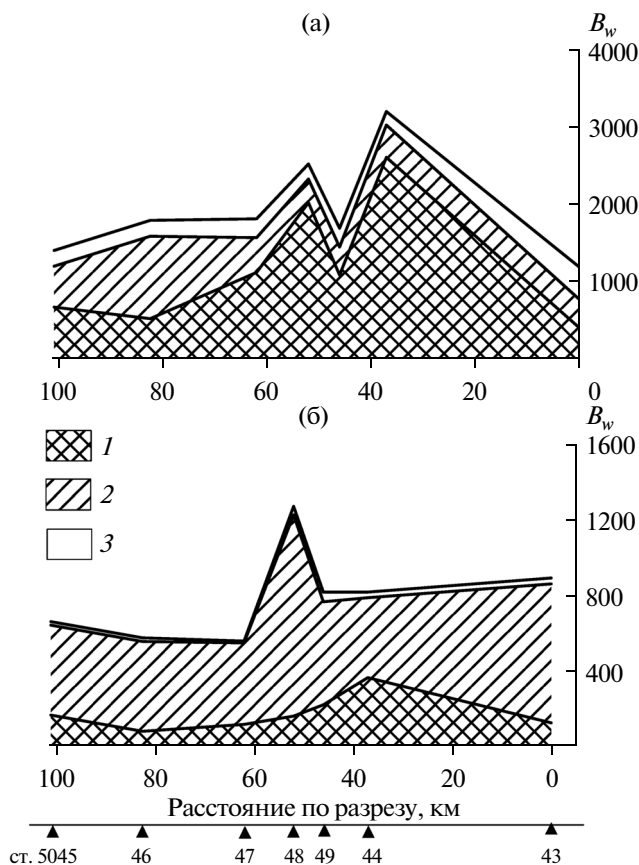


Рис. 4. Соотношение сырой биомассы (B_w , мг/м²) разных размерных групп автотрофного (а) и гетеротрофного (б) фитопланктона в слое 0–25 м, 2011 г. 1 – микрофитопланктон; 2 – нанофитопланктон; 3 – пикофитопланктон.

нофитопланктон (53.4%) благодаря высокой численности двух видов мелкокоразмерных водорослей *Imantonia rotunda* и *Dicrateria* sp.1 (200.2×10^3 кл/л). В единицах углерода нанофитопланктон доминировал не только на ст. 5046 (64.3%), но и на ст. 5045 (49.0%), где *Imantonia rotunda* и *Dicrateria* sp.1 также были многочисленны. На остальных станциях разреза в углеродной биомассе доминировал микрофитопланктон (табл. 2).

Размерная структура гетеротрофной части фитоценоза отличалась преобладанием нанофитопланктона, составлявшего от 43 до 75% общей численности этой группы водорослей. Нанофитопланктон формировал 52.2–84.3% общей сырой биомассы гетеротрофного фитопланктона и 47.0–87.4% биомассы в углероде (рис. 4б, табл. 2).

Показательной характеристикой фитоценоза служит соотношение авто- и гетеротрофных форм в каждой из трех размерных групп (табл. 2). Доля гетеротрофов в общей численности пикофитопланктона повсеместно была невысокой – от 1.8 до 11.8%. В сырой и углеродной биомассе пико-

Таблица 2. Вклад трех размерных групп автотрофного (А) и гетеротрофного (Г) фитопланктона в численность ($N \times 10^6$ кл/м²), сырую биомассу (B_w , мг/м²) и биомассу в углероде (B_c , мг/м²) в слое 0–25 м (28–29 сентября 2011 г). V – объем клетки, мкм³. D – диаметр шаровидных клеток, мкм

№ станций	Группа	N			B_w			B_c		
		$V > 500$ $D > 10$	$V - 10-500$ $D - 3-10$	$V < 10$ $D < 2.5$	$V > 500$ $D > 10$	$V - 10-500$ $D - 3-10$	$V < 10$ $D < 2.5$	$V > 500$ $D < 10$	$V - 10-500$ $D - 3-10$	$V < 10$ $D < 2.5$
5043	А	153.0	12833.6	217817.2	404.6	370.6	422.2	42.27	64.26	83.1
	Г	61.6	12466.2	8944.2	118.7	742.6	32.4	10.29	109.78	6.48
5944	А	1360.7	7932.7	97640.8	2622.9	424.1	175.8	247.85	72.26	36.7
	Г	234.9	8562.7	8237.0	361.44	427.1	29.6	36.68	37.55	5.89
5049	А	522.5	8003.2	137121.0	1083.5	366.1	246.6	108.82	68.96	51.34
	Г	130.6	13933.6	18440.4	215.1	551.6	51.0	21.68	91.46	10.3
5048	А	1200.6	7329.4	108385.9	2031.1	309.8	196.5	203.85	58.82	40.85
	Г	65.0	15687.4	14202.6	154.9	1076.3	46.2	15.81	173.48	9.25
5047	А	694.2	7873.2	135900.3	1120.4	453.8	244.1	128.62	70.44	50.8
	Г	126.1	7617.5	2448.0	110.5	435.5	8.6	15.48	70.65	1.71
5046	А	164.9	13328.9	114986.6	514.1	1077.6	206.5	53.7	175.59	43.86
	Г	59.6	5633.4	6392.3	74.3	479.8	19.9	9.74	80.72	3.98
5045	А	245.9	9153.0	110054.7	662.6	536.0	206.5	47.04	89.54	46.3
	Г	114.0	7629.6	5059.2	160.0	482.2	18.3	25.06	89.59	3.64

Примечание. Жирным шрифтом выделены максимальные показатели.

планктона доля гетеротрофного компонента составляла от 3.3 до 19.0%.

Доля гетеротрофных водорослей в нанофитопланктоне (диаметр клеток 3–10 мкм) существенно различалась на разных станциях разреза. На станциях 5044, 5045, 5047 вклад автотрофного и гетеротрофного нанопланктона в численность и биомассу был сходным. На ст. 5043 при одинаковой численности авто- и гетеротрофных водорослей сырая биомасса и биомасса в углероде гетеротрофных форм были существенно выше и составляли 67 и 63% соответственно. Это объясняется доминированием в автотрофном нанопланктоне мелких клеток со средним объемом ~30 мкм³, в то время как средний объем гетеротрофного нанопланктона был в два раза выше. На станциях 5048 и 5049 доля гетеротрофов в численности нанофитопланктона увеличивалась до 68.2 и 63.5 % соответственно. На тех же станциях доля гетеротрофов в сырой и углеродной биомассе нанопланктона составляла соответственно 77.6 и 74.3% (ст. 5048) и 60 и 57% (ст. 5049). Доминирование автотрофного нанофитопланктона по численности, сырой биомассе и биомассе в углероде было отмечено только на ст. 5046, что связано с массовым развитием двух видов *Rytmnesiophyceae*.

В размерной группе микрофитопланктона на всех станциях в численности, сырой биомассе и

биомассе в углероде доминировали автотрофные водоросли (табл. 2, рис. 3).

Численность фитопланктона, 2011 г. В автотрофной составляющей всего фитоплана численность пикопланктона более чем на порядок превышала численность нано- и микрофитопланктона вместе взятых и колебалась в пределах $97.6-217.8 \times 10^9$ кл/м² ($3.9-8.7 \times 10^6$ кл/л) (табл. 1). Более 95% численности пиководорослей составлял *Micromonas pusilla*. Численность гетеротрофного пикопланктона была практически повсеместно ниже автотрофного более чем на порядок и варьировала в интервале $2.4-18.4 \times 10^9$ кл/м² ($1.0-7.4 \times 10^5$ кл/л). На ряде станций (5043, 5045 и 5047) различия в численности авто- и гетеротрофного пикопланктона достигали 20–50 раз (табл. 2).

Численность автотрофного нанофитопланктона в исследованном районе колебалась в небольших пределах от 7.9×10^9 до 13.3×10^9 кл/м² ($3.0-5.3 \times 10^5$ кл/л). Максимальные численности зарегистрированы на станциях 5043 и 5046 (табл. 2). На ст. 5043 доминировали два мелкоразмерных вида *Cryptophyceae* – *Plagioselmis prolonga* и *Hemiselmis anomala* со средним объемом клеток ~35 мкм³, формировавшие 42% численности автотрофного нанофитопланктона (суммарная численность двух видов 2.2×10^5 кл/л). На ст. 5046 37.6% (2.0×10^5 кл/л) численности нанофитопланктона со-

ставляли виды *Imantonia rotunda* и *Dicrateria* sp.1. со средним объемом клеток $\sim 85 \text{ мкм}^3$. На этих же двух станциях наблюдалась высокая численность неидентифицированных клеток нанофитопланктона диаметром 3–5 мкм (табл. 1). Неидентифицированные клетки составляли на ст. 5043 – 37.6%, на ст. 5046 – 29.2% от автотрофного нанофитопланктона.

Максимальная численность гетеротрофного нанопланктона $12.5\text{--}15.7 \times 10^9 \text{ кл/м}^2$ ($5.0\text{--}6.5 \times 10^5 \text{ кл/л}$) наблюдалась на станциях 5043, 5048 и 5049. В остальных частях обследованного района число клеток этой группы колебалось в небольших пределах $5.6\text{--}8.6 \times 10^9 \text{ кл/м}^2$ ($2.3\text{--}3.4 \times 10^5 \text{ кл/л}$).

Численности автотрофного и гетеротрофного микрофитопланктона повсеместно были низкими и составляли 0.1 до 1.4% соответственно от общей численности водорослей в каждой из этих групп. Максимальные численности автотрофного микрофитопланктона – $97.6\text{--}1.4 \times 10^9$ и $1.2 \times 10^9 \text{ кл/м}^2$ (54.4×10^3 и $48.0 \times 10^3 \text{ кл/л}$ соответственно) были зарегистрированы на станциях 5044 и 5048. В обоих случаях $\sim 75\%$ микрофитопланктона составлял *Chaetoceros compressus*. Максимум обилия гетеротрофного микрофитопланктона составлял $0.23 \times 10^9 \text{ кл/м}^2$ ($9.4 \times 10^3 \text{ кл/л}$) и наблюдался на ст. 5044 (табл. 2).

Биомасса фитопланктона, 2011 г. Биомасса фитопланктона практически повсеместно была низкой, что свидетельствовало об окончании вегетационного периода. Максимальные значения суммарной сырой биомассы и биомассы в углероде автотрофного фитопланктона (включая пикопланктон) составляли 3223 мг/м^2 и 356.8 мг С/м^2 , соответственно (128.9 мг/м^3 и 14.3 мг С/м^3) (ст. 5044, табл. 2). Минимальная величина сырой биомассы была в 2.7 раза ниже – 1197 мг/м^2 (48 мг/м^3) (ст. 5043). Минимальные величины биомассы фитопланктона в углероде составляли (7.6 и 7.3 мг С/м^3) и были зарегистрированы на станциях 5043 и 5045, соответственно. Основной вклад в общую биомассу вносил микрофитопланктон, представленный главным образом *Vaccillariophyceae* и *Dinophyceae* (табл. 1). В районах с самой высокой биомассой (станции 5044 и 5048) основным компонентом фитопланктона был *Chaetoceros compressus*, который формировал 35–40% сырой биомассы и биомассы в углероде. Популяция *C. compressus* находилась в завершающей фазе “цветения” и более 50% клеток было встречено в виде спор. На этих же станциях $\sim 40\%$ сырой биомассы и биомассы в углероде приходилось на долю динофлагеллят. В северной части разреза (станции 5045 и 5046) наряду с микропланктоном значительную часть биомассы составлял нанофитопланктон, благодаря массовому развитию *Imantonia rotunda* и *Dicrateria* sp.1.

Суммарная сырая биомасса всех размерных групп гетеротрофного фитопланктона варьировала от 455 мг/м^2 (ст. 5047) до 1277 мг/м^2 (ст. 5048) (22.2 и 51.1 мг/м^3 соответственно). Величины биомассы в углероде изменялись в пределах 81.8 мг С/м^2 (ст. 5044) – 198.5 мг С/м^2 (ст. 5048) ($3.2\text{--}7.9 \text{ мг С/м}^3$ соответственно).

Количественные характеристики фитопланктона в 2007 г. (табл. 3) получены без учета пикофитопланктона. Мелкие клетки нанофитопланктона с диаметром от 3 до 5–6 мкм были учтены в материале не полностью по методическим причинам. Суммарная численность фитопланктона в верхнем 25-метровом слое колебалась в районе исследований от $987 \times 10^6 \text{ кл/м}^2$ ($39.5 \times 10^3 \text{ кл/л}$) (ст. 4989) до $2593 \times 10^6 \text{ кл/м}^2$ ($103.7 \times 10^3 \text{ кл/л}$) (ст. 4987). Общая сырая биомасса изменялась в пределах от 612 мг/м^2 (24.5 мг/м^3) (ст. 4989) до 1976 мг/м^2 (79.0 мг/м^3) (ст. 5004); биомасса в углероде варьировала от 63.7 мг С/м^2 (2.5 мг С/м^3) на ст. 4989 до 179 мг С/м^2 (7.2 мг С/м^3) на ст. 5004. Гетеротрофные виды составляли не более 2% общей численности и 7–8% общей сырой биомассы фитопланктона. При расчетах суммарной биомассы фитопланктона в углероде гетеротрофные виды не учитывались.

Из-за различий в учете пико- и наноразмерных групп водорослей сравнение количественных показателей фитопланктона двух лет затруднено. В 2007 г. нанофитопланктон с диаметром клетки $<5\text{--}6 \text{ мкм}$ учтен не полностью, а анализ материалов 2011 г. показал, что клетки такого диаметра были многочисленны. В эту размерную группу входила большая часть *Prymnesiophyceae*, *Cryptophyceae* и *Prasinophyceae*, а также группа неидентифицированных клеток. Например, *Phaeocystis pouchetii* (*Prymnesiophyceae*) в оба года был встречен только в виде подвижных жгутиковых клеток с диаметром от 2 до 6 мкм. Таким образом, в сборах 2007 г. значительная часть клеток этого вида нами недоучитывались. В размерную группу с диаметром 2–5 мкм входили *Hemiselmis anomala* и большая часть популяции *Pyramimonas grossii*, также недоучтенные в материалах 2007 г. Недоучет значительной части нанофитопланктона хорошо виден при сравнении оценок численности фитопланктона, полученных в исследованном районе в оба года. В среднем суммарное число клеток автотрофного фитопланктона (без пикопланктона) в 2011 г. было в 3 раза выше, чем в 2007 г. – 405.0×10^3 и $130.5 \times 10^3 \text{ кл/л}$ соответственно. Различия в общей сырой биомассе и в биомассе в углероде были менее выражены и составляли 1.3 и 1.6 раз соответственно, т.к. наибольший вклад в биомассу в оба года давал микрофитопланктон.

Таблица 3. Численность ($N \times 10^6$ кл./м²), сырая биомасса (B_w , мг/м²), биомасса в углероде (B_c , мг С/м²) фитопланктона в слое 0–25 м (23–25 сентября 2007 г.)

№ станций	Показатели	Vacillariophyceae	Dinophyceae	Prymnesiophyceae	Chrysiophyceae	Неидентифицированные >5 мкм	Прочие идентифицированные	Flagellatae >5 мкм	Общая	Flagellatae <5 мкм*
4984	N	160.14	288.67	62.94	20.3	676.08	51.18	456.85	1716.16	877.51
	B_w	754.44	972.48	18.99	1.02	42.29	74.36	63.14	1863.58	28.76
	B_c	34.49	87.23	2.85	0.15	8.49	9.70	10.18	153.09	4.34
4983	N	52.31	239.25	51.68	9.74	413.54	16.14	640.9	1423.56	1114.9
	B_w	131.48	457.39	13.26	0.49	104.76	17.47	134.07	724.85	48.38
	B_c	6.34	52.86	2.01	0.07	20.95	2.60	20.20	105.03	8.05
4986	N	113.13	155.49	73.12	3.8	323.82	55.45	568.47	1293.28	809.81
	B_w	195.12	687.43	14.89	0.19	55.05	44.31	82.22	1079.21	23.07
	B_c	30.80	61.84	3.06	0.03	11.31	10.02	13.47	130.53	3.46
4987	N	209.84	225.13	274.47	125.43	479.04	79.58	1199.62	2593.11	2880.37
	B_w	345.96	657.97	59.42	6.40	81.40	31.54	185.74	1368.43	115.21
	B_c	19.27	60.51	8.91	0.96	16.29	4.60	27.86	138.40	19.2
4988	N	36.17	139.15	81.76	29.65	70.0	19.47	679.37	1055.57	1029.45
	B_w	48.57	795.14	17.69	1.71	11.9	42.07	73.97	991.05	32.84
	B_c	4.02	63.43	2.65	0.26	2.4	5.21	11.1	89.07	5.2
4989	N	177.53	193.95	78.87	25.02	96.3	3.4	412.29	987.36	1352.13
	B_w	108.93	443.02	10.0	1.25	11.63	2.02	34.91	611.76	50.64
	B_c	11.27	42.07	2.31	0.19	2.33	0.3	5.24	63.71	8.31
4990	N	222.91	185.83	36.95	38.52	66.64	16.74	611.8	1179.39	1453.3
	B_w	470.13	585.6	9.33	1.92	8.0	3.39	43.76	1122.13	37.51
	B_c	17.5	55.78	1.44	0.29	1.6	0.51	7.3	84.42	5.63
4991	N	546.94	282.56	167.59	117.24	442.61	4.4	583.95	2145.29	4581.2
	B_w	191.31	1174.9	42.03	6.05	75.25	6.11	82.02	1577.67	169.9
	B_c	19.2	105.71	6.3	0.91	15.05	0.81	11.89	159.87	33.24
5004	N	767.01	268.05	181.0	62.97	452.3	18.44	274.4	1571.87	832.45
	B_w	401.43	1459.28	37.07	3.2	64.32	18.27	56.89	1976.14	27.38
	B_c	28.0	119.56	7.06	0.48	12.86	2.42	8.58	178.96	4.11

* Эта размерная группа флагаеллат в 2007 г. учтена не полностью.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученный материал позволил впервые охарактеризовать структурные особенности фитопланктона в одном из ключевых районов Карского моря – в области внешнего шельфа, континентального склона и прилежащих глубоководных областях желоба Святой Анны, где происходит целый ряд процессов, определяющих взаимодействия между экосистемами арктического шельфа и глубоководными районами Арктики и формирование биотопических границ. Кроме того, впервые для Карского бассейна получены оценки

соотношений численностей и биомасс разных размерных групп водорослей и вклада гетеротрофного фитопланктона в суммарную численность и общую биомассу сообщества в конце вегетационного периода.

Данные 2011 г., в которых были учтены все размерные группы водорослей, выявили абсолютное доминирование в общей численности автотрофного фитопланктона самой мелкой фракции – пикопланктона и преобладание микрофитопланктона в формировании суммарной биомассы (табл. 1, 2). Сравнение численностей автотрофного микро-, нано- и пикопланктона показало

увеличение более чем на порядок числа клеток каждой последующей более мелкоразмерной группы водорослей.

Значительно меньшие отличия наблюдались в величинах биомассы трех размерных групп автотрофного фитопланктона. В среднем по разрезу вклад микрофитопланктона в суммарную сырую биомассу водорослей превышал вклад нанофитопланктона в 2.5 раза, пикофитопланктона — в 5 раз. Биомасса микрофитопланктона в углероде была в 1.4 раза выше, чем биомасса водорослей нано-размерной группы и в 2.4 раза выше, чем биомасса пикофитопланктона. Представляют интерес исключения. Так, на ст. 5043 на внешнем шельфе вклад всех трех размерных групп водорослей в общую сырую биомассу фитоплана был одинаковым, а в углеродной биомассе преобладал пикофитопланктон, который составлял 43.8% (табл. 2). На севере в глубоководной части разреза, где наблюдалось массовое развитие *Imantonia rotunda* и *Dicrateria* sp.1, нанофитопланктон доминировал в углеродной биомассе (станциях 5045, 5046) и в общей сырой биомассе (ст. 5046) (табл. 2).

Численность и биомассу гетеротрофного фитопланктона повсеместно формировал нанофитопланктон. В среднем по разрезу сырая биомасса этой размерной группы водорослей была в 20 раз выше, чем пикофитопланктона и в 3.5 раза выше, чем микрофитопланктона.

Соотношение общей численности авто- и гетеротрофного фитопланктона по всему массиву данных 2011 г. было 7 : 1, сырой биомассы 2.5 : 1, биомассы в углероде 2.0 : 1.0 (рис. 3).

Полученный материал дает возможности сравнить количественные характеристики фитопланктона в 2007 и 2011 гг., рассмотрев группы водорослей, которые достоверно учитывали в оба года исследований: диатомей, динофлагеллят и кокколитофорид (рис. 5, табл. 4). Средняя с учетом всех станций разреза численность диатомовых водорослей в 2007 г. составляла 10.2×10^3 кл/л, в 2011 г. — 15.5×10^3 кл/л. Сырая биомасса диатомей в 2011 г. была в 2 раза выше, а биомасса в углероде в 2.5 раза выше, чем в 2007. Расхождения в соотношениях средних показателей численности

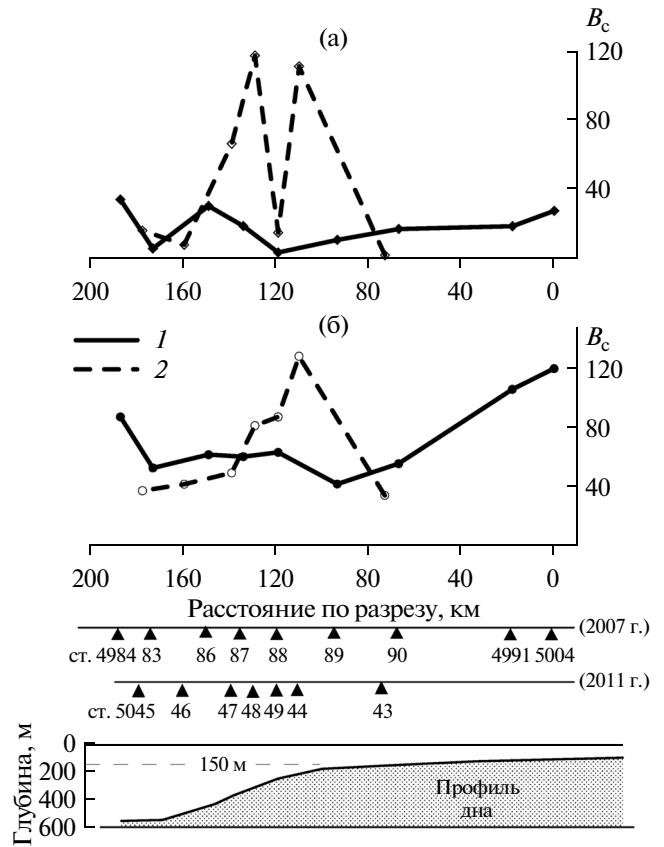


Рис. 5. Биомасса (B_c , мг C/m³) диатомовых водорослей (а) и динофлагеллят (б) в слое 0–25 м в 2007 (1) и 2011 (2) годах; профиль дна (в).

и биомассы диатомей связаны с тем, что в 2007 г. на половине станций доминирующим видом (>65% от числа клеток диатомей) был мелкоразмерный одиночный *Chaetoceros gracilis* с объемом клеток, не превышающим 150 мкм³. В 2011 г. повсеместно, за исключением самой южной станции разреза, среди диатомей доминировали вегетативные клетки и споры *Chaetoceros compressus*. На 4 станциях вид составлял >85% общей численности диатомей. Средний объем вегетативных клеток *C. compressus* варьировал от 1400 до 2400 мкм³,

Таблица 4. Средние численность (N , кл/л) и биомасса (сырая — B_w , мг/м³, в углероде — B_c , мг/м³) диатомей и динофлагеллят и их минимальные–максимальные значения в 2007 и 2011 гг.

Год	Bacillariophyceae			Dinophyceae		
	N min–max	B_w min–max	B_c min–max	N min–max	B_w min–max	B_c min–max
2007	10 160 1450–30 680	9.7 1.9–30.2	0.76 0.16–1.38	8790 5560–11 550	32.1 17.7–47.0	2.88 1.68–4.78
2011	15 535 790–40 270	18.0 0.9–46.3	1.93 0.1–4.69	7470 3365–13 480	28.7 13.7–55.2	2.62 1.38–5.11

Таблица 5. Численность ($N \times 10^3$ кл/л) и сырая биомасса (B_w , мг/м³) диатомей (Д) и динофлагеллят (ДФ) и суммарного фитопланктона ($\Sigma\Phi$) в трех биотопах и фронтальной зоне (ФЗ) в 2007 г.

Показатели	Биотоп 1			ФЗ			Биотоп 2			Биотоп 3		
	Д	ДФ	$\Sigma\Phi$	Д	ДФ	$\Sigma\Phi$	Д	ДФ	$\Sigma\Phi$	Д	ДФ	$\Sigma\Phi$
N	4.6	8.4	65.0	8.4	9.0	107.7	8.0	7.6	43.3	26.3	11.0	83.4
B_w	11.8	28.6	49.8	13.8	26.3	54.7	11.5	20.6	34.6	11.9	42.7	58.5

объем спор колебался в пределах 200–600 мкм³. Численность и биомасса динофлагеллят в оба исследованных года были практически одинаковыми (табл. 4), при этом доминировали ювенильные формы и споры динофлагеллят. На ряде станций в оба года многочисленными были *Heterocapsa triquetra*, *Scrippsiella trochoidea* и несколько видов Gymnodinium. Кокколитофориды и в 2007 г., и в 2011 г. имели низкую численность и биомассу. Максимальные численность и биомасса этой группы были зарегистрированы в 2007 г. и составляли всего ~9000 кл/л и 0.36 мг С/м³ соответственно.

В 2007 г. в количественном распределении фитопланктона на разрезе наблюдалось три обогащенных области – в южной шельфовой части разреза, в его северной глубоководной части и на ст. 4987 над свалом глубин (рис. 6а, 6б). Эти области хорошо проявляются в распределении как суммарной численности, так и общей биомассы клеток. В 2011 г. отмечено два пика численности водорослей – на самой южной станции над внешним шельфом (ст. 5043) и в глубоководной северной части разреза (ст. 5046) (рис. 6в, 6г). Относительно высокие биомассы фитопланктона зарегистрированы в области свала глубин и над континентальным склоном (станции 5044, 5046, 5048).

Анализ гидрофизических и гидрохимических данных, полученных параллельно со сборами фитопланктона, показал, что в 2011 г. наблюдался сдвиг на север примерно на 70 км границы сильно опресненных (до 18–19 psu) стоком Оби и Енисея поверхностных вод и северной периферии поверхностной опресненной линзы, которая выделяется по солености 26 psu. Температура воды в 2011 г. на всем разрезе была на 1.0–3.5°C выше, чем в 2007 г. На основании гидрофизических и гидрохимических данных [1, 3, 5, 6] в исследованном районе нами были выделены три пелагических биотопа, отличающихся по значениям температуры, солености, плотности, концентрации биогенных элементов и по вертикальному распределению этих параметров.

Северная глубоководная область исследованного района – биотоп 1. В 2007 г. он был представлен станциями 4983, 4984, 4986–4988,

в 2011 г. – станциями 5045–5047 и характеризовался равномерным вертикальным распределением гидрофизических и гидрохимических характеристик в верхних 40–50 метрах (рис. 7, табл. 5). Межгодовые различия в свойствах среды в этом биотопе были незначительны и проявлялись в значениях солености и температуры. В 2011 г. соленость была на 0.5 psu ниже, а температура на 1.0–1.5°C выше, чем в 2007 г. По данным 2011 г. в северном биотопе 51% общей численности и 31% общей сырой биомассы автотрофного фитопланктона составляли Prymnesiophyceae, среди которых доминировали виды, связанные с атлантическими водами, – *Imantonia rotunda*, *Dicrateria* sp. Высокую численность имели Prasinophyceae, в частности *Pyramimonas grossii*, и неидентифицированные клетки с диаметром 3–5 мкм. Только в северном биотопе был встречен *Resultor micron* (Pedinophyceae) (рис. 7). В 2007 г. ~70% общей численности составляли неидентифицированные клетки и жгутиковые, биомассу определяли динофлагелляты и диатомовые (табл. 5), отличающиеся значительно большим видовым разнообразием по сравнению с 2011 г.

Область бровки шельфа и верхней части континентального склона – биотоп 2. В 2007 г. в пределах этого биотопа были выполнены станции 4989–4990, в 2011 г. – станции 5048–5050. Для биотопа 2 характерен неглубокий 4–6 м верхний перемешанный слой, распресненный до 26–30 psu, и подстилающий его резкий скачок солености/плотности толщиной 5–6 м, в котором S возрастала на 3–8 psu, а δ_t – на 2–6 условных единиц (рис. 7). В оба исследованных года в верхнем перемешанном слое наблюдались относительно высокие концентрации и кремния – от 8 до 17 мкг-ат/л. Температура верхнего слоя моря в 2011 г. была на 3.0–3.5°C выше, чем в 2007 г. Особенностью вертикального распределения температуры в оба года было наличие холодного промежуточного подповерхностного слоя (ХПС). В 2007 г. на ст. 4989 температура на глубине 4–5 м опускалась ниже 0°C, достигала минимума в –1.6°C между 12 и 15 метрами и возвращалась к нулевой отметке на 25 м. В 2011 г. формирование ХПС наблюдалось только в северной части биотопа 2. Температура в слое от 6 до 14 м снижалась на 3.3°C – с +4.6 до +1.3, однако уже на глубине 16–20 м она возрас-

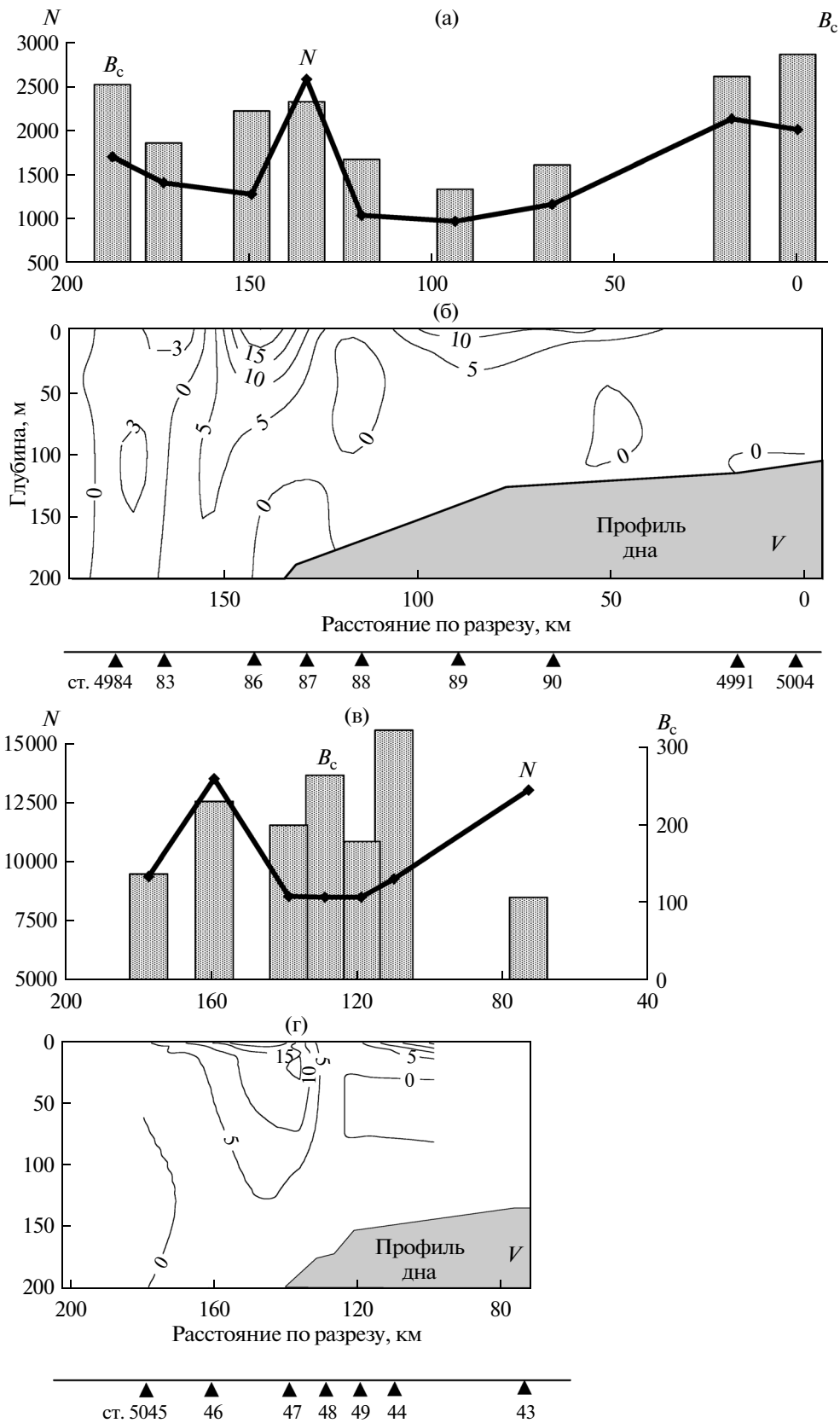


Рис. 6. Распределение численности ($N \times 10^6$, кл/л), биомассы в углеводе (B_c , мг C/m^2) фитопланктона в слое 0–25 м и структура поля течений (V , см/с) на разрезе внешний карский шельф–континентальный склон–глубоководный район западного отрога желоба Святой Анны в 2007 г. (а, б) и 2011 г. (в, г).

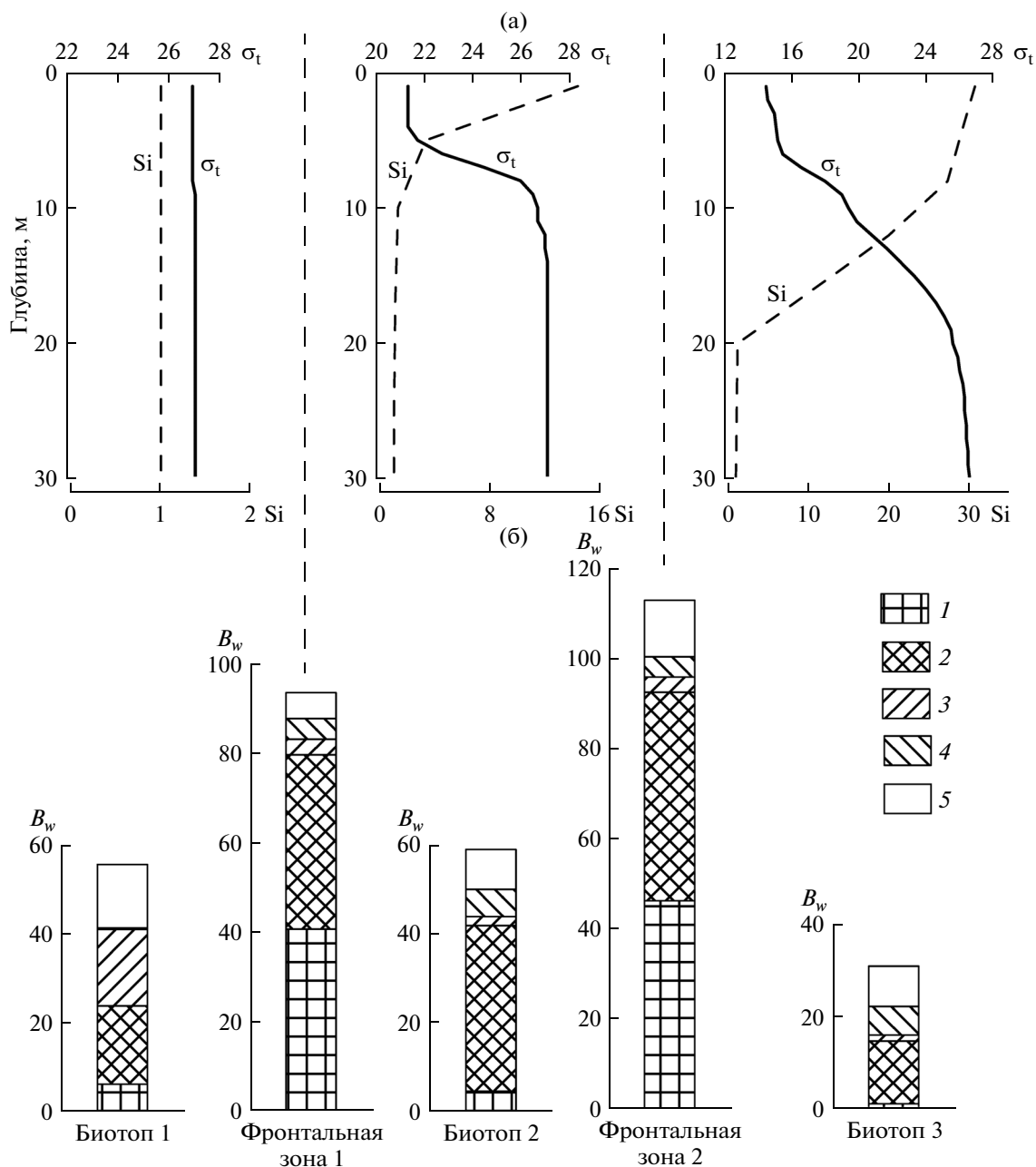


Рис. 7. Вертикальное распределение плотности (δ_t) и кремния (мкг-ат/л) (а), сырая биомасса фитопланктона (B_w , мг/м³) и вклад в нее ведущих таксономических групп водорослей в верхних 25 м в различных пелагических биотопах и разделяющих их фронтальных зонах в северо-западной части Карского моря (б). 1 – Bacillariophyceae; 2 – Dinophyceae; 3 – Prymnesiophyceae; 4 – Cryptophyceae; 5 – rest.

тала до +3.5...+ 4.0°C. В 2011 г. качественную и количественную структуру фитоцена биотопа 2 определяли неидентифицированные водоросли и Flagellatae (34% общей численности фитопланктона), Prymnesiophyceae (21%) и Cryptophyceae (21%). Среди Prymnesiophyceae 75% составляла мотильная стадия *Phaeocystis pouchetii*. Cryptophyceae на 95% были представлены *Hemiselmis*

anomala и *Plagioselmis prolonga*. Около 65% сырой биомассы и 36% биомассы в углеводе автотрофных водорослей формировали динофлагелляты (рис. 7). В 2007 г. биотоп верхней части континентального склона отличался самыми низкими общей численностью и биомассой фитопланктона (табл. 5). Качественная структура фитоцена была сходна с той, что наблюдалась в северном биотопе 1,

с той разницей, что по сравнению с северным биотопом возросло число мелких диатомовых. При доминировании мелких клеток двукратное увеличение численности диатомей не привело к адекватному увеличению сырой биомассы группы (табл. 5).

Южная часть исследованного района — внешний шельф — биотоп 3. В 2007 г. этот биотоп был представлен станциями 4991, 5004, в 2011 г. — ст. 5943. Он характеризовался сильно распресненным — до ~18 psu верхним 10–12-метровым перемешанным слоем, относительно высокой температурой поверхности моря — +3–3.5°C в 2007 г. и +5°C в 2011 г. и высоким, вследствие влияния речного стока, содержанием кремния 30–33 мкг-ат/л (рис. 7). Вертикальная гидрофизическая структура биотопа в верхних 25 м в исследованные годы различалась. В 2007 г. слой с условной плотностью 14–15, соленостью 18 psu и температурой ~ +3°C занимал верхние 10 метров. Между 10 и 15 метрами плотность возрастала до 26–27 усл. ед., температура опускалась до –1.5°C. В 2011 г. плотность плавно увеличивалась от 14 на поверхности до 26.5 усл. ед. на 25 м, соленость возрастала от 18 до 33 psu, температура увеличивалась от +5°C на поверхности до +7°C на 15 м и ниже плавно опускалась до +2°C на 25 м. Качественный состав фитопланктона биотопа внешнего шельфа в 2007 и 2011 гг. существенно отличался. Это отразилось в количественных показателях диатомовых и динофлагеллят (рис. 7, табл. 5). В 2007 г. в общей численности водорослей диатомовые и неидентифицированные клетки (включая *Flagellatae* >5 мкм) были представлены близкими долями — 32 и 42% соответственно. В общей сырой биомассе автотрофного фитопланктона 73% составляли динофлагелляты, в углероде эта группа составляла 67%. Высокая численность и низкая биомасса диатомей определялись доминированием (~90% численности группы) мелкозернистого вида *Chaetoceros gracilis*. В 2011 г. 42% общей численности клеток составляли два вида *Strypthophyceae* — *Hemiselmis anomala* и *Plagioselmis prolunga*. Вклад диатомовых не превышал 1%. Биомассу фитоплана определяли динофлагелляты, *Strypthophyceae* и неидентифицированные клетки, которые вместе формировали 55% суммарной сырой биомассы автотрофных водорослей (рис. 7). Кроме того, в 2011 г. в биотопе внешнего шельфа наблюдалась самая высокая во всем исследованном районе численность автотрофного пикофитопланктона — 218×10^9 кл/м² (8.7×10^6 кл/л). Вклад этой группы в общую сырую биомассу автотрофного фитопланктона достигал 35.3%.

Особого внимания, на наш взгляд, заслуживает анализ влияния на фитопланктонное сообщество пограничных фронтальных зон, разделяющих описанные выше биотопы. Во фронтальных

зонах происходит резкое изменение свойств среды, связанное, как правило, с динамическими процессами. Наиболее четко изменения структурных параметров фитоценозов во фронтальных зонах были выражены в 2011 г. (рис. 7). Фронтальная зона 1, разделяющая северный глубоководный биотоп 1 и биотоп 2 в области континентального склона, была ассоциирована с южной границей приуроченного к склону потока вод атлантического происхождения, что хорошо видно в структуре поля течений (рис. 6б, 6г) [4]. Ст. 5048, расположенная во фронтальной зоне 1, отличалась высокой общей сырой биомассой фитопланктона и высоким (43.5%) вкладом диатомовых водорослей в биомассу сообщества (рис. 7). Среди диатомовых доминировала (с 93% по биомассе) популяция *Chaetoceros compressus*, находившаяся на завершающей фазе “цветения”, на что указывало преобладание спорообразующих клеток и оформленных спор (~80% численности популяции вида). Высокая общая биомасса фитоплана, высокая доля диатомовых, доминирование популяции *C. compressus*, также находящейся в заключительной фазе “цветения”, маркировали и другую фронтальную зону 2, разделяющую биотоп 2, связанный с областью континентального склона, и лежащий южнее биотоп 3 внешнего шельфа (рис. 7). Эта фронтальная зона была приурочена к северной периферии сильно опресненной речным стоком поверхностной линзы вод, где глубина верхнего перемешанного слоя уменьшается до 1–2 м [1, 3]. В 2007 г. отличия фитоценозов, населяющих разные биотопы, были выражены значительно слабее. По числу клеток во всех биотопах преобладали неидентифицированные клетки. Биомассу повсеместно определяли динофлагелляты и диатомовые. В табл. 5 по соотношению численности и биомассы хорошо видно, как изменялся размерный состав диатомей по мере продвижения на юг, что определялось изменением качественной структуры диатомового сообщества. На ст. 4987, расположенной во фронтальной зоне, разделяющей глубоководный и склоновый биотопы и ассоциированной с периферией склонового течения (рис. 6а, 6б), наблюдалась максимальная численность фитопланктона, связанная в этом случае с массовым развитием неидентифицированных форм планктонных водорослей.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые для открытой части Карского моря выявлен феномен существования нескольких специфических по абиотическим условиям биотопов, населенных фитопланктонными сообществами, различающимися по видовому составу, доминирующим группам водорослей и количественным характеристикам. Существенно, что

это биотопическое разнообразие существует в пределах районов бассейна, имеющих всего сто и двухсоткилометровую протяженность по широте. Это свидетельствует о необходимости учета мезомасштабных (от 10 км) особенностей пелагической среды при работах в районах со сложной гидрофизической структурой и динамикой вод для получения адекватных оценок состава и количественных характеристик региональных фитоценозов.

Полученные материалы позволили выявить влияние фронтальных зон открытой части Карского бассейна на структурные параметры фитопланктона. Относительно высокая общая биомасса фитопланктона, высокое обилие диатомовых водорослей и преобладание одного вида во фронтальных зонах позволяет предположить наличие в этих районах механизмов, обеспечивающих локальную доступность “свежих” биогенных элементов и интенсивное развитие водорослей в течение значительной части вегетационного сезона. Это подтверждается и зарегистрированными здесь пиковыми для осеннего сезона величинами первичной продукции [4]. Во фронтальной зоне 2 на внешней границе поверхностной линзы опресненных вод периодическое поступление биогенных элементов в верхний слой моря может быть связано с ветровым воздействием и эрозией лежащего близко к поверхности пикногалоклина. В середине сентября именно на краю поверхностной опресненной линзы в юго-западном районе Карского моря в аналогичных условиях нами наблюдалось локальное “цветение” *Chaetoceros diadema* на завершающем этапе [8]. Механизм ветрового воздействия на вертикальную структуру пелагической биотопы и биогенный режим эвфотического слоя на периферии опресненной линзы в Карском море, вероятнее всего, аналогичен описанному нами для прибрежных структурных фронтов [10, 11].

Межгодовые различия в структуре фитопланктонных сообществ в изученных районах Карского бассейна, выявленные на основе сравнения компонентов фитоценов, достоверно учитываемых в оба года исследований, могут быть результатом ряда факторов. Причиной могут быть различия в протекании сезонных процессов, на что указывает разница в температуре и солености эвфотического слоя в одних и тех же районах наблюдения. Одной из причин может быть также изменение абиотических условий, связанное с семидесятикилометровым сдвигом на север внешней границы опресненной речным стоком линзы поверхностных вод в 2011 г. Все это определяет возможность преимущественного развития и в некоторых случаях “цветения” разных видов водорослей, входящих в определенный сезонный комплекс в разные годы.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 13-05-00377, полевые исследования) и Российского научного фонда (проект № 14-17-00681, обработка материалов).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Завьялов П.О., Ижицкий А.С., Осадчиев А.А. и др.* Структура термохалинных и биооптических полей на поверхности Карского моря в сентябре 2011 г. // *Океанология*. 2015. Т. 55. № 4. С. 514–525.
2. *Зацепин А.Г., Морозов Е.Г., Пака В.Т. и др.* Циркуляция вод в юго-западной части Карского моря в сентябре 2007 г. // *Океанология*. 1910. Т. 50. № 5. С. 683–697.
3. *Зацепин А.Г., Кременецкий В.В., Кубряков А.А. и др.* Распространение и трансформация вод поверхностного опресненного слоя в Карском море // *Океанология*. 2015. Т. 55. № 4. С. 502–513.
4. Исследования экосистемы Карского моря. Научный отчет 59-го рейса НИС “Академик Мстислав Келдыш” (12 сентября–7 октября 2011 г.). М.: ИО РАН, 2011. 483 с.
5. *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.
6. *Маккавеев П.Н., Мельникова З.Г., Полухин А.А. и др.* Гидрохимическая характеристика вод западной части Карского моря // *Океанология*. 2015. Т. 55. № 4. С. 540–551.
7. *Суханова И.Н.* Концентрирование фитопланктона в пробе // *Современные методы количественной оценки распределения морского планктона*. М.: Наука, 1983. С. 97–105.
8. *Суханова И.Н., Флинт М.В., Сергеева В.М., Кременецкий В.В.* Фитопланктон юго-западной части Карского моря // *Океанология*. 2011. Т. 51. № 6. С. 1039–1053.
9. *Caron D.A.* Technique for enumeration of heterotrophic nanoplankton using epifluorescence microscopy, and comparison with other procedures // *Applied and Environmental Microbiology*. 1983. V. 46. P. 491–498.
10. *Flint M.V., Sukhanova I.A., Kopylov A.I. et al.* Plankton distribution associated with frontal zones in the vicinity of the Pribilof Islands // *Deep-Sea Res.* II. 2002. V. 49. № 26. P. 6069–6093.
11. *Flint M.V., Sukhanova I.N.* The influence of the coastal fronts around the Pribilof Islands (Bering Sea) on the distribution and dynamics of phytoplankton // *Oceanology*. 2003. V. 42, Suppl. Issue 1. P. S63–S78.
12. *Grebecki A.* Adsorption des fluorochromes par le cystome des Cillies // *Bull. De L'Academie Polonaise des Sciences*. 1962. V. 10. P. 483–485.
13. *Hobbie J.E., Daley R.J., Jasper S.* Use of Nuclepore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy // *Appl. Environ. Microbiol.* 1977. V. 35. № 5. P. 1225–1228.
14. *Menden-Deuer S., Lessard E.J.* Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms and other protist

- plankton // *Limnol. Oceanogr.* 2000. V. 45. № 3. P. 569–579.
15. Pavlov V., Pfirman S. Hydrographic structure and variability of the Kara Sea: Implications for pollutant distribution // *Deep-Sea Res.* 1995. II 42. P. 1369–1390.
16. Strathmann R.R. Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume, cell area or plasma volume // *Limnol. Oceanogr.* 1967. V. 12. № 3. P. 411–418.
17. Sazhin A.F., Artigas L.F., Nejtgaard J.C., Frischer M.E. The colonization of two *Phaeocystis* species (Prymnesiophyceae) by pennate diatoms and other protists: a significant contribution to colony biomass // *Biogeochemistry.* 2007. V. 83. P. 137–145.

Phytoplankton of the North-Western Kara Sea

I. N. Sukhanova, M. V. Flint, E. I. Druzhkova, A. F. Sazhin, V. M. Sergeeva

The research was done in the north-western Kara Sea in late September of 2007 and 2011. The following parameters of phytoplankton community were estimated: taxonomic and size composition, numbers, biomass, role of autotrophic and heterotrophic components in the community. Numbers of autotrophic micro-, nano- and picoplankton increased more than an order of magnitude in each following smaller size group of algae. Microphytoplankton dominated in total biomass of autotrophic phytoplankton. Microphytoplankton wet biomass 2.5 exceed biomass of nanophytoplankton and 5 times that of picophytoplankton. Nanophytoplankton dominated heterotrophic component of phytoplankton both in terms of numbers and biomass. Ratio of total numbers of autotrophic and heterotrophic phytoplankton was 7 : 1, ratio of wet biomass of the groups was 2.5 : 1, proportion of carbon biomass – 2 : 1. In the area of outer shelf, continental slope and adjacent deep-water of St. Hanna Trench three biotops were defined well distinguished in composition and quantitative characteristics of phytoplankton. Increased biomass and domination of diatoms in phyto-community (more than 40% of total biomass) were specific for frontal zones which separates the biotops. These hints at local availability of “new” nutrients for planktonic algae in frontal areas.