

УДК 551.465

## СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ ФИТОПЛАНКТОНА ЕНИСЕЙСКОГО ЭСТУАРИЯ И ПРИЛЕЖАЮЩЕГО КАРСКОГО ШЕЛЬФА

© 2015 г. И. Н. Суханова<sup>1</sup>, М. В. Флинт<sup>1</sup>, В. М. Сергеева<sup>1</sup>,  
Е. И. Дружкова<sup>2</sup>, А. А. Недоспасов<sup>1</sup>

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

<sup>2</sup>Мурманский морской биологический институт Кольского научного центра РАН  
e-mail: m\_flint@orc.ru

Поступила в редакцию 10.04.2015 г., после доработки 29.06.2015 г.

Материал собран в эстуарии Енисея и на прилежащем шельфе Карского моря на квазимеридиональном разрезе от 71°49'70" до 75°59'93" с.ш. в сентябре 2011 г. Широтная зональность условий пелагической среды определяла изменения в структурных характеристиках фитопланктона. Выявлено два четко различающихся фитоценоза: пресноводный и морской. Фитоценоз в пресноводной части эстуария был сформирован исключительно пресноводными видами и отличался высокими количественными показателями (до  $2 \times 10^6$  кл/л и 1.4 мг/л). Морской фитоценоз в области Енисейского мелководья, состоял из морских неритических видов и характеризовался существенно более низкими величинами численности ( $0.2 \times 10^6$  кл/л) и биомассы (0.4 мг/л). Для области интенсивного взаимодействия речных и морских вод — эстуарной фронтальной зоны протяженностью ~130 км (от 72° до 74° с.ш.) был характерен резкий галоклин, разделяющий распресненные поверхностные воды и лежащие ниже соленые. Выше галоклина доминировали пресноводные виды водорослей, под галоклином — морские виды. Солоноватоводный фитоценоз отсутствовал. Нижняя граница слоя фотосинтеза во фронтальной зоне располагалась на 8–15 м ниже галоклина. Ниша между галоклином и нижней границей фотосинтеза характеризовалась высокими концентрациями биогенных элементов, что вместе с достаточной освещенностью определило массовое развитие морского фитопланктона и высокие величины первичной продукции.

DOI: 10.7868/S0030157415060192

Огромный объем пресноводного стока (~1300 км<sup>3</sup> в год), поступающий с водами Оби и Енисея, во многом определяет особенности экосистемы Карского моря и формирующееся в этом бассейне биотопическое разнообразие. Пелагические биотопы Карского моря существенно различаются по гидрофизическим и гидрохимическим условиям, что отражается на составе, количественном распределении и продуктивности фитопланктона. Наиболее сложная биотопическая структура наблюдается в районах эстуариев рек и прилежащих районов шельфов, где происходит взаимодействие речного стока и собственно морских вод.

В настоящей работе рассматриваются качественные и количественные характеристики фитоценозов эстуария Енисея и прилежащего шельфа, где главным свойством пелагической среды является четко выраженная широтная зональность в распределении гидрофизических и гидрохимических параметров, связанная с процессами взаимодействия в системе река—море.

### РАЙОН РАБОТ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для эстуария Енисея характерна сложная орografia береговой линии и значительные перепады глубин, что влияет на процессы взаимодействия речных и морских вод. Средняя многолетняя величина годового стока Енисея составляет 620 км<sup>3</sup> [9, 13]. Основной объем стока приходится на июнь, когда его величина достигает  $110 \times 10^3$  м<sup>3</sup>/с. К сентябрю объем поступающей пресной воды снижается почти на порядок и составляет  $15 \times 10^3$  м<sup>3</sup>/с, зимой падает до  $6 \times 10^3$  м<sup>3</sup>/с.

Настоящие исследования выполнены с 18 по 22 сентября 2011 г. на меридиональном разрезе от 71°49'70" с.ш. до 75°59'93" с.ш., охватывающем область от пресных речных вод до внутреннего Карского шельфа с глубинами около 50 м (рис. 1). На разрезе протяженностью 550 км было выполнено 15 станций, отобрано 63 пробы фитопланктона.

Пробы воды для анализа фитопланктона в объеме 2 л отбирали из 5-ти литровых батометров Нискина комплекса "Rosett". Выбор горизонтов отбора проб проводили после предварительного STD-зондирования с учетом характера верти-

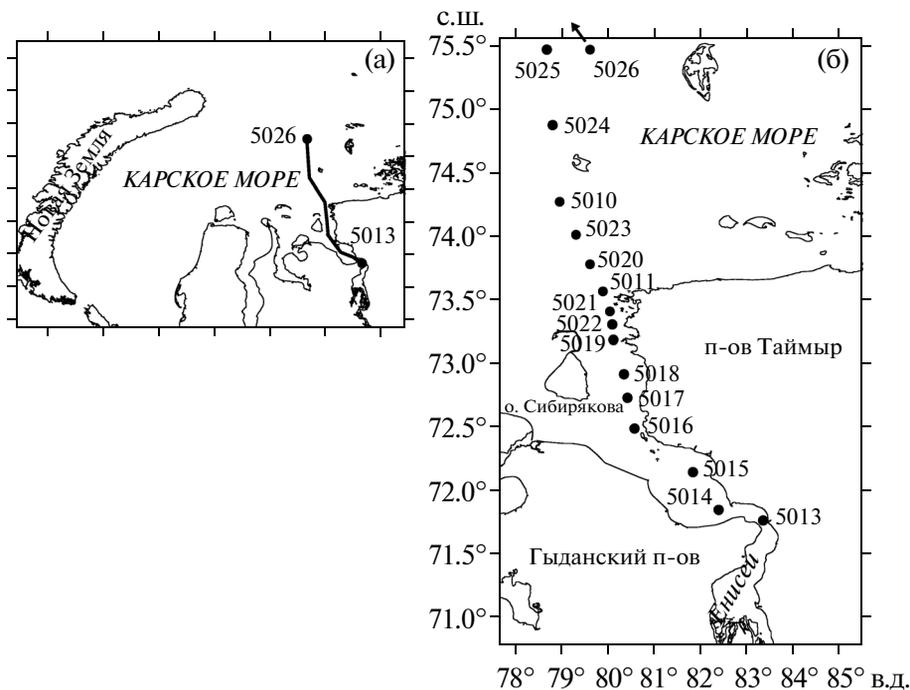


Рис. 1. Схемы положения разреза (а) и станций (б).

кального распределения температуры, солености и флуоресценции. Горизонты отбора проб (обычно 3–5) распределялись следующим образом: верхний перемешанный слой (1–2 пробы), слой скачка плотности и максимума флуоресценции (1–2 пробы) и нижний подтермоклинный слой (1–2 пробы). Отбор воды для анализа фитопланктона, содержания хлорофилла “а” (хл “а”) и гидрохимических определений для характеристики условий минерального питания делался из одних и тех же батометров.

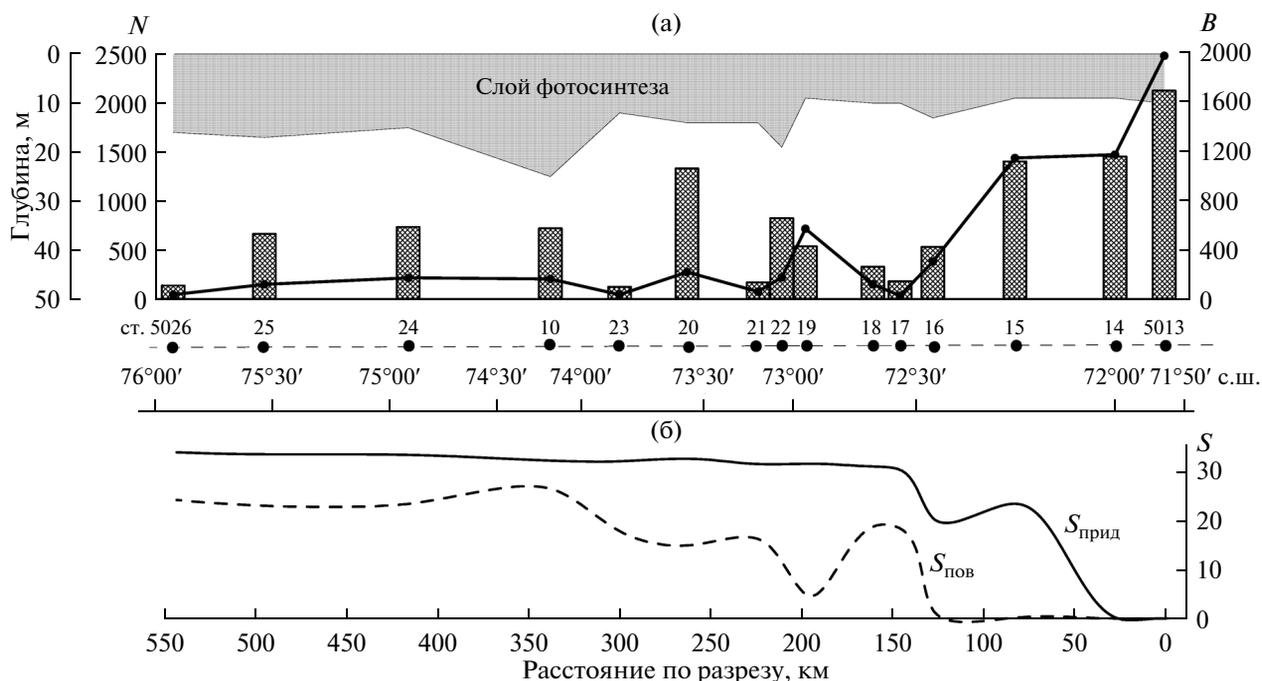
Концентрирование фитопланктона из первоначального объема пробы проводили методом мягкой обратной фильтрации на ядерном лавсановом фильтре с размером ячеек 1 мкм [4]. Объем полученного концентрата составлял 40–90 мл. Все пробы были обработаны в живом нефиксированном состоянии сразу же после отбора или в течение одного–двух дней. Нефиксированные пробы хранили в холодильнике при температуре 2–3°C. Обработку проб вели в камерах Ножотта (объем 0.085 мл) при увеличении  $\times 400$  и Наумана (объем 1 мл) при увеличении  $\times 200$  под микроскопами Jena Lumar, Leica и Биолам 2. Клетки были просчитаны в 1 или 2 камерах в зависимости от численности вида. Объем клеток рассчитывали на основе их размеров и принципа подобия соответствующим стереометрическим фигурам. Биомасса водорослей в углеродном эквиваленте была определена исходя из их объемов [11, 14]. Для расчета индексов SCDC (current state of diatom

community), характеризующих состояние популяций диатомей, учитывались мертвые и живые клетки. Мертвыми клетками считали пустые створки диатомей и клетки с сильно измененным хлоропластом [12].

Данные о границе слоя фотосинтеза, содержании хлорофилла и феофитина, полученные при измерении подводной облученности на станциях, предоставлены А.Б. Демидовым; данные по содержанию биогенных элементов – П.Н. Маккаевым.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Исследованный район характеризовался значительным видовым богатством фитопланктона. В пробах было определено 229 видов водорослей, из них 90 видов диатомей, 58 видов динофлагеллят, 53 вида зеленых водорослей. Немногими видами были представлены Chrysophyceae (4 вида), Dictyophyceae (3 вида), Prymnesiophyceae (6 видов), Cryptophyceae (7 видов), Prasinophyceae (3 вида), Cyanophyceae (5 видов). Часть водорослей была определена только до рода. Большую трудность в определении представляли мелкие жгутиковые и ювенильные стадии в жизненном цикле динофлагеллят. В этих случаях проводилось измерение клеток, расчет их объема и они классифицировались по определенным размерным категориям. Нами учитывались жгутиковые размерной категории  $> 5\text{--}6$  мкм.



**Рис. 2.** Численность ( $N \times 10^3$  кл/л) и биомасса ( $B$ , мг/м<sup>3</sup>) фитопланктона и толщина слоя фотосинтеза (а); поверхностная ( $S_{\text{пов}}$ , psu) и придонная ( $S_{\text{прид}}$ , psu) соленость (б) на меридиональном разрезе из Енисейского эстуария к прилежащему шельфу.

В пресноводной части эстуария на станциях 5013 и 5014 соленость во всем столбе воды была  $<0.1$  psu, температура колебалась в небольших пределах от 9.2 до 9.6°C. Содержание нитратов, нитритов и фосфатов было крайне низким –  $<0.4$ ,  $<0.3$  и 0.2 мкг-ат/л соответственно; концентрация аммонийного азота составляла 1.6–3.6 мкг-ат/л. Содержание кремния повсеместно превышало 100 мкг-ат/л. На более северных станциях 5015 и 5016 при глубине 13–14 м верхний десятиметровый слой был занят водой с соленостью 0.3 и 1.3 psu соответственно. Содержание биогенных элементов в этом слое было еще ниже, чем на южных станциях. Самыми низкими концентрациями нитратов (0.02 мкг-ат/л), нитритов (0.06 мкг-ат/л) и фосфатов (0.6 мкг-ат/л) отличалась ст. 5016. В 3–4 метрах от дна наблюдался резкий скачок солености. С каждым метром глубины соленость возрастала на 6–8 psu и в придонных горизонтах достигала 20–23 psu. В слое галоклина содержание нитратов возрастало почти в 20 раз, в 4 раза увеличилась концентрация фосфатов.

На всех 4-х южных станциях разреза (станции 5013–5016) от поверхности до дна были встречены только пресноводные виды. Основу фитоплана создавали диатомовые водоросли. Их вклад в общую численность и биомассу фитопланктона составлял от 80 до 97% (табл. 1). Среди диатомей доминировал род *Aulacoseira*. Род был представлен 9 видами, из которых наиболее многочисленными были *Aulacoseira islandica*,

*A. granulata*, *A. subarctica*, *A. ambigua*. Виды рода *Aulacoseira* в этом районе вносили от 75 до 90% в общую численность диатомей. Следующими по числу клеток и биомассе были представители класса Chlorophyceae. Наибольшая численность этой группы наблюдалась на станциях 5014 и 5015, где они составляли 16.7 и 13.0% от общего числа клеток, соответственно (табл. 1). Среди зеленых водорослей наибольшим числом клеток характеризовались роды *Monoraphidium* и *Dictyosphaerium*, представленные главным образом видами *M. arquatum*, *M. komarkovae*, *D. anomalum* и *D. granulatum*.

На станциях 5013–5015 зарегистрированы самая высокая численность, биомасса фитопланктона и концентрация хл “а” (табл. 1, рис. 2). На ст. 5016 при сохранившемся качественном составе фитоплана наблюдалось трех-четырекратное снижение количественных показателей сообщества. На всех станциях в опресненной части эстуария слой фотосинтеза занимал верхние десять метров. Однако на ст. 5013 высокие численность и биомасса водорослей наблюдалась вплоть до двадцатиметровой глубины и концентрация хл “а” по данным STD-зонда была высокой во всем столбе воды и колебалась в пределах от 2.6 до 2.9 мкг/л. Столь же высокое содержание хл “а” зарегистрировано во всей водной толще от поверхности до дна на ст. 5014 (глубина 13 м), несмотря на двукратное снижение численности и трехкратное снижение биомассы фитопланктона

**Таблица 1.** Численность ( $N \times 10^3$  кл/л), сырая биомасса ( $B_{\text{сыр}}$ , мкг/л) и биомасса в углероде ( $B_{\text{C}}$ , мкгС/л) основных групп фитопланктона и всего фитопланктона в фотическом слое и в столбе воды. Доля групп (%) в общей численности и биомассе фитопланктона

№ ст. Глубина, м	Слой, м	Диатомеи			Динофлагелляты			Зеленые			Фитопланктон в целом		
		$N$	$B_{\text{сыр}}$	$B_{\text{C}}$	$N$	$B_{\text{сыр}}$	$B_{\text{C}}$	$N$	$B_{\text{сыр}}$	$B_{\text{C}}$	$N$	$B_{\text{сыр}}$	$B_{\text{C}}$
5013	0–10	2396	1629	232	0.8	0.3	0.1	66	38	5.1	2466	1672	239
	%	97.2	97.4	97.1	0.03	0.02	0.04	2.7	2.3	2.1			
31 м	0–30	1876	1358	173	0.6	0.2	0.1	60	26	3.9	1967	1399	178
	%	95.4	97.1	97.2	0.03	0.01	0.06	3.0	1.9	2.2			
5014	0–9	1097	830	82	0.6	2.4	0.3	204	79	12.0	1331	1021	102
	%	82.4	81.3	80.4	0.03	0.2	0.2	16.7	7.7	12.2			
13 м	0–9	1097	830	82	0.6	2.4	0.3	204	79	12.0	1331	1021	102
	%	82.4	80.0	78.7	0.03	0.2	0.2	16.7	7.7	12.2			
5015	0–9	1156	985	124	0.02	0.1	0.01	188	56	8.0	1427	1060	134
	%	81.0	92.9	92.5	<0.01	<0.01	<0.01	13.2	5.3	5.9			
13 м	0–12	923	756	95	0.02	0.1	0.01	142	43	6.1	1117	813	103
	%	82.6	93.0	92.2	<0.01	<0.01	0.01	12.7	5.3	5.9			
5016	0–13	327	346	36	0.2	2.7	0.3	24.0	7.2	1.0	358	404	41
	%	91.3	85.6	87.8	0.05	0.7	0.7	6.7	1.8	2.4			
14 м	0–13	327	346	36	0.2	2.7	0.3	24.0	7.2	1.0	358	404	41
	%	91.3	85.6	87.8	0.05	0.7	0.7	6.7	1.8	2.4			
5017	0–10	22	72	4.4	7.0	58.7	5.9	0	0	0	29	131	10.3
	%	75.9	55.0	42.7	24.1	45.0	57.3	0	0	0			
16 м	0–15	16	51	3.2	4.5	39.2	4.0	0	0	0	20.5	90.2	7.2
	%	78.0	56.5	44.4	22.0	43.5	55.6	0	0	0			
5018	0–10	109	180	20	10.5	62.3	5.7	4.5	0.9	0.1	144	254	27
	%	75.7	70.9	74.0	7.3	24.5	21.1	3.1	0.4	0.4			
22 м	0–20	94	147	14	6.4	33.0	3.2	2.8	1.8	0.1	116	185	18
	%	81.0	79.5	77.8	5.5	17.8	17.8	2.4	1.0	0.6			
5019	0–9	336	282	49	11.0	20.0	3.5	380	38.6	5.4	777	443	58
	%	43.2	63.7	84.5	1.4	4.5	6.0	48.9	8.7	9.3			
28 м	0–25	162	164	18	4.2	9.1	1.0	141	14.5	2.0	299	234	26
	%	54.2	70.0	69.2	1.4	3.9	3.8	47.2	6.2	7.7			
5022	0–19	141	721	47	7.3	31	3.0	3.5	3.0	0.4	260	764	51
	%	54.2	94.4	92.2	2.8	4.1	5.9	1.3	0.4	0.8			
32 м	0–23	130	622	40	6.0	26	2.5	3.0	2.5	0.3	229	658	44
	%	56.8	94.5	90.9	2.6	4.0	5.7	1.3	0.4	0.7			
5021	0–14	28	73	4.6	4.6	37	3.5	5.6	2.6	0.4	59	118	9.2
	%	47.6	61.9	50.0	7.8	31.4	38.0	9.5	2.2	3.3			
32 м	0–24	35	124	7.0	3.4	27.2	2.6	3.3	1.5	0.2	54	156	10.3
	%	64.8	79.5	68.0	6.3	17.4	25.2	6.1	1.0	2.0			

Таблица 1. Продолжение

№ ст. Глубина, м	Слой, м	Диатомеи			Динофлагелляты			Зеленые			Фитопланктон в целом		
		<i>N</i>	<i>B</i> <sub>сыр</sub>	<i>B</i> <sub>с</sub>	<i>N</i>	<i>B</i> <sub>сыр</sub>	<i>B</i> <sub>с</sub>	<i>N</i>	<i>B</i> <sub>сыр</sub>	<i>B</i> <sub>с</sub>	<i>N</i>	<i>B</i> <sub>сыр</sub>	<i>B</i> <sub>с</sub>
5020	0–14	226	914	74	7.4	27.1	2.8	9.7	1.0	0.2	288	1470	77
	%	91.4	97.0	95.3	3.0	2.7	3.5	3.4	0.1	0.1			
30 м	0–28	258	1314	86.5	4.2	23.7	2.2	4.9	0.4	0.06	190	1035	89
	%	94.2	98.0	97.2	1.5	1.8	2.5	1.8	0.03	0.07			
5023	0–12	34	64	4.9	4.8	25.6	2.5	1.5	0.4	0.06	43	91	7.6
	%	79.1	70.3	64.5	11.2	28.1	32.9	3.5	0.4	0.8			
27 м	0–20	43.0	84	5.9	2.9	16.4	1.6	0.8	0.2	0.03	50	106	8.0
	%	86.0	79.2	73.8	5.8	15.5	20.0	1.6	0.2	0.4			
5010	0–22	201	626	68	6.4	33.1	3.3	0	0	0	230	662	72
	%	87.4	94.6	94.4	2.8	5.0	4.6	0	0	0			
32 м	0–25	179	559	60	5.8	29.8	3.0	0	0	0	204	591	63.5
	%	87.7	94.6	94.2	2.8	5.1	4.3	0	0	0			
5024	0–15	194	520	30	6.0	51.2	4.6	0	0	0	211	575	36
	%	91.9	90.4	83.3	2.8	8.9	12.8	0	0	0			
37 м	0–28	154	432	24	4.2	30.6	2.8	0	0	0	165	438	28
	%	93.3	92.5	85.7	2.5	6.6	10.0	0	0	0			
5025	0–17	129	460	25	9.5	56.5	5.1	0	0	0	144	518	31
	%	89.6	88.8	80.6	6.6	10.9	16.5	0	0	0			
48 м	0–30	133	362	24	6.4	37.7	3.5	0	0	0	143	402	28
	%	93.0	90.0	85.7	4.5	9.4	12.5	0	0	0			
5026	0–16	12	26	2	11.9	67.8	6.3	0	0	0	39	104	10
	%	30.8	25.0	20.0	30.5	65.2	50.0	0	0	0			
64 м	0–40	16.6	22.8	1.8	6.3	34.6	3.3	0	0	0	30	62	5.8
	%	76.0	36.8	31.0	21.0	55.8	56.9	0	0	0			

ниже 8 м. Учет мертвых клеток показал, что в нижнем слое численность мертвых клеток превышала численность живых (табл. 2). Скопление хлоропластов, выпавших при лизисе клеток, могло быть причиной высокого содержания хл. “а” ниже фотического слоя. На ст. 5015 (глубина ~13 м) высокая численность и биомасса водорослей и концентрация хл “а” наблюдались в верхнем опресненном десятиметровом слое. Нижняя граница этого слоя совпадала с нижней границей слоя фотосинтеза. В слое пикноклина на глубине 10 м и под ним, несмотря на высокое содержание биогенных элементов, численность и биомасса были на порядок, а содержание хл “а” в несколько раз меньше, чем в верхнем перемешанном слое. В этом же слое число мертвых клеток в восемь раз превышало число живых. Аналогичное вертикальное распределение фитопланктона при существенно меньшем обилии клеток наблюдалось на ст. 5016 (табл. 1). Между станциями 5016 и 5017 лежала южная граница эстуарной фронтальной зоны.

С мелкомасштабной изменчивостью гидрофизических и гидрохимических условий в области эстуарной фронтальной зоны Енисея была связана значительная пространственная изменчивость структурных характеристик фитоценоза. На ст. 5017 (глубина 15 м), расположенной на расстоянии 16 км к северу от ст. 5016 соленость в верхнем перемешанном слое резко возрастала до 18.0 psu (на ст. 5016 – 1.2 psu). Пикноклин располагался между 6 и 9 м, перепад солености в нем не превышал 2 psu на метр. В нижних пяти метрах водной толщи соленость плавно возрастала от 26 до 30 psu. В верхнем девятиметровом слое содержание нитратов было на порядок выше, чем на соседней пресноводной ст. 5016 и составляло 1.02–1.76 мкг-ат/л. В два раза увеличилась концентрация нитритов и фосфатов. Качественный состав фитопланктона характеризовался абсолютным доминированием морских видов во всем столбе воды, которые составляли на разных горизонтах от 71 до 96% общей численности клеток. Среди морских видов диатомовых наибольшим

**Таблица 2.** Численность ( $N \times 10^3$  кл/л и в % от рассматриваемой группы) живых и мертвых клеток пресноводных и морских диатомей, суммарная численность живых и мертвых клеток группы диатомовых и общая численность фитопланктона

№ станции	Горизонт, м	$N$	Пресноводные виды диатомовых		Морские виды диатомовых		Диатомовые в целом		$N_{\text{фито}}$ общая
			$N, \%$	живые клетки	мертвые клетки	живые клетки	мертвые клетки	живые клетки	
5013	0	$N$	1693.0	700.0	—	—			1700.0
		%	70.7	29.3					
	10	$N$	3100.0	810.0	—	—			3233.0
		%	79.3	20.7					
	20	$N$	1352.0	811.0	—	—			1445.1
		%	62.5	37.5					
31	$N$	658.0	822.0	—	—			742.0	
	%	44.5	55.5						
5014	0	$N$	1600.0	550.0	—	—			1994.0
		%	74.4	25.6					
	8	$N$	695.0	990.0	—	—			801.5
		%	41.2	58.8					
5015	0	$N$	1595.0	550.0	—	—			1760.0
		%	74.4	25.6					
	7	$N$	877.0	230.0	—	—			1161.0
		%	79.2	20.8					
	18	$N$	94.5	857.0	—	—			111.0
		%	9.9	91.1					
5016	0	$N$	32.8	37.0	—	—			94.0
		%	47.0	53.0					
	8	$N$	566.2	414.0	—	—			590.0
		%	57.8	42.2					
	13	$N$	175.2	100.0	—	—			175.2
		%	63.7	36.3					
5017	0	$N$	12.0	5.5	24.1	—	36.1	5.5	41.5
		%	68.6	31.4			89.4	10.6	
	6	$N$	1.4	10.0	14.2	—	15.6	10.0	22.9
		%	12.3	87.7			69.2	30.8	
	15	$N$	0.8	23.0	2.9	—	3.7	23.0	3.7
		%	3.4	96.6			10.7	89.3	
5018	0	$N$	—	3.3	6.6	—	6.6	3.3	72.0
		%					66.7	33.3	
	5	$N$	4.8	8.3	138.4	—	143.2	8.3	175.0
		%	36.6	63.4			94.5	5.5	
	15	$N$	8.7	6.5	75.2	4.5	83.9	11.0	89.4
		%	57.2	42.8	94.3	5.7	88.4	11.6	
	20	$N$	8.2	220.8	54.6	7.0	62.8	227.8	63.8
		%	3.6	96.4	88.6	11.4	21.6	78.4	

Таблица 2. Продолжение

№ станции	Горизонт, м	<i>N</i>	Пресноводные виды диатомовых		Морские виды диатомовых		Диатомовые в целом		<i>N</i> <sub>фитообщая</sub>	
		<i>N</i> , %	живые клетки	мертвые клетки	живые клетки	мертвые клетки	живые клетки	мертвые клетки		
5019	0	<i>N</i>	401.4	104.3	1.2	—	402.6	104.3	536.2	
		%	79.3	20.7			79.4	20.6		
	5	<i>N</i>	319.8	149.4	11.3	—	331.1	149.4	937.1	
		%	68.2	31.8			68.9	31.1		
	12	<i>N</i>	13.7	3.1	47.3	4.6	61.0	7.7	62.3	
		%	81.5	18.5	91.1	8.9	88.8	11.2		
	16	<i>N</i>	1.6	4.7	90.8	84.6	92.4	89.3	105.1	
		%	25.4	74.6	51.8	48.2	50.9	49.1		
25	<i>N</i>	7.0	277.7	17.7	1.2	24.7	278.9	35.6		
	%	2.5	97.5	93.7	6.3	8.1	91.9			
5022	0	<i>N</i>	4.8	14.2	42.0	—	46.8	14.2	139.1	
		%	25.3	74.7			76.7	23.3		
	5	<i>N</i>	7.8	3.6	15.9	—	23.7	3.6	31.2	
		%	68.4	31.6			86.8	13.2		
	11	<i>N</i>	13.8	—	367.4	500.5	381.2	500.5	382.6	
		%			42.3	57.7	43.2	56.8		
	16	<i>N</i>	0.5	3.0	370.0	150.0	370.5	153.0	385.9	
		%	14.3	85.7	71.2	28.8	70.8	29.2		
	23	<i>N</i>	4.1	5.1	86.4	10.5	90.5	15.6	93.3	
		%	46.3	53.7	89.2	10.8	85.3	14.7		
	5021	0	<i>N</i>	4.1	14.6	32.7	—	36.8	14.6	65.4
			%	21.9	78.1			71.6	28.4	
5		<i>N</i>	0.7	4.4	13.9	—	14.6	4.4	34.7	
		%	23.7	86.3			76.8	23.2		
10		<i>N</i>	—	—	41.1	—	41.1	—	89.4	
		%								
16		<i>N</i>	+	—	1.0	—	1.0	—	2.5	
		%								
24		<i>N</i>	0.8	—	112.3	33.0	113.1	33.0	114.7	
		%			77.3	22.7	77.4	22.6		
5020		0	<i>N</i>	6.0	—	95.7	46.1	101.7	46.1	140.3
			%			67.5	32.5	68.8	31.2	
	7	<i>N</i>	0.3	—	48.1	28.0	48.4	28.0	69.1	
		%			63.2	36.8	71.1	28.9		
	12	<i>N</i>	—	2.3	558.9	—	558.9	2.3	562.2	
		%					99.6	0.4		
	16	<i>N</i>	—	—	407.9	—	407.8	—	424.8	
		%								
	28	<i>N</i>	+	4.1	134.8	6.8	135.1	10.9	135.1	
		%			95.2	4.8	92.5	7.5		

Таблица 2. Продолжение

№ станции	Горизонт, м	N	Пресноводные виды диатомовых		Морские виды диатомовых		Диатомовые в целом		N <sub>фито</sub> общая	
			N, %	живые клетки	мертвые клетки	живые клетки	мертвые клетки	живые клетки		мертвые клетки
5023	0	N	—	—	18.3	—	24.9	—	24.9	
		%								
	6	N	3.0	—	34.0	23.8	46.7	23.8	46.7	
		%			58.8	41.2		33.8		
	12	N	—	—	51.0	2.0	53.0	2.0	53.0	
		%			96.2	3.8				
20	N	—	—	67.4	30.6	67.5	30.6	67.5		
	%			68.8	31.2					
5010	0	N	—	—	112.1	24.4	168.3	24.4	168.3	
		%			82.1	17.9				
	10	N	0.3	—	155.2	—	194.5	—	194.5	
		%								
	16	N	—	—	197.3	20.7	201.2	20.7	201.2	
		%			90.5	9.5				
	20	N	+	—	361.0	—	366.0	—	366.0	
		%								
	25	N	—	—	21.3	—	23.2	—	23.2	
		%			100.0					
	5024	0	N	—	—	93.5	18.2	104.3	18.2	104.3
			%			83.7	12.3			
8		N	—	—	181.7	—	210.8	—	210.8	
		%								
14		N	—	—	314.6	24.4		24.4	317.7	
		%			92.8	7.2				
20		N	—	—	45.0	1.7		1.7	46.1	
		%			96.4	3.6				
28		N	+	—	115.0	—	126.1	—	126.1	
		%								
5025		0	N	—	—	207.0	—	—	—	220.4
			%							
	8	N	2.3	—	90.5	3.1	106.6	3.1	106.6	
		%			96.7	3.3	97.2	2.8		
	14	N	—	—	120.5	9.5	135.2	9.5	135.2	
		%			92.7	7.3				
	20	N	+	—	115.2	7.3	117.5	7.3	117.5	
		%			94.0	6.0				
	30	N	0.7	—	174.6	—	181.2	—	181.2	
		%								

Таблица 2. Окончание

№ станции	Горизонт, м	N	Пресноводные виды диатомовых		Морские виды диатомовых		Диатомовые в целом		N <sub>фито</sub> общая
			N, %	живые клетки	мертвые клетки	живые клетки	мертвые клетки	живые клетки	
5026	0	N	—	—	6.8	0.7	43.9	0.7	43.9
		%			90.7	9.3			
	6	N	—	—	22.8	—	68.9	—	68.9
		%							
	12	N	—	—	3.4	—	10.3	—	10.3
		%							
	20	N	+	+	15.7	—	17.1	+	17.1
		%							
	40	N	—	—	26.1	—	35.7	—	35.7
		%							

+ Численность <100 кл/л.

числом ( $\sim 10 \times 10^3$  кл/л) были представлены *Chaetoceros compressus*, *C. teres* и *Nitzschia longissima*. Возросло обилие динофлагеллят. Их вклад в общую численность водорослей достигал 22%, в биомассу — 57%, при том, что на более южных станциях с сильным опреснением вклад этой группы в суммарную численность фитопланктона не превышал 0.05%. Среди динофлагеллят наиболее многочисленными были *Dinophysis acuminata* и *Prorocentrum* sp. Наряду с изменением качественного состава фитопланктона происходило резкое снижение суммарной численности и биомассы водорослей. Максимальные численность ( $42 \times 10^3$  кл/л) и биомасса ( $180 \text{ мг/м}^3$ ) фитопланктона и максимальное содержание хл “а” (1.7 мкг/л) зарегистрированы в поверхностном 2–3 метровом слое. В этом же слое в наибольшем количестве ( $\sim 23\%$  от общей численности клеток) были встречены пресноводные виды. На глубине шести метров все количественные показатели фитоцены были в два раза ниже. Вблизи дна на глубине 15 м они снижались еще больше — численность сократилась в 6 раз, биомасса и концентрация хл “а” почти на порядок. Учет мертвых клеток показал, что это были исключительно пресноводные виды. С глубиной число живых клеток пресноводного комплекса сокращалось следующим образом:  $12 \times 10^3$  кл/л на глубине 0 м,  $1.4 \times 10^3$  кл/л на 6 м и  $0.8 \times 10^3$  кл/л на 15 м, при этом, соответственно, росло число мертвых клеток:  $5.5 \times 10^3$ ,  $10 \times 10^3$  и  $230 \times 10^3$  кл/л (табл. 2). Ст. 5017 на южной периферии эстуарной фронтальной зоны была одной из самых бедных на всем разрезе (рис. 2).

На соседней более северной ст. 5018 доля морских видов водорослей была еще выше. В численности они составляли от 87 до 96% (табл. 2), в биомассе — от 96.2 до 99.9%. В поверхностном 2–

3 м слое по числу клеток и по биомассе доминировали динофлагелляты, составляя 50 и 72% от общей численности и биомассы соответственно. Динофлагелляты были представлены главным образом несколькими видами рода *Gymnodinium*, *Dinophysis acuminata* и *Prorocentrum cordatum*. В нижележащем слое водной толщи более 80% общей численности и биомассы составляли морские виды диатомей, среди которых преобладал *Chaetoceros compressus*, главным образом, в виде спор (>70% от числа клеток и биомассы диатомей). Пресноводная составляющая фитоцены была незначительной, доли диатомей и зеленых водорослей в ней были почти равными.

На ст. 5019 (глубина 28 м), расположенной на 20 км севернее, верхние 8–9 метров были заняты опресненной водой с соленостью от 4.7 до 7.8 psu и температурой 7.0°C, высоким содержанием кремния (67 мкг-ат/л) и более низкими по сравнению со ст. 5018. концентрациями нитратов (0.5 мкг-ат/л) и фосфатов (0.6 мкг-ат/л). Нижняя граница слоя фотосинтеза лежала на 9 м. Основным компонентом фитоцены верхнего слоя были пресноводные диатомей: виды рода *Aulacoseira*, *Fragilaria crotonensis*, *Diatoma vulgare*, *Asterionella formosa*, которые составляли 55% общей численности и 65% общей биомассы фитопланктона. Существенный вклад в численность (38%) здесь вносили зеленые водоросли. На долю морских видов приходилось не более 5% общей численности и 8% суммарной биомассы фитопланктона. В верхнем девятиметровом слое зарегистрировано максимальное содержание хл “а” (1.6 мкг/л). В слое резкого галоклина между 8 и 11 м соленость возрастала на 20 psu. Под галоклином численность фитопланктона сократилась более, чем на порядок, биомасса — в 4 раза. В этих слоях до-

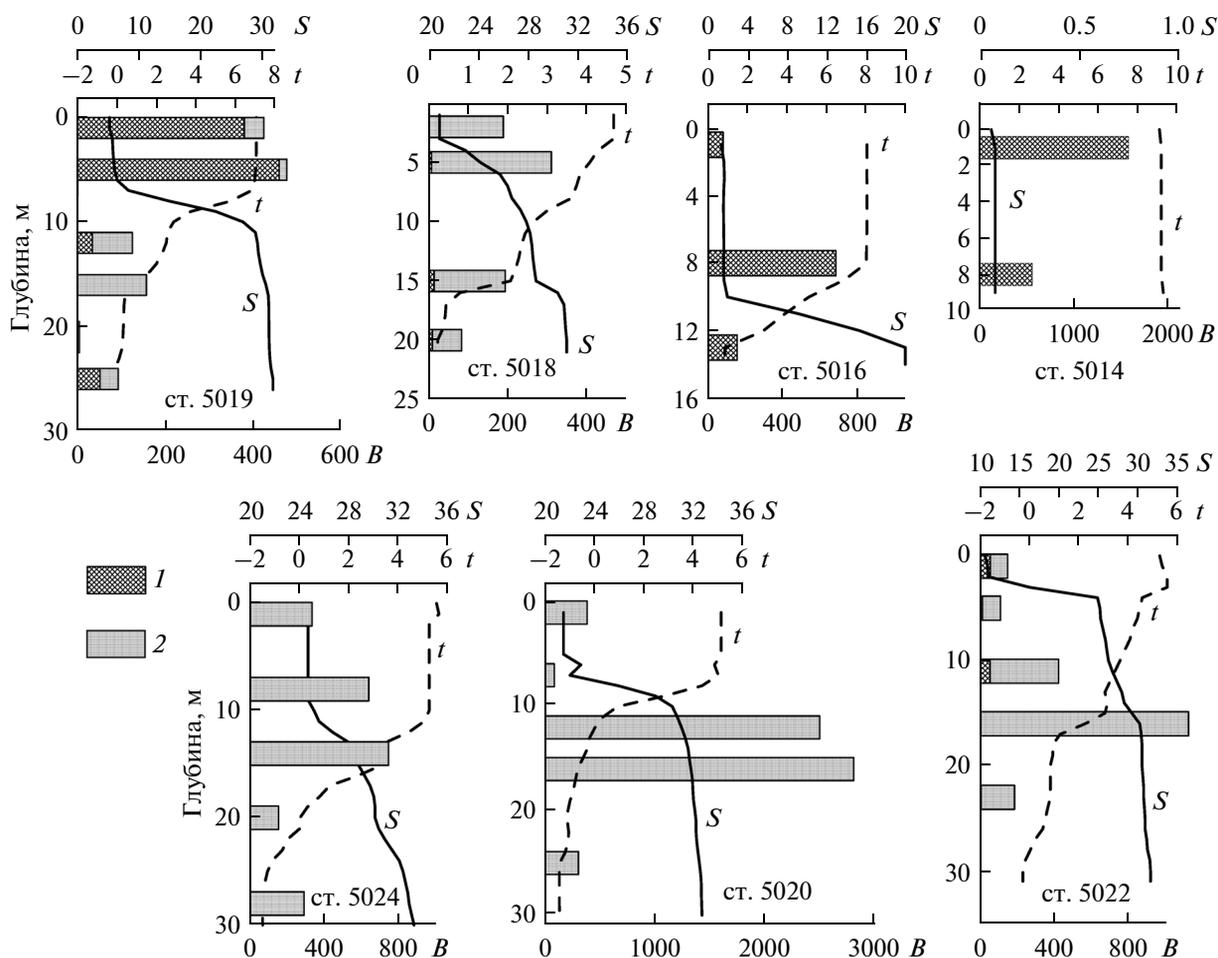


Рис. 3. Вертикальное распределение биомассы пресноводных (1) и морских (2) видов фитопланктона, температуры ( $t$ , °C) и солёности ( $S$ , psu) на станциях разреза.

минировали морские виды *Chaetoceros compressus* и *Thalassiosira nordenskiöldii*. Доля пресноводных диатомовых и зеленых водорослей в общей численности фитопланктона на горизонтах 12 и 16 м составляла 28 и 13%, в биомассе – 18 и 2% соответственно (рис. 3). Содержание хл “а” сократилось в пять раз – до 0.3 мкг/л.

На следующей по разрезу ст. 5022 толщина верхнего распресненного слоя с солёностью 10–15 psu и температурой 5.5°C, низким содержанием нитратов и фосфатов, высокой концентрацией кремния составляла 3 м. В этом слое пресноводный фитопланктон, представленный в основном несколькими видами родов *Aulacoseira*, *Cyclotella* и зелеными водорослями, составлял 38% от общей численности и 33% суммарной биомассы фитопланктона. Существенный вклад в биомассу вносили *Dinophyceae* (44%) и *Euglenophyta* (13%). Именно в этом слое зарегистрировано высокое содержание хл “а” (1.6 мкг/л). Верхний опресненный слой подстилал жесткий галоклин с вертикальными градиентами солёности до 9 psu на метр (на глубинах 3–4 м), ни-

же солёность возрастала до 24.6–31.4 psu. В этих слоях численность водорослей была на порядок выше и в фитоценозе преобладали морские виды водорослей (>95%). Более 85% общей численности и 70% общей биомассы фитопланктона составлял *Chaetoceros compressus*, представленный, в основном, спорами. Концентрация хл “а” была в три раза ниже, чем в верхнем трехметровом слое. Минимальные общая численность, биомасса и содержание хл “а” наблюдались на пятиметровом горизонте непосредственно под наиболее острой частью пикноклина. На соседней ст. 5021 десятью километрами севернее толщина верхнего перемешанного слоя составляла 5–6 м. Солёность здесь составляла 16–17 psu, и наблюдались характерные для распресненного слоя низкие концентрации нитратов и фосфатов и высокие концентрации кремния. Большая часть сообщества состояла из морских видов диатомей и динофлагеллят. Пресноводные водоросли в верхнем слое формировали 28% общей численности и 6% суммарной биомассы фитопланктона, при этом более 70%

пресноводного фитоцена было представлено зелеными водорослями. В этом же слое зарегистрировано максимальное содержание хл “а”. Ниже жесткого галоклина с градиентами до 5 psu на метр пресноводные виды присутствовали в очень незначительном количестве и формировали всего 0.7–5.0% общей численности клеток.

На ст. 5020 в 35 км к северу от ст. 5022 в верхних 7 метрах наблюдался плавный рост солености от 15.0 до 21.7 psu и температуры от +4 до +5°C с глубиной. В этом слое еще сохранялся пресноводный фитопланктон, который формировал ~18% от общей численности и ~2% суммарной биомассы клеток. В составе пресноводной части фитоцена ~80% численности клеток формировали зеленые водоросли. Жесткий пикногалоклин между 7 и 10 м с вертикальными градиентами ~3 psu на метр отделял верхний слой с невысокими численностью и биомассой фитопланктона от нижележащего слоя, в котором суммарная биомасса водорослей была сравнима с биомассой в пресноводной части эстуария и достигала 2500 мг/м<sup>3</sup> на горизонте 12 м и 2800 мг/м<sup>3</sup> на горизонте 16 м. Максимальное обилие фитопланктона наблюдалось при солености от 30.1 до 31.8 psu и диапазоне температуры от +0.9 до –0.8°C (рис. 3). Здесь же наблюдались максимальные концентрации хл “а” – 2.2 мкг/л. Основным видом, определяющим численность, был *Chaetoceros compressus*, на 90% представленный спорами. *Thalassiosira nordenskioldii* доминировала в биомассе (~80%), доля вида в суммарной численности клеток составляла ~30%. Ст. 5020 была последней наиболее северной станцией, на которой сохранялись пресноводные водоросли, встреченные в верхнем слое. На станциях, расположенных мористее, встречались лишь единичные клетки пресноводных видов. Именно между станциями 5020 и 5023 проходила северная граница эстуарной фронтальной зоны (рис. 2). Расстояние между этими станциями составляло ~30 км.

Ст. 5023 на 74°01' с.ш. была первой, где не был встречен пресноводный фитопланктон, и последней, где был зарегистрирован жесткий галоклин, связанный с сильным опреснением поверхностного слоя. Различие в солености в слое между горизонтами 3 и 6 м составило 9 psu. Ст. 5023 была одной из самых бедных по всем количественным показателям фитопланктона (табл. 1, рис. 2). В фитоценозе преобладали диатомовые, составляя ~90% общей численности и 83% суммарной биомассы. В численности во всем столбе воды доминировал *Chaetoceros compressus*, представленный только спорами. Основу биомассы фитоценоза формировали *Thalassiosira nordenskioldii*, *Chaetoceros compressus* и *Leptocylindrus danicus*. В верхнем слое были широко представлены Dinophyceae,

среди которых доминировали ювенильные стадии Peridinales.

В северной мористой части разреза на станциях 5010, 5024–5026 наблюдалась иная гидрофизическая структура водной толщи. Соленость плавно повышалась с глубиной от 23–24 до 33 psu, температура падала от 4.9–5.6°C в верхнем слое до минусовых значений на глубине ниже 20 м. Верхние 10–12 м характеризовались самыми низкими для разреза концентрациями нитратов – от нулевых значений до 0.04 мкг-ат/л и аммонийного азота – 0.5–0.9 мкг-ат/л. В нижележащих слоях содержание нитратов возрастало в разы, концентрация аммонийного азота увеличивалась в два раза. Максимумы численности и биомассы фитопланктона, как правило, наблюдались на горизонтах ниже 8–10 м. Морской фитоценоз к северу от фронтальной зоны отличался наибольшим видовым разнообразием. В число доминирующих видов помимо *Chaetoceros compressus* и *Thalassiosira nordenskioldii* входили *Leptocylindrus danicus*, *L. minimus*, *Thalassionema nitzschioides* и *Chaetoceros lacinosus*. Общие численность и биомасса планктонных водорослей в столбе воды на станциях внутреннего шельфа (станции 5010, 5024, 5025) были близки к тем, которые наблюдались в зоне эстуарного фронта. Существенно более низкие количественные характеристики фитоценоза были отмечены на ст. 5026 мористее границы внутреннего шельфа над глубиной ~65 м.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В исследованном районе четко выделяются три зоны – три пелагических биотопа, существенно различающиеся по гидрофизическим и гидрохимическим условиям: опресненная зона, зона эстуарного фронта и мористая зона – внутренний Карский шельф (Енисейское мелководье). Каждая зона – биотоп характеризовалась определенными количественными характеристиками и особенностями вертикального распределения фитопланктона. По видовому составу в исследованной области четко выделяются два фитоценоза: пресноводный и морской. Существенно подчеркнуть, что фитопланктон зоны интенсивного взаимодействия и смешения речных и морских вод (зоны эстуарного фронта) не отличается специфическим набором видов и состоит из пресноводных и морских эвригаллиных видов, характерных для фитоценозов опресненной и морской зон. Это существенно отличает наши результаты от результатов других исследований фитопланктона Енисейского эстуария [8].

Наши исследования были проведены в конце сентября и пришлись на ранне-осеннюю фазу сукцессионного цикла фитоценоза, завершающую вегетационный период. Полученные результаты и анализ физиологического состояния фи-

топланктона свидетельствовали о том, что популяции доминирующих видов находились на разных этапах сукцессионного цикла. Для оценки состояния популяций мы использовали три критерия: 1) индекс CSDC (current state of the diatom community [12]), основанный на соотношении живых и мертвых клеток, 2) данные по содержанию хл “а” и доле феофитина в совокупном содержании феофитина и хл “а” и 3) количество и долю в общей численности популяции спор и спорообразующих клеток. На всех станциях разреза в слое фотосинтеза доля феофитина в общем количестве пигментов не превышала 30%, а на самых южных станциях разреза в пресноводной зоне Енисейского эстуария (станции 5013 и 5014) это соотношение во всем слое от поверхности до дна варьировало в пределах от 2 до 9%. В эстуарной фронтальной зоне и мористой зоне в придонных слоях водной толщи доля феофитина в общем содержании пигментов возрастала до 50–70%. В слое фотосинтеза на основании индекса CSDC состояние видов пресноводных диатомей можно оценить как “удовлетворительное”, а в некоторых случаях – “хорошее”. В нижних и придонных слоях водной толщи в популяциях пресноводных диатомей наблюдалось большое число мертвых клеток (от 53 до 89%) и состояние популяции было “плохим”. В популяции наиболее многочисленного морского вида *Chaetoceros compressus* численность мертвых клеток, как правило, не превышала 25%. Исключением была ст. 5022, где под галоклином в слое фотосинтеза в массовом скоплении *C. compressus* мертвые клетки составляли 58% популяции. Активное спорообразование в популяции *C. compressus* свидетельствовало о завершающей стадии вегетации вида. В большинстве проб споры или спорообразующие клетки составляли >70% популяции. В популяциях морских видов *Thalassiosira nordenskiöldii*, *Leptocylidrus danicus*, *Nitzschia longissima*, *Thalassionema nitzschioides* не было встречено ни мертвых, ни спорообразующих клеток.

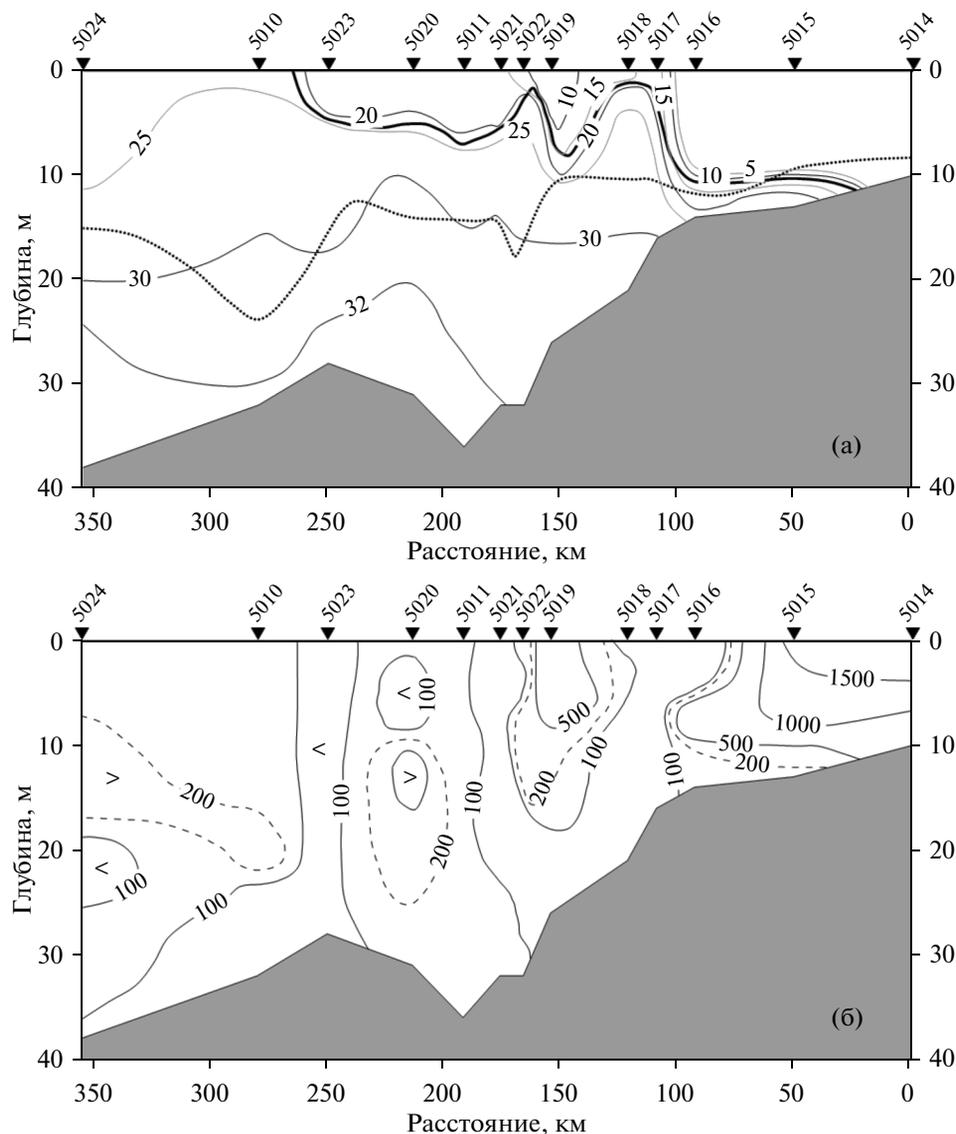
Крайне низкое содержание биогенных элементов в пресноводной части эстуария и в слое над пикноклином в сочетании с высокими показателями количественного развития фитопланктона парадоксально. Вероятно, приносимые речным “аутвеллингом” пресноводные водоросли запасаются необходимыми биогенными элементами в более южных районах устьевого участка реки, где по данным [1, 2, 3, 6] зарегистрированы очень высокие концентрации всех форм азота и фосфора. Скорость течения Енисея в силу конфигурации берегов и формы русла существенно выше, чем в Оби, (скорость в Оби ~0.5 м/с) и водоросли за очень короткое время из реки выносятся в южную часть эстуария.

Во всех зонах – биотопах лидирующее положение по числу клеток и биомассе занимали диа-

томовые водоросли. В опресненной зоне наибольшей численностью характеризовались виды родов *Aulacoseira*, *Fragilaria*, *Asterionella*, *Cyclotella*. В работах [8, 10, 12] как доминирующие виды в опресненной части эстуария Енисея выделены синезеленые водоросли *Lyngbya* cf. *limnetica*, *Anabaena* cf. *flos-aquae*. Развитие синезеленых водорослей в составе пресноводного фитоценоза с их способностью фиксировать элементарный азот представляется адекватной реакцией на условия дефицита минеральных азотистых соединений. Однако, в наших сборах, также как в сборах 1993 г. (В.И. Вавилова, устное сообщение), синезеленые водоросли составляли не более 1.5% общей численности и ~10% общей суммарной биомассы фитопланктона. По нашим данным доминирующими видами диатомей в морском фитоценозе были *Chaetoceros compressus*, *Thalassiosira nordenskiöldii*, *Leptocylidrus danicus*, *Nitzschia longissima*, *Thalassionema nitzschioides*.

Меридиональная протяженность эстуарной фронтальной зоны Енисея в период наших исследований составляла 130–150 км – от ~72°40' до ~73°50' с.ш. Фронтальная зона характеризовалась высоким положением резкого и узкого по вертикальной протяженности пикногалоклина, в котором изменения солёности в метровом слое на некоторых станциях достигали 7–8 psu (рис. 4). Верхняя граница градиентного слоя располагалась на глубинах от 3 до 8 метров. Структура фронтальной зоны в ее южной части была нарушена затоком (меандром) морской воды, охватившим всю водную толщу от поверхности до дна (станции 5017, 5018). Заток хорошо виден по изменениям поверхностной и придонной солёности на разрезе (рис. 2, 4). Солёность в верхнем перемешанном слое возросла с 1.0–1.2 psu (ст. 5016) до 18.0–20.0 psu (ст. 5017). На всех горизонтах более 70% численности составляли морские виды фитопланктона, из них в верхнем слое ~30% приходилось на долю динофлагеллят, практически отсутствующих в пресноводном биотопе. Севернее меандра (станции 5019, 5022) наблюдалась ситуация, типичная для эстуарных фронтальных зон [5]. Верхний опресненный слой с солёностью 5 psu (ст. 5019) и 11 psu (ст. 5022) был населен, главным образом, пресноводными видами фитопланктона. Он был отделен резким пикногалоклином от лежащего ниже биотопа с солёностью от 22 до 32 psu, где доминировал морской фитопланктон (табл. 2, рис. 3). На станциях, близких к северной периферии эстуарной фронтальной зоны, солёность в верхнем перемешанном слое возрастала до 17 psu и более, при этом доля пресноводных видов фитопланктона в общей численности водорослей снизилась до 22% (ст. 5021) и до 18% (ст. 5020).

Характерная особенность эстуарной фронтальной зоны Енисея проявилась в вертикальном



**Рис. 4.** Распределение солёности ( $S$ , psu) на разрезе из Енисейского эстуария к прилежащему шельфу: жирной линией показано положение верхней границы галоклина, пунктирной линией – положение нижней границы слоя фотосинтеза (а); распределение численности фитопланктона ( $N \times 10^3$ , кл/л) на разрезе (б).

распределении фитопланктона. Максимальные численность и биомасса фитопланктона в северной части фронтальной зоны были приурочены к слоям воды под пикногалоклином. Так на ст. 5020 биомасса водорослей под пикногалоклином благодаря массовому развитию морских видов *Chaetoceros compressus* и крупноклеточной *Thalassiosira nordenskiöldii* была сравнима с биомассой на станциях в пресноводной части эстуария (рис. 3). Этот же слой характеризовался высокой концентрацией хл “а”. Обилие фитопланктона под галоклином определялось тем, что граница слоя фотосинтеза в эстуарной фронтальной зоне Енисея располагалась значительно ниже градиентного слоя и охватывала слои с высокими концентрациями биогенных элементов (рис. 4). Большая

толщина слоя фотосинтеза в Енисейском эстуарии связана с относительно высокой прозрачностью воды. Это определяется тем, что водосборная площадь Енисея охватывает Среднесибирское плоскогорье и другие участки Сибирской платформы, сложенные кристаллическими породами, устойчивыми к речной эрозии. Следствием является низкая концентрация взвеси в речном стоке: 2.6–2.9 мг/л в опресненной части эстуария и 1.3–0.6 мг/л во фронтальной зоне [2, 3]. Таким образом, ниша между пикногалоклином и нижней границей слоя фотосинтеза с достаточным для нормального функционирования водорослей количеством света и высоким содержанием биогенных элементов ( $\text{NO}_3$  до 5 мкг-ат/л,  $\text{PO}_4$  до 1.5 мкг-ат/л (Маккавеев, устное сообщение) при относительно

высокой солености была занята морскими видами фитопланктона. На наш взгляд, именно своеобразие вертикальной структуры фитоценоза эстуарной фронтальной зоны Енисея объясняет благоприятные условия для фотосинтеза и самые высокие для всего Карского моря показатели интегральной первичной продукции 145 мгС/м<sup>2</sup>/день, которые в 2–5 раз превосходили аналогичные показатели в других районах моря в ранне-осенний сезон [7].

Исследования выполнены при финансовой поддержке проектов РНФ № 14-50-00095 (лабораторная обработка материалов по фитопланктону и гидрохимии) и РФФИ № 13-05-00377 (полевые работы, включая гидрофизические исследования).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гордеев В.В., Джамалов Р.Г., Зекцер И.С. и др. Оценка выноса биогенных элементов с речным и подземным стоком в окраинные моря Российской Арктики // Водные ресурсы. 1999. Т. 26. № 2. С. 206–211.
2. Кравчишина М.Д., Леин А.Ю., Суханова И.Н. и др. Генезис и пространственное распределение концентрации взвеси в Карском море в период наибольшего сокращения арктической ледовой шапки // Океанология. 2015. Т. 55. № 4. С. 687–708.
3. Лисицын А.П. Потоки осадочного вещества, природные фильтры и осадочные системы “живого океана” // Геология и геофизика. 2004. Т. 45. № 1. С. 15–48.
4. Суханова И.Н. Концентрирование фитопланктона в пробе // Современные методы количественной оценки распределения морского планктона. М.: Наука, 1983. С. 97–105.
5. Суханова И.Н., Флинт М.В., Мошаров С.А., Сергеева В.М. Структура сообществ фитопланктона и первичная продукция в Обском эстуарии и на прилежащем Карском шельфе // Океанология. 2010. Т. 50. № 5. С. 785–801.
6. Dame R., Chrzanowski T., Bildstein K. et al. The outwelling hypothesis and North Inlet, South Carolina // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1986. V. 33. P. 217–229.
7. Demidov A.B., Mosharov C.A., Makkaveev P.N. Patterns of the Kara Sea primary production in autumn: biotic and abiotic forcing of subsurface layer // J. Marine Systems. 2014. V. 132. P. 130–149.
8. Deubel H., Engel M., Fetzer I. et al. The southern Kara Sea ecosystem: Phytoplankton, zooplankton and benthos communities influenced by river run-off // Proc. Mar. Sci. 2003. V. 6. P. 237–265.
9. Harms I.H., Hubner U., Backhaus J.O. et al. Salt intrusions in Siberian river estuaries: Observations and model experiments in Ob and Yenisei // Proc. Mar. Sci. 2003. V. 6. P. 27–46.
10. Makarevich P.R., Druzhkov N.V., Larionov V.V., Druzhkova E.I. The freshwater phytoplankton biomass and its role in the formation of a highly productive zone on the Ob-Yenisei shallows (southern Kara Sea) // Proc. Mar. Sci. 2003. V. 6. P. 185–195.
11. 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.
12. Nothig E.M., Okolodkov Y., Larionov V.V., Druzhkova E.I. Phytoplankton distribution in the inner Kara Sea: A comparison of three summer investigations // Proc. Mar. Sci. 2003. V. 6. P. 163–185.
13. Pivovarov S., Schlitzer R., Novikhin A. River run-off influence on the water mass formation in the Kara Sea // Proc. Mar. Sci. 2003. V. 6. P. 9–25.
14. 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.

## Structure of Phytoplankton Communities in Yenisei Estuary and over Adjacent Kara Sea Shelf

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

The material was collected in Yenisei estuary and over adjacent Kara Sea shelf at quasimeridional transect from 71°49'70" до 75°59'93" N in September 2011. Structural characteristics of phytoplankton community were determined by latitudinal zonality of environmental conditions. Two well distinguished phytocenoses were found in the region: freshwater and marine. Phytoplankton in freshwater part of the estuary was composed exclusively by freshwater algae species and distinguished by the highest numbers (up to  $2 \times 10^6$  cell/L) and biomass (up to 1.4 mg/L). Marine phytocenoses over the Yenisei shoal was composed of marine neritic species; phytoplankton numbers and biomass in the area were significantly lower –  $0.2 \times 10^6$  cell/L and 0.4 mg/L, respectively. The area of intensive interaction of riverine and marine waters – estuarine frontal zone with ~130 km latitudinal extension (from 72° до 74° N) was characterized by sharp halocline, which separated desalted upper layer from underlying marine water. Freshwater algae species predominated above the halocline, marine species predominated below. Lower border of euphotic layer was located at 8 to 15 m below the halocline. The niche between the halocline and the lower border of euphotic layer was characterized by high nutrient concentrations, which together with sufficient illumination determined intensive development of phytoplankton and high values of primary production.