

УДК 574.583:579;581.132:547.979.7:577.475

ОСОБЕННОСТИ ПРОЦЕССОВ ПЕРВИЧНОГО ПРОДУЦИРОВАНИЯ В КАРСКОМ МОРЕ В КОНЦЕ ВЕГЕТАЦИОННОГО ПЕРИОДА

© 2016 г. С. А. Мошаров^{1,2}, А. Б. Демидов¹, У. В. Симакова¹

¹Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва

²Московский государственный технический университет им. Н.Э. Баумана

e-mail: mosharov@ocean.ru

Поступила в редакцию 06.05.2015 г.

Исследования проводились с 15 сентября по 4 октября 2011 г. в Карском море на разрезах юго-восточнее Новой Земли, в районе желоба Св. Анны, в эстуарии Енисея и на прилегающем к нему шельфе. Концентрация хлорофилла “а” в слое фотосинтеза, где была сосредоточена его основная часть, изменялась от 0.05 до 2.30 мг/м³, составляя в среднем 0.80 ± 0.37 мг/м³. На большинстве станций максимальное содержание хлорофилла “а” отмечалось в слое 7–30 м. Первичная продукция в столбе воды варьировала от 3.0 до 151.0 мг С/м² в день, составляя в среднем 37.2 ± 36.6 мг С/м² в день. На большинстве станций максимальная скорость первичной продукции наблюдалась в поверхностном слое водной толщи. В пределах верхнего перемешанного слоя формировалось от 31 до 100% первичной продукции (в среднем $77 \pm 20\%$). Показано, что наиболее продуктивными были воды на Енисейском разрезе. В устьевой зоне и на прилегающем шельфе средние величины первичной продукции составляли 50 мг С/м² в день, превышая аналогичные величины в других районах в 1.5–2 раза. Основными факторами, определяющими уровень первичной продукции в Карском море в осенний период, были концентрации кремния и азота, уровень освещенности и температура воды.

DOI: 10.7868/S003015741601010X

ВВЕДЕНИЕ

На акватории Карского моря можно выделить районы с различными условиями протекания гидрофизических и биогеохимических процессов. Основной причиной этих различий является неравномерность влияния речного стока на районы в разной степени удаленные от эстуариев Оби и Енисея. Вместе со стоком в море поступает большое количество аллохтонных биогенных элементов. Другой особенностью Карского моря является мелководный характер значительной части его акватории, который определяет специфику снабжения эвфотического слоя основными биогенными элементами.

Межгодовая и сезонная изменчивость речного стока в наибольшей степени сказывается на состоянии экосистем эстуариев Оби и Енисея и прилежащих районов Обь-Енисейского мелководья. Важнейшим элементом гидрофизической, гидрохимической и биологической структур экосистем в эстуариях и на прилежащем мелководном шельфе являются фронтальные зоны, разделяющие области пелагиали с различными свойствами среды [7, 12]. На шельфе происходит взаимодействие речных и морских вод и основная утилизация аллохтонного вещества, поступающего с речным стоком.

Исследования параметров первичной продуктивности в ходе комплексных экологических экспедиций выполнялись авторами настоящей работы в 1993 и 2007 гг. преимущественно в осенний период (сентябрь) [4, 8].

Целью настоящей работы было изучение закономерностей распределения первичной продукции и хлорофилла “а” (хл “а”) в эстуарных районах, шельфовых, склоновых и глубоководных областях Карского моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования процессов первичного продуцирования проводились в 59-м рейсе НИС “Академик Мстислав Келдыш” с 15 сентября по 4 октября 2011 г. в нескольких районах Карского моря: на разрезе у юго-восточного побережья о. Новая Земля (Новоземельский разрез, станции 5055–5060), в районе желоба Св. Анны (разрез Св. Анна–восток, станции 5032–5042 и разрез Св. Анна–запад, станции 5043–5049), на разрезе вдоль эстуария Енисея и прилегающего шельфа (Енисейский разрез, станции 5013–5026) и на отдельных станциях на шельфе (рис. 1). Период исследований относился к осеннему состоянию морской экосистемы [9].

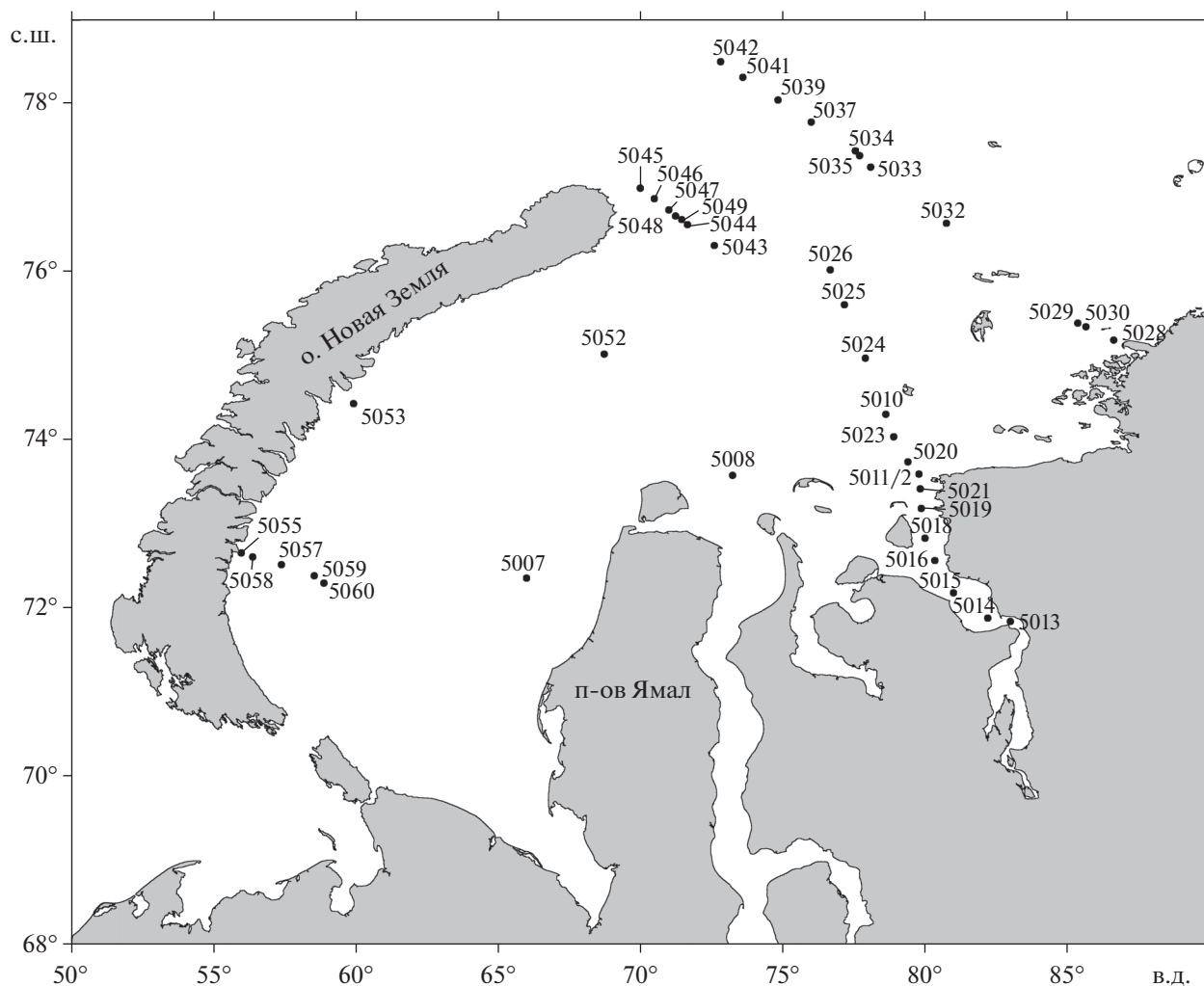


Рис. 1. Схема станций в Карском море в сентябре 2011 г.

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

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

для определения первичной продукции был произведен с горизонтов, на которых световые условия приблизительно соответствовали номинальному пропусканию флаконов с нейтральными светофильтрами 100, 78.7, 63.9, 48.7, 24.3, 5.8, 3.2, 2.2% от подповерхностной облученности (I_0), входящих в комплект лабораторного инкубатора ICES.

Пробы воды с 3–6 горизонтов в пределах верхнего 120-метрового слоя водной толщи были собраны батометрами Нискина объемом 5, 10 или 30 литров комплекса “Rozett”, оснащенного STD-зондом (Seabird Equipment, США). Местоположение станций и горизонты отбора проб выбирали по результатам зондирования температуры, электропроводности, флуоресценции, полученным с помощью буксируемого зонда Idronaut и STD-зонда SBE-19 Plus (Seabird Electronics), снабженного датчиками флуоресценции и мутности. Глубина эвфотического слоя определялась с

использованием датчиков освещенности в диапазоне ФАР (Li-190A и Li-192A, Li-Cor Co, США) и диска Секки.

Первичную продукцию (ПП) измеряли при помощи радиоуглеродной модификации скляночного метода [16]. Величины ПП определяли, используя схему имитации световых условий при постоянном искусственном освещении. Пробы воды разливали в экспериментальные флаконы объемом 50 мл, иллюминаторы которых представляли собой нейтральные светофильтры с пропусканием $100-2.2\% I_0$. Экспозицию проб проводили в лабораторном инкубаторе ICES (Hydro-Bios, Германия) в течение 3-х часов при температуре воды, равной поверхностной (T_0). Термостатирование осуществлялось при помощи аквариумного холодильника HAILEA (Китай). После экспозиции пробы пропускали через мембранные фильтры “Владипор” (Россия) с размером пор 0.45 мкм. Определения радиоактивности фильтров проводили на жидкостном сцинтилляционном радиометре Triathler (Hidex, Финляндия).

Интенсивность приходящей на поверхность воды в инкубаторе фотосинтетически активной радиации измеряли непрерывно в течение дня в ходе нескольких экспериментов с помощью датчика освещенности Li-190A. Необходимые для расчета первичной продукции данные по содержанию в пробах углерода во всех формах углекислоты в воде были предоставлены П.Н. Маккавеевым (ИО РАН).

Концентрацию хл “а” определяли флуориметрически [10]. Пробы воды объемом 0.5–1 л фильтровали через стекловолоконные фильтры Whatman GF/F при разрежении не более 0.3 атм. Для проведения экстракции хл “а” фильтры помещали в 90% ацетон и при температуре $+4^\circ\text{C}$ в темноте выдерживали в течение 24 ч. Затем определяли флуоресценцию экстрактов с использованием флуориметра МЕГА-25 (МГУ, Россия).

Интегральные значения первичной продукции и содержания хл “а” в столбе воды рассчитывались по методу трапеции.

РЕЗУЛЬТАТЫ

1. Гидрофизические и гидрохимические параметры. Глубина верхнего перемешанного слоя (ВПС) на большинстве исследованных станций составляла 2–14 м (в среднем 7.6 ± 4.2 м), за исключением станции в устье Енисея (ст. 5013, 32 м) и станций в мористой части Новоземельского разреза (ст. 5059–5060, 19 м). Соленость в слое фотосинтеза варьировала от 12 до 34 psu. Енисейский разрез в целом характеризовался значительными градиентами солёности от 0.05–1.18 psu в Енисейской губе до 22.0–24.2 psu на шельфе Карского моря. Температура воды в период исследований

варьировала в пределах $3.0-9.7^\circ\text{C}$. Содержание фосфатов в слое фотосинтеза варьировало в пределах $0.02-1.10$ мкг-ат/л, суммарного минерального азота ($\text{DIN} = \text{NO}_2 + \text{NO}_3 + \text{NH}_4$) – $0.01-14.24$ мкг-ат/л, кремния – $0.10-113.59$ мкг-ат/л.

2. Распределение хлорофилла “а”. В период исследований концентрация хл “а” в слое фотосинтеза Карского моря изменялась от 0.05 до 2.30 мг/м³, составив в среднем 0.80 ± 0.37 мг/м³. На большинстве станций в зоне фотосинтеза была сосредоточена основная часть хл “а” (62–100% от общего содержания в водной толще) (табл. 1). На 18-ти станциях из 38-ми слой максимального содержания хл “а” находился в поверхностном слое 0–3 м, на остальных станциях – на глубине 7–30 м. Общее содержание хл “а” в водной толще в Карском море в сентябре 2011 г. варьировало от 7.12 до 82.72 мг/м², при среднем значении 18.65 ± 12.58 мг/м². Следует отметить, что среднее содержание хл “а” и в слое фотосинтеза, и в водной толще в ходе наших предыдущих исследований в сентябре 2007 г. в этих же районах было в 1.2 раза выше [8].

На Новоземельском разрезе величины поверхностного хл “а” ($X_{л_0}$) изменялись в пределах от 0.45 до 0.79 мг/м³ (в среднем 0.59 ± 0.14 мг/м³) (табл. 1). В слое фотосинтеза концентрация пигмента варьировала от 0.44 до 1.08 мг/м³ (в среднем 0.67 ± 0.18 мг/м³). В зоне фотосинтеза находилось от 65 до 88% хл “а”, при этом максимум хл “а” был обнаружен на глубине 20 м (рис. 2). Доля хл “а”, сосредоточенного в слое максимума, от общего содержания этого пигмента в водной толще существенно варьирует на разных станциях. Для количественной характеристики отличия конкретного профиля хл “а” от равномерного распределения по глубине использовалось отношение величин концентраций хл “а” в слое максимума и средних концентраций для всей водной толщи на конкретной станции ($X_{л_{\text{макс}}}/X_{л_{\text{cp}}}$). Для станций Новоземельского разреза это соотношение изменялось от 1.46 до 2.69 (в среднем 1.95). Наиболее ярко выраженным (>2.6) хлорофильный максимум был на ст. 5059, где гидрологический профиль характеризовался резким термо- и пикноклином на глубине 20 м. Общее содержание хл “а” в водной толще варьировало от 16.39 до 21.59 мг/м² (в среднем 21.44 ± 4.57 мг/м²). Средняя доля феофитина в общей сумме (феофитин + хл “а”) на разрезе составляла $34 \pm 2\%$, что свидетельствует о нахождении хл “а” в активном состоянии в данный период.

В эстуарии Енисея величины $X_{л_0}$ изменялись в пределах $0.35-4.68$ мг/м³ (в среднем 2.10 ± 1.13 мг/м³) (табл. 1). Концентрация хл “а” в слое фотосинтеза варьировала от 0.41 до 4.40 мг/м³ (в среднем 1.89 ± 1.20 мг/м³). На большинстве станций разреза в зоне фотосинтеза было обнаружено

Таблица 1. Распределение хлорофилла “а” в Карском море в сентябре 2011 г.

Станции	Хл ₀	Хл _{фс}	Хл _{вод}	Хл _{макс} /Хл _{ср}	ПХМ	Хл _{фс} /Хл _{вод}	Ф
Енисейский разрез (устьевая часть)							
5013	2.550	27.7	82.72	1.07	10	33%	5%
5014	2.863	23.1	23.14	1.01	8	100%	1%
5015	4.675	29.9	42.96	1.33	7	70%	1%
5016	1.427	15.7	15.69	1.31	3	100%	29%
5017	1.734	9.7	10.78	2.17	0	90%	32%
5018	1.462	9.1	14.18	1.72	0	64%	25%
5019	1.663	11.8	17.34	1.69	0	68%	21%
5022	1.616	10.1	19.10	2.00	0	53%	28%
5021	0.913	7.9	29.64	1.92	31	27%	33%
Енисейский разрез (шельфовая часть)							
5011(2)	1.124	17.8	26.73	1.98	25	67%	18%
5020	1.093	22.8	34.60	2.56	16	66%	15%
5023	1.067	13.5	16.39	1.74	0 и 18	82%	21%
5010	0.349	11.5	12.11	2.24	15	95%	20%
5024	0.457	6.1	9.12	1.49	3	67%	24%
5025	1.047	10.9	12.76	2.33	0	85%	15%
5026	0.806	9.4	10.74	2.66	3	87%	34%
Разрез Св. Анна–восток							
5033	0.682	8.3	10.29	2.08	0	81%	30%
5035	1.160	13.8	22.82	2.01	8	60%	31%
5034	0.621	11.9	13.67	1.79	0	87%	33%
5037	0.462	8.9	10.16	1.59	12	88%	25%
5039	0.431	9.1	9.55	1.89	10	95%	32%
5041	0.554	9.4	11.50	1.69	0	82%	31%
5042	0.472	11.5	15.76	1.65	10	73%	28%
Разрез Св. Анна–запад							
5043	1.493	6.9	26.31	2.04	0	26%	34%
5044	2.289	14.8	19.85	3.11	0	75%	29%
5049	0.457	9.7	15.62	2.73	0	62%	32%
5048	0.754	10.3	14.73	2.04	0	70%	31%
5047	1.139	11.0	11.79	2.74	0	93%	33%
5046	0.554	15.7	22.99	1.38	3	68%	29%
5045	0.457	18.6	21.86	1.36	25	85%	31%
Новоземельский разрез							
5055	0.785	17.7	20.18	1.72	20	88%	32%
5057	0.667	19.7	27.59	1.46	15	71%	33%
5058	0.452	15.9	24.57	2.06	20	65%	37%
5059	0.482	12.4	18.48	2.69	20	67%	35%
5060	0.585	13.4	16.39	1.81	20	82%	35%

Примечание. Хл₀ – концентрация хл “а” в поверхностном слое, мг/м³; Хл_{фс} – содержание хл “а” в слое фотосинтеза, мг/м²; Хл_{вод} – общее содержание хл “а” в водном столбе, мг/м²; Хл_{макс}/Хл_{ср} – степень выраженности хлорофильного максимума, ПХМ – положение хлорофильного максимума, м; Хл_{фс}/Хл_{вод} – доля хл “а” в слое фотосинтеза относительно общего его содержания в водном столбе, %; Ф – средняя для слоя фотосинтеза доля феофитина в суммарном количестве хл “а” и феофитина, %.

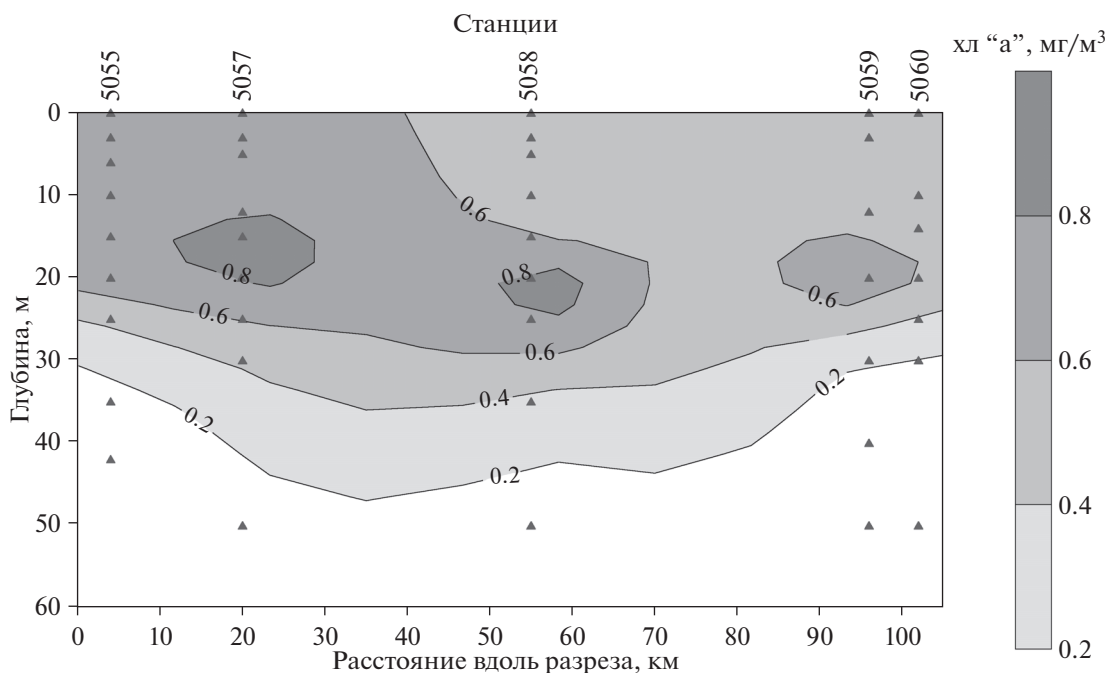


Рис. 2. Распределение хл "а" в водной толще на Новоземельском разрезе.

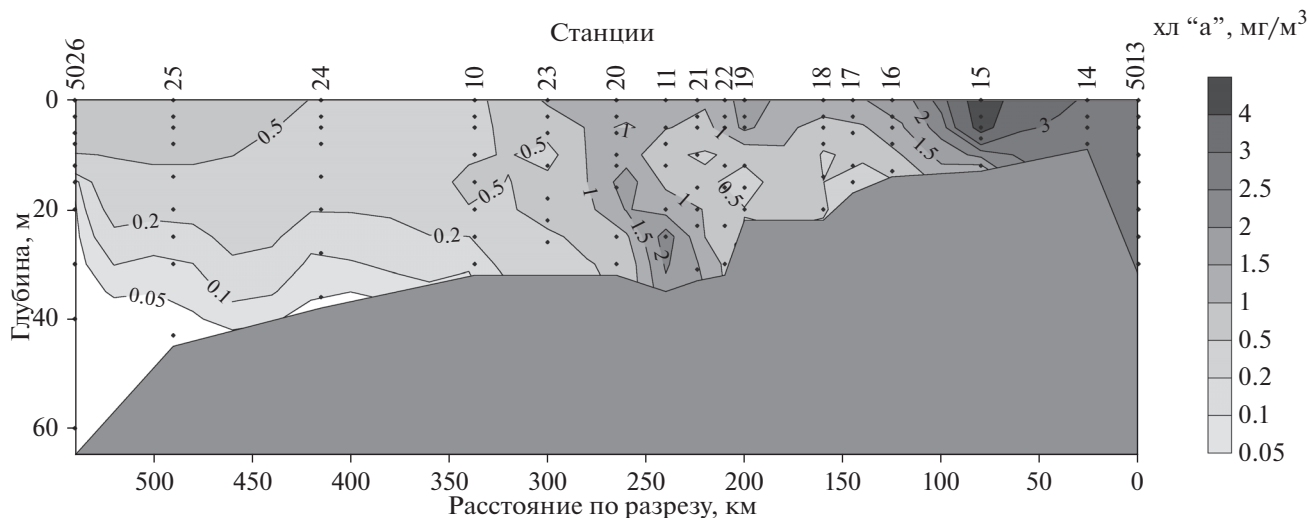


Рис. 3. Распределение хл "а" в водной толще на Енисейском разрезе.

53–100% хл "а" от общего содержания в водной толще, кроме крайних станций данного разреза (пресноводная ст. 5013 и ст. 5021 на границе эстуария), где эта величина составляла 27–33% (рис. 3). Общее содержание хл "а" в исследованном слое варьировало от 10.78 до 82.72 мг/м² (в среднем 28.4 ± 22.57 мг/м²). Максимальные величины содержания хл "а" в водной толще установлены для пресноводных станций 5013 и 5015. На станциях 5013–5016 и 5019 высокие концентрации хл "а" установлены в верхнем пресном слое

водной толще, ниже резкого пикноклина концентрации снижались в несколько раз. Таким образом, основная масса хл "а" здесь находилась в пределах ВПС. Доля феофитина в общей сумме (феофитин + хл "а") на пресноводной части разреза составляла $2 \pm 2\%$, а на остальной части разреза – $28 \pm 4\%$. Эти величины отражают высокую активность хл "а" в эстуарии Енисея, при этом следует отметить практически полное отсутствие феофитина в пресноводной части разреза, что характерно для фитопланктона, находящегося в стадии

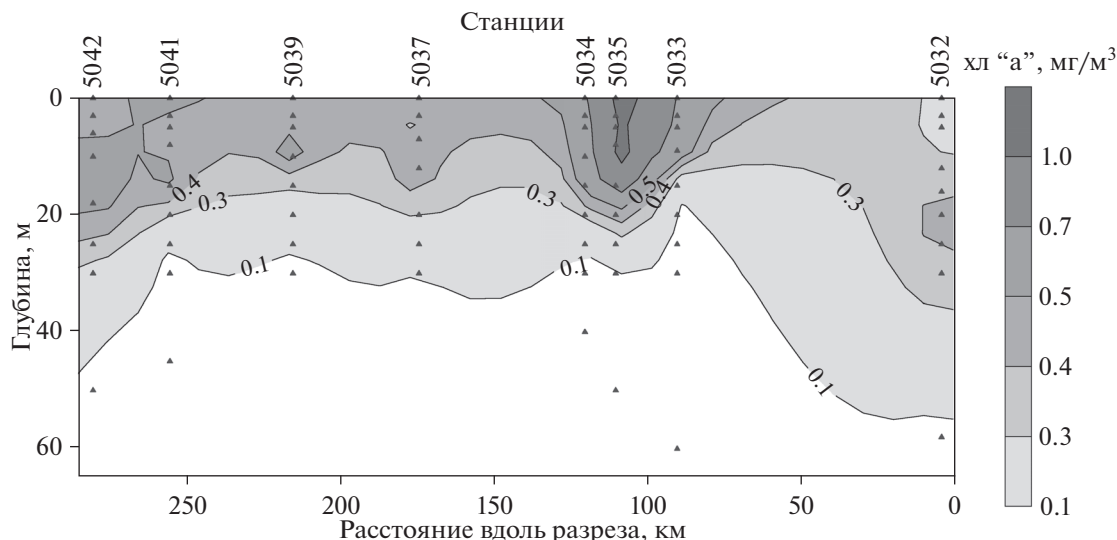


Рис. 4. Распределение хл “а” в водной толще на разрезе Св. Анна–восток.

активного роста. Величина $X_{\text{л, макс}}/X_{\text{л, ср}}$ на данном разрезе варьировала от 1.01 до 2.17 (в среднем 1.58 ± 0.42). Наиболее выраженными (>2.0) хлорофильные максимумы были в поверхностном слое в центральной части разреза (ст. 5017) и на внешней границе енисейского эстуария (ст. 5022).

На шельфе, прилегающем к енисейскому эстуарию (внешняя часть Енисейского разреза), величины $X_{\text{л}0}$ варьировали от 0.35 до 1.12 мг/м^3 (в среднем $0.85 \pm 0.32 \text{ мг/м}^3$) (табл. 1). В слое фотосинтеза концентрация пигмента варьировала от 0.41 до 1.29 мг/м^3 (в среднем $0.73 \pm 0.30 \text{ мг/м}^3$). В зоне фотосинтеза находилось от 66 до 95% от общего содержания хл “а”, при этом во внешней части шельфа (ст. 5010, 5011, 2020 и 5023) максимум хл “а” был обнаружен на глубинах 15–25 м под пикноклином, во внутренней (ст. 5024–5026) – на глубинах 0–3 м. Хлорофильные максимумы в данном районе были сильно выражены – величина $X_{\text{л, макс}}/X_{\text{л, ср}}$ в среднем составляла 2.14 ± 0.43 (при варьировании от 1.49 до 2.66). Общее содержание хл “а” в водной толще варьировало от 9.12 до 34.60 мг/м^2 (в среднем $17.49 \pm 9.54 \text{ мг/м}^2$). Доля феофитина на енисейском шельфе также свидетельствовала об активном состоянии хл “а” (в среднем $21 \pm 7\%$).

На разрезе Св. Анна–восток величины $X_{\text{л}0}$ изменялись в пределах 0.43–1.16 мг/м^3 (в среднем $0.63 \pm 0.25 \text{ мг/м}^3$) (табл. 1). Концентрация хл “а” в слое фотосинтеза варьировала от 0.36 до 1.08 мг/м^3 (в среднем $0.56 \pm 0.25 \text{ мг/м}^3$). В зоне фотосинтеза находилось от 60 до 95% хл “а” (в среднем $81 \pm 11\%$), при этом максимум (0.52–1.20 мг/м^3) на всех станциях разреза был в верхнем слое 0–10 м (рис. 4). Степень выраженности хлорофильного

максимума в этом районе была наименьшей среди исследованных районов Карского моря – величина $X_{\text{л, макс}}/X_{\text{л, ср}}$ в среднем составляла 1.81 ± 0.19 (при варьировании от 1.59 до 2.08). Общее содержание хл “а” в водной толще варьировало от 9.55 до 22.82 мг/м^2 (в среднем $13.40 \pm 4.71 \text{ мг/м}^2$). Доля феофитина варьировала в небольших пределах от 25 до 33%, составляя в среднем $30 \pm 3\%$.

В западной части желоба Св. Анны величины $X_{\text{л}0}$ изменялись в пределах 0.46–2.29 мг/м^3 (в среднем $1.02 \pm 0.68 \text{ мг/м}^3$) (табл. 1). Концентрация хл “а” в слое фотосинтеза варьировала от 0.48 до 0.90 мг/м^3 (в среднем $0.64 \pm 0.17 \text{ мг/м}^3$). В зоне фотосинтеза находилось от 62 до 93% хл “а” (в среднем $69 \pm 21\%$), при этом максимумы (0.57–2.29 мг/м^3) были в поверхностном слое на всех станциях разреза, кроме наиболее глубоководной станции 5045, где слабый максимум хл “а” был определен на глубине 25 м (рис. 5). Хлорофильные максимумы в данном районе были наиболее выраженными среди всех исследованных районов – величина $X_{\text{л, макс}}/X_{\text{л, ср}}$ в среднем составляла 2.20 ± 0.69 (при варьировании от 1.36 до 3.11) с наибольшими значениями (>2.5) на станциях 5044 и 5049. Общее содержание хл “а” в водной толще варьировало от 11.79 до 26.31 мг/м^2 (в среднем $19.20 \pm 5.16 \text{ мг/м}^2$). Доля феофитина варьировала в небольших пределах от 29 до 34%, составляя в среднем $32 \pm 2\%$.

Небольшой Таймырский разрез характеризовался низким содержанием хл “а” в водной толще. Концентрация в слое фотосинтеза варьировала от 0.18 до 0.33 мг/м^3 (в среднем $0.27 \pm 0.08 \text{ мг/м}^3$), при этом в зоне фотосинтеза находилось от 51 до 79% хл “а” (в среднем $65 \pm 14\%$) от общего содер-

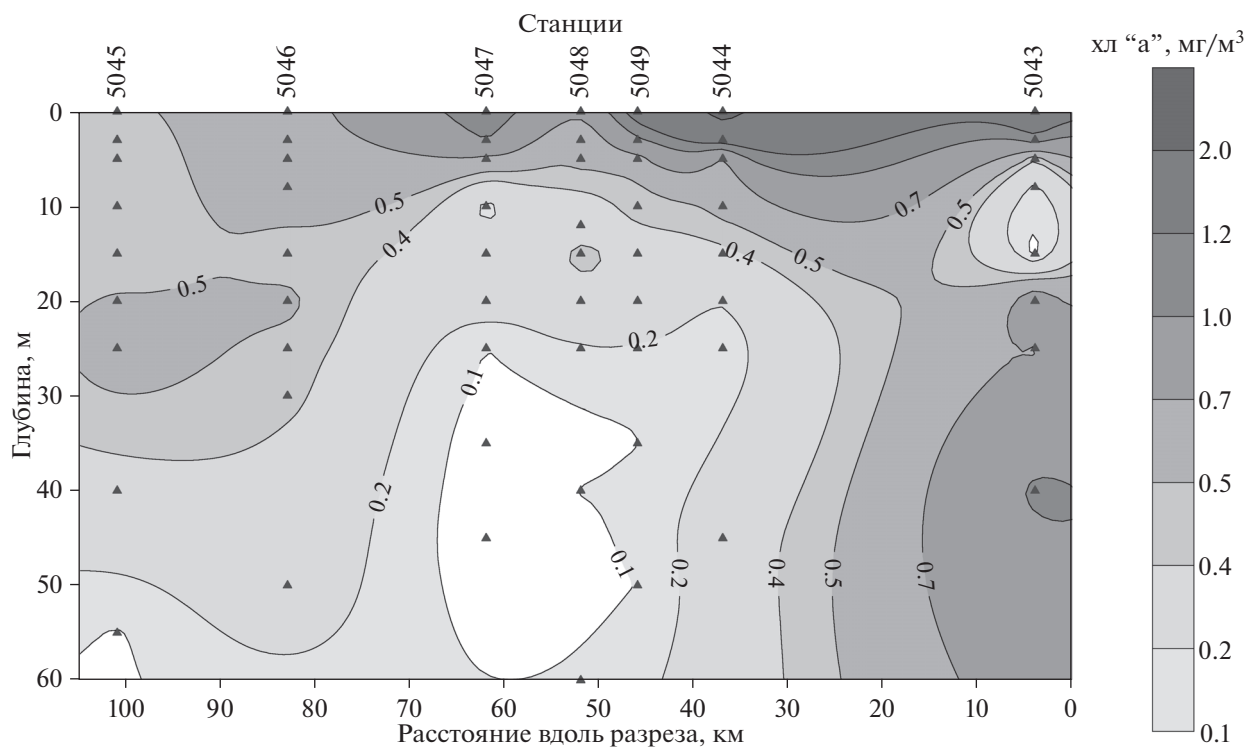


Рис. 5. Распределение хл “а” в водной толще на разрезе Св. Анна–запад.

жания хл “а” в водной толще. На прибрежной ст. 5028 хлорофильный максимум был наиболее выражен для данного разреза ($X_{\text{л, макс}}/X_{\text{л, ср}} = 2.89$). Общее содержание хл “а” в водной толще варьировало от 7.73 до 8.34 $\text{мг}/\text{м}^2$ (в среднем $7.95 \pm 0.34 \text{ мг}/\text{м}^2$). Доля феофитина варьировала в небольших пределах от 31 до 37%, составляя в среднем $34 \pm 3\%$.

Из изложенного выше очевидно, что средний уровень величин концентрации хл “а” в воде в разных районах Карского моря был сходным ($0.53\text{--}0.73 \text{ мг}/\text{м}^3$), кроме Таймырского разреза, где эта величина была меньше почти в три раза ($0.27 \text{ мг}/\text{м}^3$). С другой стороны, в водах эстуария Енисея концентрация хл “а” была более высокой, чем в морских районах. Особенно ярко это проявляется в слое фотосинтеза: $1.89 \pm 1.20 \text{ мг}/\text{м}^3$ против $0.60 \pm 0.37 \text{ мг}/\text{м}^3$ соответственно. Доля феофитина в общей сумме (феофитин + хл “а”) в большинстве районов моря также было сходной и составляла в среднем 32%, тогда как в водах эстуария Енисея и на прилегающем шельфе эта величина была существенно ниже (20%), что соответствует более ранней стадии сезонной сукцессии фитопланктона и его высокой потенциальной активности.

3. Распределение величин первичной продукции.

На большинстве станций Карского моря (27 из 38 станций) максимальная скорость первичной

продукции наблюдалась в поверхностном слое водной толщи, на остальных – в пределах 3-метрового верхнего слоя воды. На четырех станциях, расположенных в разных районах, был определен второй максимум первичной продукции (помимо максимума в поверхностном горизонте) также в пределах 3-метрового верхнего слоя воды. Толщина слоя фотосинтеза в период исследований варьировала от 5 до 30 м и практически на всех станциях значительно превышала глубину ВПС (табл. 2). В пределах ВПС формировалось от 31 до 100% первичной продукции (в среднем $77 \pm 20\%$).

Солнечное излучение на поверхности моря в период исследований варьировало от 11.28 моль фотонов/ м^2 в день, составляя в среднем 4.03 ± 2.81 моль фотонов/ м^2 в день.

Интегральная суточная продукция фитопланктона ($\text{ПП}_{\text{инт}}$) в Карском море в сентябре 2011 г. варьировала от 3.0 до 151.0 $\text{мгС}/\text{м}^2$ в день при среднем значении $37.2 \pm 36.6 \text{ мгС}/\text{м}^2$ в день (табл. 2). Наиболее продуктивны были шельфовые районы в западной части моря (114.8 и 138.3 $\text{мгС}/\text{м}^2$ в день, станции 5007 и 5008, соответственно), а также опресненная часть енисейского эстуария (150.6 $\text{мгС}/\text{м}^2$ в день, ст. 5013) (табл. 2). Наименее продуктивными были воды в районе юго-восточного побережья о. Новая Земля (2.9 и 3.2 $\text{мгС}/\text{м}^2$ в день, станции 5057 и 5060, соответственно). Значения максимального для

Таблица 2. Продукционные характеристики фитопланктона и некоторые гидрологические параметры в Карском море в сентябре 2011 г.

Станции	ПП _о	ПП _{инт}	АЧ _{макс}	АЧ _{ср}	Н _{рh}	ВПС	T	S
Енисейский разрез (устьевая часть)								
5013	68.01	151	2.22	1.03	9.0	32	9.7	0.05
5014	18.01	49	0.52	0.27	9.0	13	9.4	0.05
5015	28.55	56	0.51	0.25	7.0	9	9.0	0.30
5016	7.62	23	0.45	0.20	12.0	8	8.3	1.18
5018	3.01	18	0.46	0.19	10.0	3.5	6.4	20.88
5019	11.26	15	0.56	0.15	8.0	2	7.2	4.86
5021	10.72	43	0.98	0.67	13.0	5	5.7	16.61
Енисейский разрез (шельфовая часть)								
5020	4.33	14	0.33	0.16	14.0	6	5.6	22.16
5023	9.07	25	0.71	0.51	5.0	3	5.3	17.36
5010	3.05	87	2.59	0.83	26.0	12	5.1	26.28
5024	5.59	32	1.02	0.65	15.0	9.5	5.3	24.47
5025	23.99	91	1.91	0.88	17.0	9.5	5.7	22.94
5026	14.32	50	1.48	0.58	16.0	7	5.8	24.22
Разрез Св. Анна—восток								
5032	4.03	43	1.02	0.69	25.0	13.5	4.2	28.64
5033	7.14	48	1.25	0.59	15.0	9.5	4.8	27.27
5035	8.57	39	1.00	0.52	13.0	6.5	4.7	28.08
5034	7.16	56	0.71	0.39	25.0	5	4.0	31.13
5037	3.38	21	0.64	0.33	22.0	6	4.5	31.97
5039	2.00	15	0.40	0.20	25.0	3	3.5	31.72
5041	1.73	12	0.29	0.17	20.0	8.5	3.7	32.82
5042	0.79	10	0.35	0.15	22.0	5.5	3.0	32.09
Разрез Св. Анна—запад								
5043	9.42	16	0.57	0.23	12.0	2.5	5.4	18.38
5044	7.11	18	0.30	0.13	23.0	2	4.4	24.25
5049	3.72	8	0.28	0.15	12.0	4.5	4.5	26.91
5048	2.46	8	0.34	0.18	12.0	6.5	3.7	26.52
5047	2.72	16	0.29	0.17	22.0	4.5	3.9	29.48
5046	2	21	0.31	0.16	30.0	13	3.7	33.86
5045	1.15	11	0.26	0.12	22.0	6	3.7	33.34
Новоземельский разрез								
5055	0.83	4	0.11	0.08	10.0	4.5	7.2	30.79
5057	1.05	3	0.15	0.10	10.0	6	6.5	30.13
5058	0.47	4	0.14	0.07	16.0	8.5	6.4	31.37
5060	0.67	3	0.11	0.06	14.0	17	7.3	32.44

Примечание. ПП_о – поверхностная первичная продукция, мг С/м³ в день; ПП_{инт} – интегральная первичная продукция, мг С/м² в день; АЧ_{макс} – максимальное ассимиляционное число, мг С/мг Хл в час; АЧ_{ср} – среднее для эвфотического слоя ассимиляционное число, мг С/мг Хл/ч; Н_{рh} – глубина эвфотического слоя, м; ВПС – глубина верхнего перемешанного слоя, м; T – температура на поверхности, °С; S – соленость на поверхности, psu.

столба воды ассимиляционного числа (АЧ_{макс}), характеризующего фотосинтетическую активность фитопланктона, варьировали в разных районах Карского моря от 0.1 до 12.7 мгС/мг хл “а” в час при среднем значении 0.71 ± 0.50 мгС/мг хл “а” в час. Следует отметить аномально высокие значения АЧ_{макс} в поверхностном слое водной толщи в шельфовой зоне западной части моря (12.6 и

9.3 мгС/мг хл “а” в час, станции 5007 и 5008 соответственно). Эти точки отличались повышенным в 2–3 раза (по сравнению с нижележащими горизонтами) содержанием основных биогенных веществ, таких как фосфаты, нитраты и кремний. На остальных станциях профили биогенных веществ в верхнем фотическом слое водной толще были более выравнены. По-видимому, благопри-

ятные гидрохимические условия и определяли высокую локальную фотосинтетическую активность в этих водах. Следует отметить также интересный факт небольшого, но хорошо выраженного повышения АЧ на нижней границе слоя фотосинтеза (на 15 из 38 станций), что тоже связано с увеличением биогенов на этих горизонтах.

В устьевой части Енисейского разреза величины $ПП_{инт}$ варьировали от 14.6 до 150.6 мгС/м² в день при среднем значении 50.5 ± 46.9 мгС/м² в день. Максимальная величина, как уже отмечалось выше, была определена на ст. 5013, находящейся в распресненной, максимально удаленной от моря части устья. На ст. 5019 первичная продукция была минимальной для устьевых станций. Значения $АЧ_{макс}$ варьировали здесь от 0.45 до 2.22 мгС/мг хл “а” в час (в среднем 0.81 ± 0.65 мгС/мг хл “а” в час).

На енисейском шельфе величины $ПП_{инт}$ изменялись в 6 раз (от 13.9 до 91.0 мгС/м² в день при среднем значении 49.8 ± 32.7 мгС/м² в день) (табл. 2). Минимальная продукция фитопланктона была вблизи устья на ст. 5020, а максимальная — на ст. 5026 на границе шельфовой зоны. Значения $АЧ_{макс}$ варьировали от 0.33 до 2.59 мгС/мг хл “а” в час (в среднем 1.34 ± 0.83 мгС/мг хл “а” в час) с максимумом на ст. 5010.

На разрезе Св. Анна—восток величины $ПП_{инт}$ изменялись почти в 6 раз (от 9.6 до 56.3 мгС/м² в день при среднем значении 30.45 ± 18.1 мгС/м² в день) (табл. 2). Максимальная продукция фитопланктона была в шельфовой зоне разреза до изобаты 200 м ($38.8–56.3$ мгС/м² в день, ст. 5032–5035). Глубоководная часть (300–500 м) характеризовалась более низкими значениями продукции ($9.6–21.0$ мгС/м² в день, станции 5037–5042). Значения $АЧ_{макс}$ варьировали от 0.29 до 1.25 мгС/мг хл “а” в час (в среднем 0.71 ± 0.35 мгС/мг хл “а” в час) с четко выраженной тенденцией к уменьшению от шельфа к глубоководной части разреза.

На разрезе Св. Анна—запад величины $ПП_{инт}$ изменялись в 3 раза (от 7.6 до 21.2 мгС/м² в день при среднем значении 14.8 ± 5.1 мгС/м² в день) (табл. 2). Минимальные значения $ПП_{инт}$ были определены в средней части разреза на внешней границе шельфа над глубинами 180–250 м. Значения $АЧ_{макс}$ варьировали незначительно — от 0.26 до 0.57 мгС/мг хл “а” в час (в среднем 0.34 ± 0.11 мгС/мг хл “а” в час) с максимумом на ст. 5043.

На Новоземельском разрезе величины $ПП_{инт}$ были очень низкими (наименьшими среди всех исследованных в 2011 г. районов моря) и варьировали незначительно (от 2.9 до 4.4 мгС/м² в день при среднем значении 3.6 ± 0.7 /м² в день) (табл. 2). Значения $АЧ_{макс}$ также были наименьшими и ва-

рьировали незначительно — от 0.11 до 0.15 мгС/мг хл “а” в час (в среднем 0.13 ± 0.02 мгС/мг хл “а” в час).

ОБСУЖДЕНИЕ

Известно, что основными абиотическими факторами, лимитирующими первичную продукцию арктических морей, являются содержание основных биогенных элементов, уровень надводной и подводной облученности и температура [14].

Низкий уровень инсоляции (1.56–11.28 моль фотонов/м² в день) в значительной степени определял в целом невысокие (<100 мгС/м² в день) величины $ПП_{инт}$ на большей части акватории Карского моря. Отмечена довольно высокая прямая корреляционная зависимость между параметрами первичной продуктивности ($ПП_{инт}$ и $АЧ_{макс}$) и уровнем подповерхностной облученности ($r = 0.69$ и $r = 0.60$ соответственно).

Температура и соленость воды также влияли на продукционные параметры. Как показали наши исследования, наиболее продуктивными и богатыми по содержанию хл “а” были теплые воды с пониженной соленостью. Параметры биопроductивности обратно коррелировали со значениями солености в верхнем слое водной толщи: $r = -0.71$ для $ПП$, $r = -0.84$ для хл “а” и $r = -0.31$ для $АЧ$. Эти величины практически совпадают с результатами измерений в 2007 г. [8]. Влияние солености в данном случае опосредовано и отражает степень влияния речного стока с повышенным содержанием биогенных элементов, являющихся материальной основой для первичной продукции. Температура воды положительно влияла на продуктивность фитопланктона: $r = 0.52$ для $ПП$, $r = 0.70$ для хл “а”.

На всех станциях содержание фосфатов (P) и суммарного неорганического азота (DIN) в ВПС было ниже лимитирующего уровня концентраций. В водном слое ниже галоклина концентрации этих элементов во многих случаях превышали лимитирующий уровень в 1.5–2 раза. Лимитирующие уровни для первичной продукции основных биогенных элементов при низкой температуре составляют 0.5 мкг-ат P/л, 2 мкг-ат N/л и 5 мкг-ат Si/л [1, 5]. Содержание кремния в верхнем слое водной толщи в устьевой зоне Енисея и на шельфе (до глубин 100 м) в ВПС существенно превышало лимитирующий уровень, тогда как под галоклином концентрация кремния была значительно ниже.

Сопоставление отношений Si/N, Si/P, N/P с коэффициентами стехиометрического соотношения Редфилда (Si/N = 1.4, Si/P = 23, N/P = 16) [13] дает возможность сделать выводы об относительной роли различных биогенов в лимитировании развития фитопланктона в исследованных водах.

Таблица 3. Средние значения продукционных, гидрологических и гидрохимических параметров в районах Карского моря

Районы	Станции	<i>S</i>	<i>T</i>	$X_{лфс}$	$PP_{инт}$	$AЧ_{макс}$	Φ	PO_4	DIN	Si
Енисейский разрез (устьевая часть)	5013–5019	8.2 ± ± 8.5	7.6 ± ± 1.5	17.6 ± ± 9.1	51 ± ± 47	0.8 ± ± 0.7	14 ± ± 13	0.32 ± ± 0.17	2.26 ± ± 0.91	64.6 ± ± 36.0
Енисейский разрез (шельфовая часть)	5020–5026	21.5 ± ± 4.6	5.6 ± ± 0.4	9.4 ± ± 3.9	50 ± ± 33	1.3 ± ± 0.8	23 ± ± 7	0.28 ± ± 0.15	1.74 ± ± 0.80	20.0 ± ± 9.7
Разрез Св. Анна–восток	5032–5042	30.5 ± ± 2.1	4.1 ± ± 0.6	10.2 ± ± 1.9	31 ± ± 18	0.7 ± ± 0.3	31 ± ± 3	0.13 ± ± 0.08	1.07 ± ± 0.51	2.8 ± ± 3.3
Разрез Св. Анна–запад	5043–5049	27.5 ± ± 5.4	4.2 ± ± 0.6	9.6 ± ± 3.7	14 ± ± 5	0.33 ± ± 0.1	31 ± ± 2	0.12 ± ± 0.05	1.26 ± ± 0.42	10.5 ± ± 10.3
Новоземельский разрез	5055–5060	31.4 ± ± 1.0	6.9 ± ± 0.4	7.4 ± ± 0.2	3.6 ± ± 0.7	0.13 ± ± 0.02	36 ± ± 2	0.20 ± ± 0.26	1.13 ± ± 0.14	2.8 ± ± 1.9

Примечание. *S* – соленость поверхностного слоя, psu; *T* – температура поверхностного слоя, °C; $X_{лфс}$ – содержание хл “а” в слое фотосинтеза, мг/м²; $PP_{инт}$ – первичная продукция в столбе воды, мг С/м² в день; $AЧ_{макс}$ – максимальное для слоя ассимиляционное число, мг С/мг хл “а” в час; Φ – средняя для слоя фотосинтеза доля феофитина в суммарном количестве хл “а” и феофитина, %; PO_4 – концентрация фосфатов в слое фотосинтеза, мкг-атР/л; DIN – суммарная концентрация минерального азота в слое фотосинтеза, мкг-атN/л; Si – концентрация кремния в слое фотосинтеза, мкг-атSi/л (приведены средние значения ± стандартное отклонение).

Скорость роста фитопланктона в Карском море в осенний период контролируется доступностью азота, что вполне соответствует устоявшимся представлениям об азотном лимитировании развития морского фитопланктона [11]. Величины отношения DIN/ PO_4 (3.5–12.2) во всех исследованных районах Карского моря, включая эстуарий Енисея, была меньше соотношения Редфилда, т.е. оптимального для фитопланктона соотношения азота и фосфора. И только на ст. 5013 (речные воды) отношение DIN/ PO_4 было существенно выше 16, характеризуя условия фосфорного лимитирования. В пресноводных экосистемах, как известно, лимитирующим биогенным элементом является фосфор [15]. Наибольшее отклонение от равновесного состояния в соотношении азота и фосфора ($DIN/PO_4 < 7$) наблюдалось в шельфовой зоне (до глубин 150 м). Вероятно, это может быть связано с более активным потреблением различных форм азота в этой зоне, что подтверждается более высоким уровнем первичного продуцирования.

Анализ пространственного распределения величин отношений Si/N и Si/P показал, что лимитирование первичной продукции по кремнию (относительно азота и фосфора) наблюдалось только в восточной части желоба Св. Анны (Si/P варьировало от 3.6 до 9.3; Si/N варьировало от 0.3 до 0.7). В остальных районах моря величины этих отношений значительно превышали равновесные, свидетельствуя о преимущественном истощении азота и фосфора по сравнению с кремнием (Si/P варьировало от 23.9 до 589.7; Si/N варьировало от 1.7 до 120.7).

Корреляционный анализ параметров продуктивности и содержания биогенов в воде показал

значительную положительную линейную связь между ПП и концентрацией кремния ($r = 0.73$), слабую достоверную линейную связь между ПП и DIN ($r = 0.44$). Установлена также сильная отрицательная линейная связь между ПП и долей феофитина в общей сумме феофитина и хл “а” ($r = -0.71$), что позволяет рассматривать величину доли феофитина в качестве показателя потенциальной фотосинтетической способности фитопланктона, т.е. его функционального состояния.

По классификации трофности [6] воды Карского моря в период наших исследований относились к олиготрофным водам ($PP_{инт} < 100$ мг С/м² в день). Средняя величина составляла 37.2 мг С/м² в день и находилась в соответствии с результатами других исследований в данном регионе [2–4, 8].

Сравнительный анализ рассматриваемых районов Карского моря показал, что наиболее продуктивными были воды на Енисейском разрезе, как в его устьевой зоне, так и на прилегающем шельфе (табл. 3), где средние величины первичной продукции составляли 50 мгС/м² в день, превышая аналогичные величины в других районах в несколько раз. При этом высокие средние концентрации хл “а” определены только в эстуарной части разреза, тогда как на шельфовом участке разреза эти величины соответствовали таковым в других исследованных районах моря. Что касается оценок продукционной активности фитопланктона, то можно отметить более высокие значения $AЧ_{макс}$ для шельфа в районе енисейского устья (в среднем $AЧ_{макс} = 1.3$ мгС/мг хл “а” в час) и низкие значения доли феофитина в суммарном количестве хл “а” и феофитина на всем енисейском разрезе (в среднем 19%), отражающие высокий фотосинтетический потенциал в

этих районах. Как видно из табл. 3, содержание биогенов в устье Енисея и на прилегающем мелководном шельфе также значительно выше, чем в других районах, что, по-видимому, в большой степени обуславливает более высокий уровень продуктивности и содержания хл “а”.

В глубоководной части моря в районе желоба Св. Анны первичная продукция (средняя величина) была в два раза выше в его восточной части, чем в западной (в среднем 31 и 14 мгС/м² в день соответственно), при том, что среднее содержание хл “а” в слое фотосинтеза была на одном уровне (в среднем 9.6 и 10.2 мг/м², соответственно).

Новоземельский разрез характеризовался наименьшим уровнем первичной продукции, обусловленным низкой ассимиляционной активностью (в среднем $AЧ_{\text{макс}} = 0.13$ мгС/мг хл “а” в час). Отметим также высокую долю феофитина для этого района (в среднем 36%).

Авторы благодарят сотрудников ИО РАН В.В. Кременецкого (гидрология) и П.Н. Маккавеева (гидрохимия) за предоставленные материалы.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФ (проект № 14-50-00095, анализ данных по хлорофиллу и биогенным элементам и обобщение результатов; проект РФФ № 14-17-00681, анализ данных по первичной продукции и обобщение результатов) и РФФИ (проект № 13-05-00029, обработка полевых материалов).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Ведерников В.И.* Влияние факторов среды на величины ассимиляционного числа в природных популяциях морского фитопланктона // Тр. ИО АН СССР. 1976. С. 106–129.
2. *Ведерников В.И., Гагарин В.И.* Первичная продукция и хлорофилл в Баренцевом море в сентябре–октябре 1997 г. // Океанология. 1998. Т. 38. № 5. С. 710–718.
3. *Ведерников В.И., Гагарин В.И., Буренков В.И.* Особенности распределения первичной продукции и хлорофилла в Печорском море в августе–сентябре 1998 г. // Океанология. 2001. Т. 41. № 1. С. 69–79.
4. *Ведерников В.И., Демидов А.Б., Судьбин А.И.* Первичная продукция и хлорофилл в Карском море в сентябре 1993 г. // Океанология. 1994. Т. 34. № 5. С. 693–703.
5. *Волковинский В.В.* Основные факторы среды, лимитирующие уровень первичной продукции в океане // Методы рыбохозяйственных химико-океанографических исследований. М.: ОНТИ ВНИРО, 1968. Ч. 2. С. 135–154.
6. *Кобленц-Мишке О.И., Ведерников В.И.* Первичная продукция // Океанология. Биология океана. Т. 2. Биологическая продуктивность океана. М.: Наука, 1977. С. 183–209.
7. *Лисицын А.П.* Маргинальный фильтр океанов // Океанология. 1994. Т. 34. № 5. С. 737–747.
8. *Мошаров С.А.* Распределение первичной продукции и хлорофилла “а” в Карском море в сентябре 2007 г. // Океанология. 2010. Т. 50. № 6. С. 933–941.
9. *Степанов В.Н.* Мировой океан: динамика и свойства вод. М.: Знание, 1974. 255 с.
10. *Holm-Hansen O., Riemann B.* Chlorophyll *a* determination: improvements in methodology // *Oikos*. 1978. V. 30. P. 438–447.
11. *Howarth R.W.* Nutrient limitation of net primary production in marine ecosystems // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1988. V. 19. P. 89–110.
12. *Le Fevre J.* Aspects of the biology of frontal systems // *Advances in Marine Biology*. 1986. V. 23. P. 163–299.
13. *Redfield A.C., Ketchum B.H., Richards F.A.* The influence of organisms on the composition of sea water // *The sea, ideas and observation*. N.Y.: Intersci. publ., 1963. V. 2. P. 26–77.
14. *Sakshaug E.* Primary and secondary production in the Arctic Seas // *The organic carbon cycle in the Arctic ocean* / Eds. Stein R., Macdonald R.W. Berlin: Springer-Verlag, 2004. P. 57–81.
15. *Schindler D.W.* Evolution of phosphorus limitation in lakes // *Science*. 1977. № 195. P. 260–262.
16. *Steemann Nielsen E.* The use of radioactive carbon (C¹⁴) for measuring organic production in the sea // *J. Cons. Perm. Ins. Explor. Mer.* 1952. № 18. P. 117–140.

Feature of the Primary Production Processes in the Kara Sea in the End of the Vegetation Period

S. A. Mosharov, A. B. Demidov, U. V. Simakova

The studies were carried out during a cruise in the Kara Sea in September 2011. The primary production processes have been studied in the various regions – to the south-east of Novaya Zemlya, St. Anna Through, Yenisey estuary and adjacent shelf. Chlorophyll-*a* concentration in the euphotic layer varied from 0.05 to 2.30 mg/m³ (mean 0.80 ± 0.37 mg/m³). On the most stations the chlorophyll maximum located in the 7–30 m layer. Primary production in the water column (PP) varied from 3.0 to 151.0 mg C/m² per day (mean 37.2 ± 36.6 mg C/m² per day). On the most stations the maximal PP was in the surface layer of the water column. From 31 to 100% PP (mean $77 \pm 20\%$) formed in the UPL. The most productive water (50 mg C/m² per day) was on the Yenisey estuary and adjacent shelf. The main factors determined the PP level in autumn in the Kara Sea was Si and N concentration, light level and water temperature.