

УДК 574.583:579;581.132:547.979.7:577.475

СТРУКТУРНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ И ПРОДУКТИВНОСТЬ ФИТОЦЕНА ЮГО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ КАРСКОГО МОРЯ РАННЕЙ ВЕСНОЙ

© 2018 г. С. А. Мошаров^{1,2}, А. Ф. Сажин¹, Е. И. Дружкова³, П. В. Хлебопашев¹

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

²Московский государственный технический университет им. Н.Э. Баумана, Москва, Россия

³Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН, Мурманск, Россия

e-mail: mosharov@ocean.ru

Поступила в редакцию 07.12.2016 г., после доработки 28.03.2017 г.

Представлены результаты исследований планктонной биоты юго-западной части Карского моря. Рассмотрено пространственное распределение гидрохимических и гидрофизических параметров, связанных со структурными и функциональными характеристиками фитопланктона поверхностных вод. Концентрация хлорофилла “а” в поверхностном слое Карского моря изменялась от 0.08 до 3.22 мг/м³, составив в среднем 0.62 мг/м³. Величина первичной продукции на акваториях, покрытых льдом, в среднем составляла 0.42 мгС/м³ в сутки (при варьировании от 0 до 1.92 мгС/м³ в сут), а на свободных ото льда участках она была в четыре раза выше: 1.79 мгС/м³ в сут (при изменении от 1.01 до 3.46 мгС/м³ в сут). Суммарная биомасса водорослей при этом варьировала от 0.8 до 110.7 мгС/м³, составляя в среднем 10.6 мгС/м³. Показано, что в период исследований воды в западной части Карского моря были более продуктивными, чем приустьевые акватории Оби и Енисея. В речной воде активность автотрофного фитопланктона практически отсутствовала. Установлено, что содержание биогенных элементов и железа было выше порога лимитирования развития фитопланктона. Экспериментально показано, что продукционная активность автотрофных водорослей сдерживается недостатком света в подледных условиях.

DOI: 10.7868/S0030157418030073

ВВЕДЕНИЕ

Практически полное отсутствие информации о состоянии фитоценоза Карского моря ранней весной делает невозможным реконструкцию всего сезонного цикла планктонного сообщества этой части арктического шельфа и, следовательно, получение реальных оценок его продуктивности. Все исследования по функциональной активности фитопланктона, включая эксперименты по измерению первичной продукции, проводимые в Карском море с 1993 по 2016 гг., проводились исключительно в летне-осенний период [1, 2, 8, 11, 15]. К сожалению, и многолетние исследования 1996–2006 гг. численности, биомассы и видового состава фитопланктона в Обь-Енисейской мелководной зоне лишь частично охватывали ранне-весенний период [7, 29]. Для получения информации о структуре и функционировании фитоценоза юго-западной части Карского моря ранней весной были проведены экспедиционные исследования на борту ледокольного судна “Норильский никель” в период с 29 марта по 8 апреля 2016 г.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Пробы воды для определения температуры, солености, концентраций кремния, нитратов фосфатов и анализа биологических показателей, а также экспериментальных работ отбирали по ходу судна из поверхностного слоя Карского моря с помощью пластикового ведра на 27 станциях от пролива Карские Ворота до устья Енисея и обратно. Общая информация о результатах экспедиции приведена в [12]. Морская поверхность по пути следования судна в основном была закрыта 30–50-см льдом, однако встречались участки открытой воды (таблица). Акватории, свободные ото льда в период исследований, располагались в Карских воротах (ст. 27) и далее на восток к западному побережью полуострова Ямал (станции 26, 25, 23, 22). Определение концентрации фитопланктона, хлорофилла “а” (хл “а”) и первичной продукции было выполнено на 19 станциях 1–5, 7, 8, 14, 16, 18–27 (рис. 1).

Определение концентраций биогенных элементов проводили по общепринятым в океанологической практике методикам, наиболее подходящим для морских или речных вод [13].

Определение содержания железа в морской воде (станции 3, 20, 24) были выполнены в Аналитическом центре МГУ им. М.В. Ломоносова методом атомно-эмиссионной спектроскопии с индуктивно-связанной плазмой [16, 25].

Для учета пико-, нано- и микрофитопланктона, а также для определения их трофического статуса, 20 мл пробы окрашивали флуорохромом примулином, фиксировали 3.6% раствором глутарового диальдегида и осаждали на черные ядерные фильтры с диаметром пор 0.4 мкм [20, 23, 24] с применением собственной модификации метода [37]. Непосредственно после приготовления препараты были заморожены вплоть до обработки в стационарных условиях с использованием люминесцентного микроскопа Leica DM 5000 при увеличении $\times 200$ –1000. Мелкие многочисленные формы учитывали в 50–100 полях зрения, остальные – при тотальном просмотре препарата. Обработку дублирующих проб объемом 500 мл, также фиксированных 3.6% раствором глутарового диальдегида,

проводили в камерах Ножотта (объем 0.045 мл). Пробы предварительно концентрировали, удаляя избыток воды через трубку, затянутую капроновым ситом с размером ячеек 5×5 мкм. Концентрат из проб просматривали тотально под световым микроскопом Carl Zeiss Axio Imager D1 при увеличении $\times 400$. Объем клеток рассчитывали, исходя из объема соответствующих стереометрических фигур. Биомасса водорослей в углеродном эквиваленте была пересчитана, исходя из их объемов [31].

Интенсивность надводной облученности измеряли с использованием датчика падающей радиации в диапазоне ФАР LI-190SA (LI-COR). Результаты измерений интегрировались в блоке LI1400 за пятиминутные интервалы (моль фотонов/м²) в течение всего дня. В последующем, при определении первичной продукции, эти показатели использовали для расчета интегральной величины падающей радиации, как за время экспозиции экспериментальных склянок, так и за весь световой период для конкретной даты.

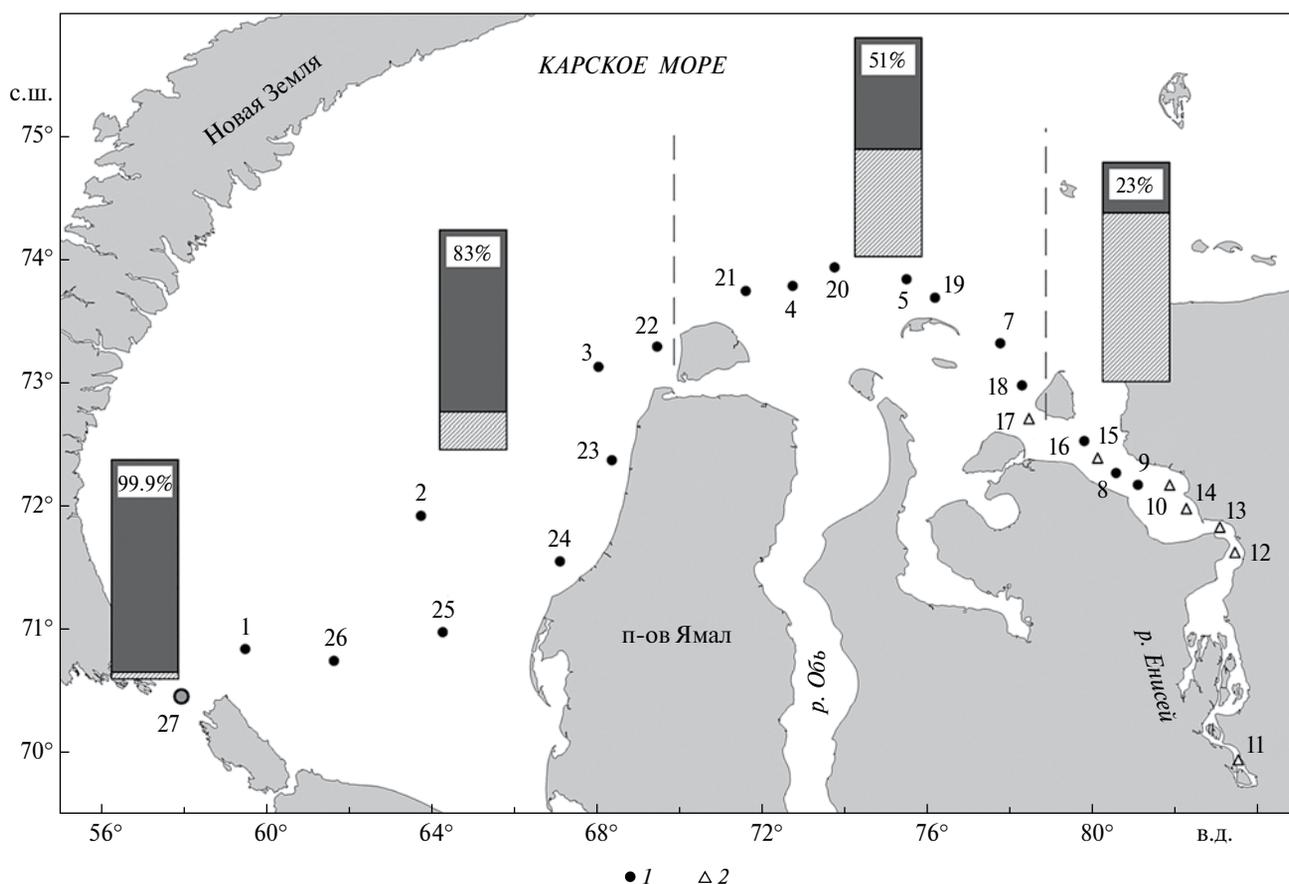


Рис. 1. Схема расположения станций (март-апрель 2016 г., судно “Норильский никель”), а также средние значения доли (%) автотрофных (темная заливка) и гетеротрофных (штриховка) водорослей в биомассе фитопланктона в трех районах юго-западной части Карского моря (пунктиром обозначены границы районов, в рамках которых проводилось осреднение).

1 – станции с отбором проб для определения гидрофизических и гидрохимических параметров и анализа структурных и функциональных характеристик фитопланктон; 2 – станции, где проводился отбор проб только для определения гидрофизических и гидрохимических параметров.

Определение скорости первичного продуцирования проводили экспериментально радиоуглеродным методом [4]. Во флаконы с пробами воды объемом 50 мл был добавлен раствор $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$. Экспонирование флаконов осуществляли по методу имитации световых и температурных условий в лабораторном инкубаторе с регулируемой светодиодной подсветкой [5, 10]. Поддержание температуры инкубации, соответствующей температуре в точке отбора проб, осуществляли с помощью лабораторного охладителя HAILEA-100 и помпы для прокачки воды ЕНЕИМ. Уровень освещенности для каждого флакона задавался регулируемой величиной постоянного тока, протекающего через светодиод [10]. Так как ледовый покров в районе исследования не был сплошным (часто встречались участки открытой воды разной площади), каждая проба экспонировалась при двух значениях освещенности в точке ее отбора: в условиях открытой воды ($250 \text{ мкмоль фотонов/м}^2 \text{ в сек}$) и условиях наличия льда ($20 \text{ мкмоль/м}^2 \text{ в сек}$) [13, 36].

Концентрацию хл “а” определяли флуориметрически [25]. Пробы воды объемом 0.5–1 л фильтровали через стекловолоконные фильтры Whatman GF/F при разрежении не более 0.3 атм. Далее фильтры помещали в 90% раствор ацетона и в темноте, при температуре $+4^\circ\text{C}$, выдерживали в течение суток. Затем определяли флуоресценцию экстрактов с использованием флуориметра МЕГА-25 (МГУ, Россия). Калибровка флуориметра была выполнена с использованием стандартного раствора хл “а” (Sigma).

Определение флуоресцентных параметров хл “а” проводили также с помощью РАМ-флуориметра МЕГА-25. Измерение соотношения интенсивности флуоресценции хлорофилла при насыщенном фотосинтезе возбуждающем свете (максимальный выход флуоресценции, F_m) и при слабой вспышке возбуждающего света (минимальный выход флуоресценции, F_0) для фитопланктона, выдержанного в темноте, позволяет определить эффективность первичных процессов фотосинтеза (F_v/F_m), которая рассчитывается по формуле $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$ [27]. Относительная переменная флуоресценция F_v/F_m – это максимальный квантовый выход фотосистемы II, служащий мерой потенциальной фотосинтетической способности фитопланктона. Измерения флуоресцентных параметров фотосинтетической системы фитопланктона: F_0 и F_v/F_m были выполнены в пробах, выдержанных в темноте в течение часа.

Для оценки текущего состояния фитопланктона и его адаптации к свету использовался метод “световых кривых”, в соответствии с которым измеряется эффективный квантовый выход фотосистемы II (Φ_{PSII}) как функция освещенности [18, 34].

Пробу фитопланктона делили на пять подпроб, каждая из которых экспонировалась в течение пяти минут при различных уровнях освещенности ($0\text{--}500 \text{ мкмоль фотонов/м}^2 \text{ в сек}$), после чего регистрировались параметры F_t и F'_m , соотношение которых $\Phi_{\text{PSII}} = (F'_m - F_t)/F'_m$ выражает фотохимическую эффективность фотосистемы II клеток при естественном освещении. Используя величины эффективного квантового выхода (Φ_{PSII}) и соответствующие значения освещенности (E), были рассчитаны значения относительной скорости электронного транспорта ($\text{rETR} = \Phi_{\text{PSII}} \times E \times 0.5$) [8, 27]. График зависимости rETR от освещенности (“световая кривая”) использовался для определения максимальной потенциальной фотосинтетической активности (rETR_{max}) и соответствующей величины оптимальной освещенности (E_k), отражающей уровень световой адаптации фитопланктона. Величина rETR_{max} позволяет количественно оценить максимально возможную скорость перехода солнечной энергии в химическую энергию клетки, обеспечивающую процессы биосинтеза органического вещества фитопланктоном.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Диапазон изменений всех основных гидрофизических и гидрохимических параметров в юго-западной части Карского моря в конце марта – начале апреля 2016 г. представлен в [12]. Распределение температуры, солености, концентрации, кремния, фосфатов и нитратов в поверхностном горизонте отражено на рис. 2.

Большая часть станций (19 из 27) расположена в морской зоне (от ст. 27 на западе до ст. 16 на востоке) с соленостью от 24.3 до 35.4 psu (в среднем $31.4 \pm 2.8 \text{ psu}$) и температурой от -1.31 до -1.94°C (в среднем $-1.71 \pm 0.20^\circ\text{C}$). Четыре станции (станции 15, 8, 9, 10) расположены в распресненном устье р. Енисей с соленостью от 2.6 до 14.8 psu (в среднем $7.14 \pm 5.5 \text{ psu}$) и температурой от -0.11 до -0.80°C . Еще четыре станции (станции 11–14) расположены собственно в р. Енисей с соленостью от 0.1 до 1.8 psu (в среднем $0.9 \pm 0.7 \text{ psu}$) и температурой от -0.01 до -0.10°C (в среднем $-0.05 \pm 0.04^\circ\text{C}$).

Концентрация кремния в водах западнее п-ова Ямал варьировала от 1.17 до 7.08 мкг-ат/л, значительно увеличиваясь в приустьевых районах Оби и Енисея (28.74–73.66 мкг-ат/л) и в речных водах (92.73–135.13 мкг-ат/л). Содержание нитритов во всех исследованных районах было очень низким ($0\text{--}0.12 \text{ мкг-ат/л}$). Концентрация нитратов в водах западнее п-ова Ямала менялась от 2.65 до 4.78 мкг-ат/л и, аналогично кремнию, увеличивалась в приустьевых районах (5.69–10.75 мкг-ат/л) и собственно речных водах (9.74–16.84 мкг-ат/л).

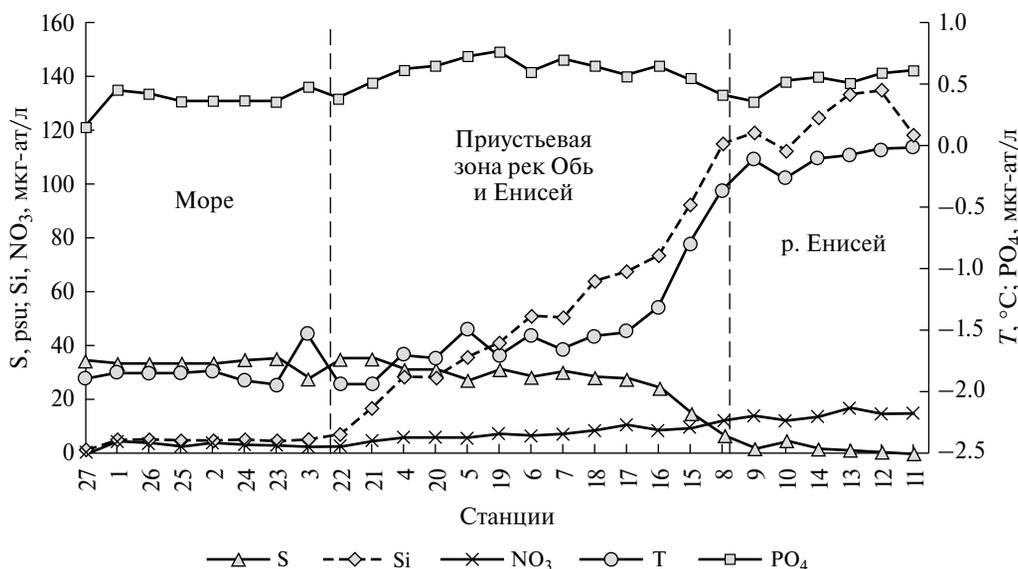


Рис. 2. Распределение температуры (T , °C), солености (S , psu), концентрации кремния (Si , мкг-ат/л), фосфатов (PO_4 , мкг-ат/л) и нитратов (NO_3 , мкг-ат/л).

Концентрация фосфатов варьировала от 0.36 до 0.77 мкг-ат/л, почти не различаясь по районам.

В районе Карских ворот (ст. 27) содержание фосфатов и кремния было минимальным (1.17 и 0.15 мкг-ат/л, соответственно), а нитриты и нитраты отсутствовали вовсе.

Концентрация хл “а” в поверхностном слое Карского моря изменялась от 0.08 до 3.22 мг/м³, составив в среднем 0.62 мг/м³ (таблица). В районе Карских Ворот концентрация хл “а” возрастала более чем на порядок. Доля феофитина в среднем в морских водах составляла 41% от суммы хлорофилла и феофитина (диапазон варьирования – от 1 до 73%). В устьевой зоне Енисея (станции 8, 9) доля феофитина достигала 97% при очень низких значениях концентрации хл “а” (0.12–0–22.0 мг/м³). Максимальные значения хл “а” были определены на станциях 3, 21 и 27 и превышали значения на остальных станциях на порядок величин.

Величина первичной продукции на акваториях, покрытых льдом, в среднем составляла 0.42 мгС/м³ в сутки (при варьировании от 0 до 1.92 мгС/м³ в сут), а на свободных ото льда участках она была в четыре раза выше: 1.79 мгС/м³ в сут (при изменении от 1.01 до 3.46 мгС/м³ в сут) (таблица). Исключением был район Карских ворот (ст. 27), где уровень первичной продукции увеличивался более чем в 25 раз. Первичная продукция в районах с открытой водой (станции 22, 23, 25, 26, 27) уменьшалась в направлении от ст. 27 до ст. 25 и далее незначительно варьировала на станциях 22 и 23. При этом АЧ изменялась в два раза. Доля феофитина на этих станциях монотонно возрастала, свидетельствуя

о постепенном снижении потенциальной активности хл “а”. На акваториях, покрытых льдом, максимальная величина первичной продукции в поверхностных водах была определена на ст. 21 в районе устья р. Обь. При этом на близлежащей ст. 4 значение первичной продукции было нулевым при очень низких значениях концентрации хл “а”. В западной части Карского моря (станции 1–3) подледная первичная продукция была выше, чем в других исследованных районах, покрытых льдом (0.48–0.60 мгС/м³ в сут). Доля феофитина снижалась до минимума (около 1%) на станциях 2 и 3, а высоких значений (более 50%) достигала в приустьевой зоне рек Обь и Енисей.

Солнечное излучение (в диапазоне ФАР) на поверхности моря в период исследований варьировало от 9.44 до 14.62 моль фотонов/м² в день, составляя в среднем 12.12 ± 2.43 моль фотонов/м² в день.

Величина относительной переменной флуоресценция (F_v/F_m), на всех станциях в морской и приустьевой зонах (кроме ст. 4) и двух станциях речной зоны (станции 15, 16) была на уровне 0.50 ± 0.01 (диапазон варьирования 0.32–0.63). Если учесть, что максимально возможное значение этой безразмерной величины равно 0.8 [38], то очевидно, что потенциальная фотосинтетическая активность фитопланктона в Карском море в конце марта – начале апреле 2016 г. была достаточно высокой. На ст. 4 в приустьевой зоне и в речной воде флуоресценция хлорофилла была нулевой. Уровень оптимальной освещенности (E_k), отражающий световую адаптацию фитопланктона, варьировал от 53 до 264 мкмоль фотонов/м² в сек. Подледная освещенность оценивалась на уровне

Продукционные характеристики фитопланктона в поверхностном слое Карского моря в апреле 2016 г.

Станция, №	ПП ₀ , мг С/м ³ в день	Хл ₀ , мг/м ³	АЧ, мг С/мг Хл в час	Φ, %	Состояние поверхности моря
1	0.48	0.318	0.13	44%	лед
2	0.60	0.724	0.07	1%	лед
3	0.58	3.223	0.02	1%	лед
4	0	0.158	0.00	54%	лед
7	0.13	0.328	0.03	60%	лед
18	0	0.334	0.00	34%	лед
19	0.1	0.108	0.08	62%	лед
21	1.92	2.651	0.06	37%	лед
22	1.19	0.141	0.70	52%	открытая вода
23	1.5	0.216	0.58	43%	открытая вода
24	0	0.267	0	39%	лед
25	1.01	0.251	0.33	26%	открытая вода
26	3.46	0.58	0.50	8%	открытая вода
27	80.77	9.483	0.71	1%	открытая вода

Примечание. ПП₀ – поверхностная первичная продукция; Хл₀ – концентрация хл “а” в поверхностном слое; АЧ – ассимиляционное число; Φ – доля феофитина в суммарном количестве хл “а” и феофитина.

20 мкмоль фотонов/м² в сек. Очевидно, что фитопланктон, несмотря на ледовый покров, в период проведения работ оказался адаптирован к высокому уровню освещенности, соответствующему условиям открытой воды.

Численность фитопланктона поверхностных вод в период исследований в юго-западной части Карского моря менялась от станции к станции очень сильно: 85–1054 кл/мл, составляя в среднем 350 кл/мл. Суммарная биомасса водорослей при этом варьировала от 0.8 до 110.7 мгС/м³, при среднем значении 10.6 мгС/м³.

Район Карских Ворот (ст. 27), отличался от других акваторий не только по высокому уровню первичной продукции, но и по очень высокой величине численности (2463 кл/мл) и биомассы (458 мгС/м³) фитопланктона, что является максимальным значением, полученным в этот период года. Основу фитоцены здесь создавали несколько видов *Thalassiosira* с преобладанием *T. hyalina*, а также *Fossula arctica* и *Porosira glacialis*. Ощутимый вклад в биомассу и продукцию автотрофного фитопланктона вносили клетки *Phaeocystis pouchetii* в составе колоний (26 мгС/м³ без учета матрикса). Численность колоний при этом составляла 8550 в 1 литре, при их среднем диаметре 130 мкм. Роль гетеротрофных водорослей в этом районе была

ничтожно мала (96 кл/мл или 1.75 мгС/м³), то есть автотрофный фитопланктон составлял здесь практически 100% (рис. 1).

Все данные по численности, биомассе и видовому составу фитопланктона, условно можно разделить на три группы: станции с высоким уровнем развития автотрофных водорослей (станции 3 и 27), станции на которых фитопланктона немного, но автотрофные организмы составляют большинство (станции 1, 2, 4, 5, 18, 21, 23–26) и станции с преобладанием гетеротрофной составляющей среди водорослей (станции 7, 8, 14, 16, 19, 20, 22).

В западной части исследованной акватории на всех станциях преобладали автотрофные водоросли. Их численность менялась от 52 до 556 кл/мл, а биомасса варьировала в пределах 1.35–11.53 мгС/м³, при численности и биомассе гетеротрофных водорослей, соответственно, 14–185 кл/мл и 0.31–1.27 мгС/м³. Лишь на ст. 3, по сравнению с данными по другим станциям этого района, биомасса автотрофных водорослей за счет *Fossula arctica* возросла до 108 мгС/м³, при этом биомасса гетеротрофных водорослей увеличилась незначительно (2.93 мгС/м³). Среднее отношение биомасс автотрофного и гетеротрофного фитопланктона в западной части исследованной области Карского моря составляло 94 и 6%, соответственно (рис. 1). Среди автотрофных

водорослей доминировали *Fragilariopsis oceanica*, *F. cylindrus*, *Thalassiosira* spp., *Rhodomonas salina*, *Dicrateria inornata*, *Pauliella taeniata*, *Nitzschia frigid* и *Entomoneis palludosa*, вероятнее всего попадающие в воду с нижней поверхности льда, а также *Thalassionema nitzschioides*.

В эстуарных зонах Оби и Енисея на всех станциях (4, 5, 7, 18, 19, 20, 21) по численности преобладали гетеротрофные водоросли, концентрация которых составляла (66–639 кл/мл). Численность автотрофных водорослей при этом менялась в пределах 20–150 кл/мл. По биомассе гетеротрофные формы фитопланктона, безусловно, доминировали только на двух станциях (7, 20). На других двух станциях (4, 19) величины биомасс автотрофных и гетеротрофных водорослей были приблизительно равными. На станциях 5, 18 и 21 по биомассе преобладал автотрофный фитопланктон. В целом, в эстуарных зонах Оби и Енисея размах колебаний биомассы автотрофных водорослей составлял 0.62–11.33 мгС/м³, а гетеротрофных водорослей 0.55–3.92 мгС/м³, при средних значениях, соответственно, 4.04 и 1.79 мгС/м³. Среднее соотношение биомасс автотрофного и гетеротрофного фитопланктона в эстуарных зонах Оби и Енисея составляло 69 и 31%, соответственно (рис. 1). Среди автотрофов преобладала жгутиковая *Taleaulax acuta*., массовыми также были *Navicula* spp., *Melosira arctica*, *Pyramimonas marina*.

В речной зоне Енисея в фитопланктоне на станциях 14 и 8 по обилию доминировали автотрофные 1.5–2 микронные *Synechocystis* sp и *Nannochloris atomus*. Их численность составляла, соответственно, 201–867 кл/мл, при численности гетеротрофов на этих станциях 66–188 кл/мл. По биомассе же доминировали гетеротрофные формы водорослей, составляя 0.49–1.06 мгС/м³ при биомассе автотрофного фитопланктона 0.31–1.03 мгС/м³.

На ст. 16 гетеротрофный фитопланктон доминировал и по численности и по биомассе (145 кл/мл или 2.16 мгС/м³, при концентрации автотрофов 19 кл/мл или 0.54 мгС/м³, соответственно). Среднее соотношение биомасс автотрофного и гетеротрофного фитопланктона в речной зоне Енисея составляло 34 и 66%, соответственно (рис. 1). Среди гетеротрофных форм в речной воде доминировали 1.5–3 микронные жгутиковые.

ОБСУЖДЕНИЕ

Судя по нашим данным, в период проведения исследований уровень солнечной освещенности (9.44 до 14.62 моль фотонов/м² в день) был вполне достаточным для нормального развития фитопланктона и на открытой воде не был лимитирующим. Средне-дневные значения кратковременной

солнечной освещенности (222 мкмоль фотонов/м² в сек) были значительно выше минимально необходимого уровня освещенности для фотосинтеза (3–6 мкмоль фотонов/м² в сек) [35]. По единственному существующим данным, в позднелетний период (в сентябре) в Карском море уровень освещенности был существенно ниже – в среднем 4.0 моль фотонов/м² в день [11].

Величины относительной переменной флуоресценции почти на всех станциях находились на уровне 0.4–0.6, характеризуя очень высокую квантовую эффективность фотосистемы II фитопланктона, т.е. потенциальную активность первичных (световых) процессов фотосинтеза. Это свидетельствует о том, что в конце марта – начале апреля фитопланктон юго-западной части Карского моря даже подо льдом при относительно невысокой освещенности находится в физиологически активном состоянии.

Как мы уже говорили, на каждой станции при экспериментальном определении первичной продукции задавались световые условия, имитирующие как естественную освещенность подо льдом, равную 20 мкмоль фотонов/м² в сек [13, 36], так и условия открытой воды (250 мкмоль фотонов/м² в сек). Это было сделано для выяснения уровня световых потребностей фитопланктона. Результаты экспериментов показали, что на большинстве станций, покрытых льдом в период исследований, при отсутствии льда (более высоком уровне освещенности) первичная продукция возрастала бы в среднем в 12 раз (рис. 3). Это вполне согласуется с указанным выше физиологически активным состоянием фитопланктона по уровню квантовой эффективности фотосистемы II (F_v/F_m). Кроме того, как видно из рис. 3, величины $gETR_{max}$, отражающие потенциальную активность первичных процессов фотосинтеза при оптимальной освещенности, в высокой степени коррелировали с величинами первичной продукции при аналогичной освещенности. Следует отметить, что оптимальная освещенность, определенная по “световым кривым” для первичных процессов фотосинтеза фитопланктона, взятого из подледной воды, практически совпадала с уровнем реальной освещенности на открытой воде. По-видимому, фитопланктон южной части Карского моря в этот период, находясь большей частью подо льдом, тем не менее, потенциально готов к более активному использованию световой энергии и формированию первичной продукции и на уровне первичных, и на уровне вторичных этапов фотосинтеза. То есть, в период проведения работ уровень первичной продукции лимитировался низким уровнем освещенности, связанным, главным образом, с плотным ледовым покровом. Хотя юго-западная часть Карского моря бывает покрыта льдом в течение 8–9 месяцев, ветер является

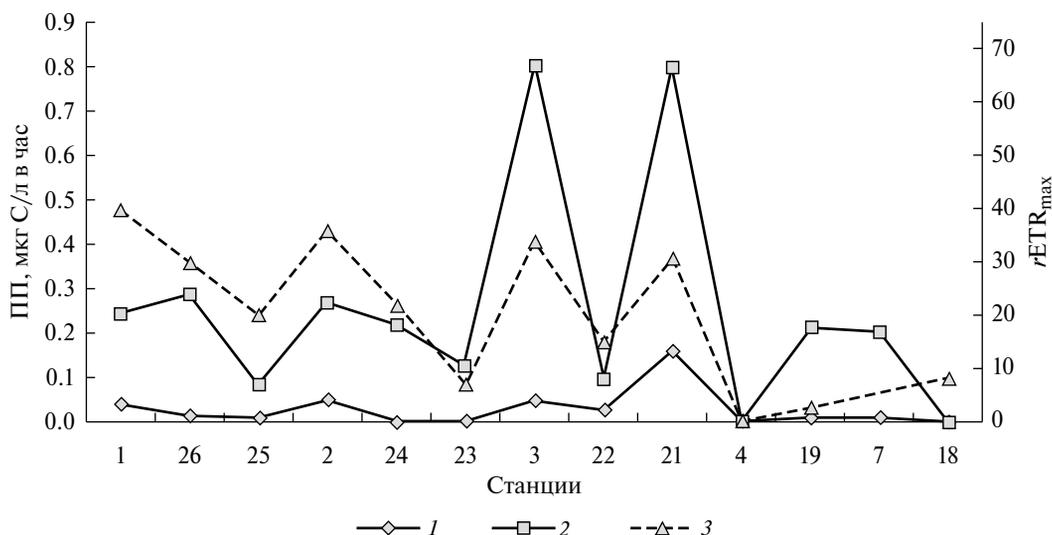


Рис. 3. Изменение уровня первичной продукции (ПП) при увеличении освещенности. 1 – величина ПП при освещенности 20 мкмоль фотонов/м² в сек (подо льдом), 2 – величина ПП при освещенности 250 мкмоль фотонов/м² в сек (открытая вода), 3 – потенциальная активность первичных процессов фотосинтеза при оптимальной освещенности (rETR_{max}).

причиной образования заприпайных полыней – устойчивых пространств чистой воды среди дрейфующих льдов, ограниченных с южной стороны припаем [6]. Именно в пространствах чистой воды, как мы видели, уровень первичной продукции был в четыре раза выше, чем на акваториях покрытых льдом. Кроме того, периодическое увеличение освещенности в случае образования полыней или открытых участков воды вследствие ветрового воздействия в этом районе может обуславливать более высокие значения подледной первичной продукции по сравнению с другими районами моря. При этом потенциальная активность первичных процессов фотосинтеза при оптимальной освещенности (rETR_{max}) на станциях 1–3 была максимальной.

На всех станциях в Карском море содержание фосфатов (P), суммарного неорганического азота (N) и кремния (Si) в поверхностном слое было выше лимитирующего уровня концентраций. Лимитирующие уровни для первичной продукции основных биогенных элементов при низкой температуре составляют 0.5 мкг-ат P/л, 2 мкг-ат N/л и 2 мкг-ат Si/л [3, 22]. Таким образом, содержание биогенных элементов в поверхностном слое моря в конце марта – начале апреля не могло быть фактором, лимитирующим развитие фитопланктона в морском и эстуарном биотопах.

В морской зоне (в юго-западной части исследуемой акватории) уровень кремния был относительно невысоким (менее 7 мкг-ат/л) при солености выше 33 psu. Эта зона практически не была подвержена влиянию речного стока. В приустьевой

зоне, находившейся напротив устьев рек Обь и Енисей, при незначительно уменьшающейся солености (27–31 psu) уровень кремния возрос до величин 28–67 мкг-ат/л, что является следствием влияния речных вод. Речная зона характеризовалась очень высокими значениями кремния (более 115 мкг-ат/л) и практически пресной водой.

Среди потенциально лимитирующих химических элементов N и Fe признаны играющими ключевую роль в лимитировании океанической первичной продукции [21, 30]. Роль Fe как лимитирующего элемента хорошо изучена в водах с высоким содержанием биогенных элементов и низкой концентрацией хлорофилла в субтропической части Северной Атлантики [32].

В нашем исследовании мы проверили гипотезу о возможном лимитировании железом первичной продукции в юго-западной части Карского моря в весенний период. Величины концентрации железа в поверхностных водах на станциях с высоким и низким уровнем развития фитопланктона (ст. 3, 20 и 24) составляли 40–50 мкг/л. Как показали предыдущие исследования влияния добавок железа на функционирование фитопланктона, лимитирующими значениями концентрации железа в разных океанических районах и при разном состоянии фитопланктона были 0.022–0.112 мкг/л [17, 19, 28]. Очевидно, что в нашем случае соединения железа не лимитировали развитие фитопланктона.

В течение зимнего периода в подледном слое температура воды в открытых частях моря обычно составляет –1.8...–1.5 °С или понижается еще сильнее вплоть до температуры замерзания при данной

солености [6]. Судя по нашим данным, температура поверхностной воды как раз и соответствовала температуре замерзания, что также не способствует увеличению уровня первичной продукции.

Основной причиной различий протекания гидрофизических и биогеохимических процессов, определяющих условия развития и функционирования фитопланктонных сообществ в Карском море, считается неравномерность влияния речного стока на районы, в разной степени удаленные от эстуариев Оби и Енисея [33]. По величине поверхностной солености и содержанию растворенного кремния, поступающего с пресными водами, мы можем определить степень влияния речного стока на данную область моря. Таким образом, эти показатели можно использовать для районирования исследованной акватории: морская зона, приустьевая зона Оби и Енисея и речная зона р. Енисей (рис. 4).

Фитопланктон в большинстве исследованных районов Карского моря был представлен автотрофными формами. Однако при рассмотрении изменений соотношения автотрофных и гетеротрофных водорослей в фитопланктоне очевиден тренд к уменьшению доли автотрофных организмов от пролива Карские Ворота до Енисея (рис. 4). При районировании исследованной акватории на морскую зону, приустьевую зону Оби и Енисея и речную зону р. Енисей проявляются еще более интересные тенденции.

Фитопланктон морской (юго-западной) зоны представлен большей частью автотрофными водорослями, которые составляли в среднем 94% (рис. 1) при незначительном варьировании этой доли (70–99%). Среднее значение первичной продукции в этом районе составляло 1.1 мгС/м^3 в сут, средняя концентрация хл “а” – 0.393 мг/м^3 .

В приустьевой зоне соотношение автотрофных и гетеротрофных водорослей очень сильно варьировало от станции к станции (доля автотрофов – 23–82%), отражая высокую динамичность и пространственную изменчивость среды в районе смешения речных и морских вод. Первичная продукция здесь также существенно варьировала от станции к станции, при этом значения были очень низкими или равнялись нулю. Исключением являлась ст. 21, где величина первичной продукции в поверхностном слое подо льдом достигала относительно высоких значений, что, по-видимому, определялось очень высокими концентрациями хл “а”. Среднее значение первичной продукции в этой зоне составляло 0.43 мгС/м^3 в сут, средняя концентрация хл “а” – 0.602 мг/м^3 .

В речной зоне доминировали гетеротрофные водоросли – их доля составляла 55–80%. Концентрация хл “а”, так же как и общая биомасса фитопланктона здесь были предельно низкими, при этом доля феофитина составляла 97%. Флуоресценция хл “а” практически отсутствовала. Средняя концентрация хл “а” в этой зоне составляла 0.015 мг/м^3 . Все это свидетельствует о крайне низкой роли в речных водах в этот период

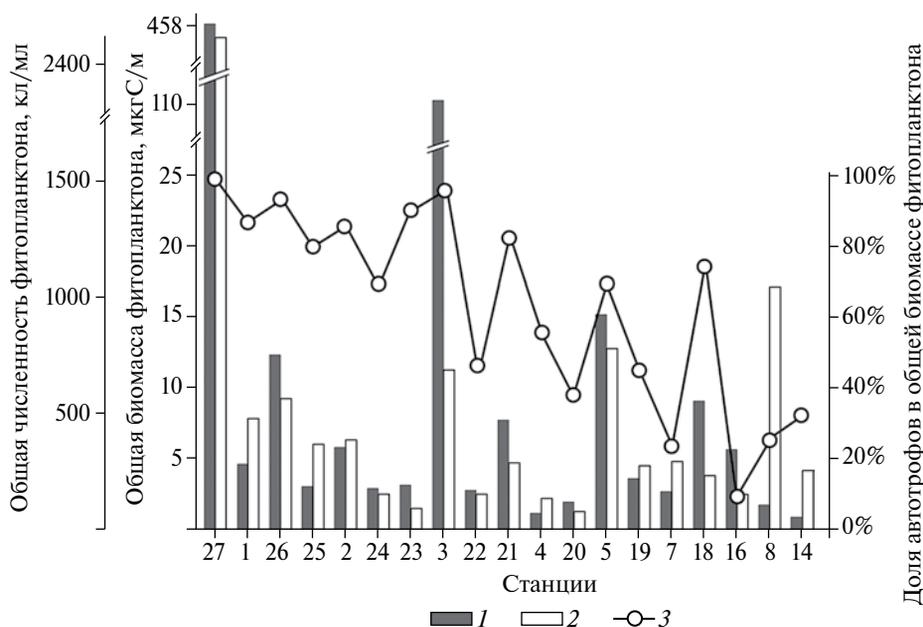


Рис. 4. Общая численность (1) и общая биомасса (2) фитопланктона и относительный вклад автотрофных водорослей в общую биомассу фитопланктона (3) в юго-западной части Карского моря в марте-апреле 2016 г.

автотрофного фитопланктона и отсутствии его активности. Типичные летне-осенние массовые виды *Aulacoseira* spp., даже единично отсутствовали в пробах.

В отличие от ранней весны, в поздне-летний и осенний периоды наблюдается обратная картина: по сравнению с морскими районами речная вода и приустьевая зона р. Обь и Енисей характеризуются максимально высокими значениями обилия диатомового фитопланктона, представленного главным образом *Aulacoseira* spp., большими величинами биомассы, хл “а” и первичной продукции [9, 11, 15, 29].

Станция 27, находящаяся в районе Карских ворот, т.е. под огромным влиянием баренцевоморских вод, в значительной степени отличалась от других станций в прилегающем районе Карского моря. Биомасса фитопланктона на этой станции почти в 40 раз превышала аналогичный усредненный показатель для станций Карского моря. Автотрофные водоросли составляли практически 100% от общей биомассы фитопланктона, причем наблюдался высокий уровень развития и динофитовых, и хлитофитовых водорослей. Концентрация хл “а” возросла здесь почти в 10 раз, при почти полном отсутствии феофитина. Первичная продукция на этой станции была в 100 раз выше, чем на других станциях Карского моря, при этом концентрации основных биогенных элементов приближались к нулевым значениям. Величины оптимальной освещенности E_k и $gETR_{max}$ также имели более высокие значения (в 2 и 3 раза, соответственно).

Очевидно, что в юго-западной части Карского моря в конце марта – начале апреля фитопланктон морских районов уже находится в активном состоянии и с высокой потенциальной фотосинтетической способностью, проявление которой сдерживается недостатком света в подледных условиях. При этом ни биогенные элементы, ни железо не являются лимитирующими факторами. В это же время на границе с соседним Баренцевым морем создаются оптимальные условия для активного роста и функционирования фитопланктона вплоть до его “цветения”. Отличительной особенностью этого района было полное отсутствие ледового покрова в этот период, что создавало благоприятные световые условия для активного развития фитопланктона. В проливе Карские Ворота на фоне интенсивного “цветения” воды диатомовыми водорослями, развивалось “цветение” *Phaeocystis pouchetii*, что впервые зафиксировано для Карского моря и прилегающих районов Баренцева моря. Судя по размеру колоний “цветение” *Phaeocystis pouchetii* еще не достигло своего максимума. Пока мы можем лишь констатировать, что “пусковые механизмы” интенсивного функционирования тех

или иных видов или групп водорослей в Карском море нам плохо известны. Судя по устному сообщению участников февральского рейса “Норникеля” того же года, развитие морского фитопланктона началось уже с конца февраля на нижней кромке льда. Видимо, развитие водорослей происходит также и в подледной воде, очень пятнисто и в значительной степени зависит от сплоченности ледового покрова, задерживающего проникновение света.

Результаты исследований параметров первичной продуктивности фитопланктона получены в рамках государственного задания ФАНО России (тема № 0149-2018-0009). Результаты исследований гидрохимических характеристик среды получены за счет средств РНФ (проект № 14-50-00095). Результаты исследований структуры фитопланктона получены за счет средств РФФИ (проект № 18-05-00326).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бобров Ю.А., Савинов В.М., Макаревич П.Р. Хлорофилл и первичная продукция // Экология и биоресурсы Карского моря. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра АН СССР, 1989. С. 45–50.
2. 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.
3. Ведерников В.И. Влияние факторов среды на величины ассимиляционного числа в природных популяциях морского фитопланктона // Тр. ИОАН СССР. 1976. С. 106–129.
4. Винберг Г.Г., Кабанова Ю.Г., Кобленц-Мишке О.И. и др. Методическое пособие по определению первичной продукции органического вещества в водоемах радиоуглеродным методом. Минск: Изд-во Белорусского ун-та, 1960. 26 с.
5. Гонтарев С.В., Мошаров С.А. Инкубатор и способ инкубации пробы воды: патент на изобретение № 2547685 РФ // Оpubл. 10.04.2015. Бюл. № 10.– 10 с: ил.
6. Думанская И.О. Ледовые условия морей европейской части России. М.: Обнинск: ИГ-СОЦИН, 2014. 608 с.
7. Макаревич П.Р., Матишов Д.Г. Весенний продукционный цикл фитопланктона в Карском море // Докл. РАН. 2000. Т. 375. № 3. С. 421–423.
8. Маторин Д.Н., Осипов В.А., Яковлева О.В., Погосян С.И. Определение состояния растений и водорослей по флуоресценции хлорофилла. Учебно-методическое пособие. М.: МГУ. Макс пресс, 2010. 116 с.

9. Мошаров С.А. Распределение первичной продукции и хлорофилла "а" в Карском море в сентябре 2007 г. // Океанология. 2010. Т. 50. № 6. С. 933–941.
10. Мошаров С.А., Гонтарев С.В., Корсак М.Н. Новый фитоинкубатор с регулировкой температуры и освещенности для определения первичной продукции // Безопасность в техносфере. 2015. № 4. С. 3–9.
11. Мошаров С.А., Демидов А.Б., Симакова У.В. Особенности процессов первичного продуцирования в Карском море в конце вегетационного периода // Океанология. 2016. Т. 56. № 1. С. 90–100.
12. Сажин А.Ф., Мошаров С.А., Романова Н.Д. и др. Планктонное сообщество Карского моря ранней весной // Океанология. 2017. Т. 57. № 1. С. 246–248.
13. Сажин А.Ф., Ратькова Т.Н., Мошаров С.А. и др. Биологические компоненты сезонного льда // Биологические ресурсы Белого моря: изучение и использование. Сер. Исследования фауны морей. Т. 69. № 77. СПб.: ЗИН РАН, 2012. С. 97–116.
14. Современные методы гидрохимических исследований океана. М.: Изд-во Ин-та океанологии АН СССР, 1992. 200 с.
15. Суханова И.Н., Флинт М.В., Сергеева В.М., Дружкова Е.И. Фитоценозы эстуариев Оби и Енисея и Обь-Енисейского взморья // Материалы научной конференции "Экосистема Карского моря – новые данные экспедиционных исследований". Москва, 27–29 мая 2015 г. М.: ООО "АИП", 2015. С. 105–111.
16. Analytical chemistry. A modern approach to analytical science / Eds. Kellner R. et al. Wiley-VCH, Weinheim, 2nd edition, 2004. 1209 p.
17. Aguilar-Islas F.M., Hurst M.P., Buck K.N. et al. Micro- and macronutrients in the southeastern Bering Sea: Insight into iron-replete and iron-depleted regimes // Progress in Oceanography. 2007. V. 73. P. 99–126.
18. Beer S., Bjork M., Gademann R., Ralph P.J. Measurement of photosynthesis in seagrasses // Global Seagrass Research Methods / Eds. Short F.T., Coles R. Elsevier Publishers, The Netherlands, 2001. P. 183–198.
19. Boyd P.W., Watson A.J., Law C.S. et al. A mesoscale phytoplankton bloom in the polar Southern Ocean stimulated by iron fertilization // Nature. 2000. № 407. P. 695–702.
20. 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.
21. Falkowski P.G. Evolution of the nitrogen cycle and its influence on the biological sequestration of CO₂ in the ocean // Nature. 1997. № 387. P. 272–275.
22. Fisher T.R., Peele E.R., Ammerman J.W., Harding L.W.J. Nutrient limitation of phytoplankton in Chesapeake Bay // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1992. V. 82. P. 51–63.
23. Grebecki A. Adsorption des fluorochromes par le système des Cillies // Bull. De L'Academie Polonaise des Sciences. 1962. V. 10. P. 483–485.
24. 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.
25. Holm-Hansen O., Riemann B. Chlorophyll a determination: improvements in methodology // Oikos. 1978. V. 30. P. 438–447.
26. Inductively coupled plasmas in analytical atomic spectrometry / Eds A. Montaser, D.W. Golightly. New York: VCH Publisher, 2nd edition, 1992. 1017 p.
27. Kolber Z., Falkovski P.G. Use of active fluorescence to estimate phytoplankton photosynthesis in situ // Limnol. Oceanogr. 1993. V. 38. № 8. P. 1646–1665.
28. Li Q., Legendre L., Jiao N. Phytoplankton responses to nitrogen and iron limitation in the tropical and subtropical Pacific Ocean // J. Plankton Res. 2015. V. 37. № 2. P. 306–319.
29. Makarevich P.R., Larionov V.V., Moiseev D.V. Phytoplankton succession in the Ob-Yenisei Shallow zone of the Kara Sea based on Russian databases // J. of Sea Res. 2015. V. 10. P. 31–40.
30. Martin J.H., Gordon R.M. and Fitzwater S.E. The case for iron // Limnol. Oceanogr. 1991. V. 36. P. 1793–1802.
31. 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.
32. Moore C.M., Mills M.M., Arrigo K. Processes and patterns of oceanic nutrient limitation // Nat. Geosci. 2013. V. 6. P. 701–710.
33. Pivovarov S., Schlitzer R., Novikhin A. River runoff influence on the water mass formation in the Kara Sea // Siberian river runoff in the Kara Sea / Eds. Stein R. et al. Amsterdam: Elsevier, 2003. P. 9–25.
34. Ralf P.J., Gademann R. Rapid light curves: A powerful tool to assess photosynthetic activity // Aquatic Botany. 2005. V. 82. P. 222–237.
35. Reymont J.E.G. Plankton and productivity in the oceans. 2ed. V. 1: Phytoplankton. Pergamon Press. 1980. 248 p.
36. Rysgaard S., Kuhl M., Glud R.N., Hansen J.W. Biomass, production and horizontal patchiness of sea algae in a high-Arctic fjord // Marine Ecology Progress Series. 2001. V. 223. P. 15–26.
37. Sazhin A.F., Artigas L.F., Nejstgaard 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.
38. *Schreiber U.* Pulse amplitude (PAM) fluorometry and saturation pulse method // Chlorophyll fluorescence: a signature of photosynthesis. Advances in photosynthesis and respiration series / Eds. Papageorgiou G., Govindjee G. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2004. P. 270–319.

Phytoplankton Structure and Productivity in the Southwestern Kara Sea in Early Spring

S. A. Mosharov, A. F. Sazhin, E. L. Druzhkova, P. V. Khlebopashev

Results of plankton studies in the southwestern Kara Sea in 29 March – 8 April 2016 (icebreaker “Norilskii Nickel”) are presented. Spatial distribution of hydrochemical and hydrophysical parameters related to structural and functional characteristics of phytoplankton in the surface water are considered. Chlorophyll-a concentration varied from 0.08 to 3.22 mg/m³ (mean 0.62 mg/m³). Primary production varied from 0 to 1.92 mg C/m³ per day (mean 0.42 mg C/m³ per day) in the ice-covered water area and from 1.01 to 3.46 mg C/m³ per day (mean 1.79 mg C/m³ per day). The total algae biomass varied from 0.8 to 110.7 mg C/m³ (mean 10.6 mg C/m³). The western waters of the Kara Sea was more productive than one near the estuaries of the Ob and Yenisei Rivers. The activity of the autotrophic phytoplankton in the riverine waters was practically absent. It is ascertained, that the nutrient and iron contents was higher than the limit level for the phytoplankton activity. It is experimentally ascertained, that the production activity of the autotrophic phytoplankton was controlled by lack of light under the ice.