

УДК 551.465

## РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПИКОФИТОПЛАНКТОНА НА ОБСКОМ РАЗРЕЗЕ И В ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ КАРСКОГО МОРЯ

© 2019 г. Т. А. Белевич<sup>1\*</sup>, Л. В. Ильяш<sup>1</sup>, А. Б. Демидов<sup>2</sup>, М. В. Флинт<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, биологический факультет, Москва, Россия

<sup>2</sup> Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва, Россия  
\*e-mail: belevich@mail.bio.msu.ru

Поступила в редакцию 10.06.2019 г.

После доработки 15.06.2019 г.

Принята к публикации 18.06.2019 г.

Пространственное распределение численности, биомассы и содержания хлорофилла “а” пикофитопланктона, а также вклада пикоформ в суммарное содержание хлорофилла исследовано на акватории внешнего Обского эстуария с прилегающим шельфом и в западной части Карского моря. Пределы колебания численности и биомассы пикофитопланктона в районах исследования в августе-сентябре составили  $0.1-17.3 \times 10^6$  кл/л и  $0.06-9.20$  мг С/м<sup>3</sup> соответственно. В пикофракции планктона преобладали пикоэукариоты, вклад цианобактерий в суммарную биомассу пикоформ не превышал 11%. Наиболее высокий вклад пикофитопланктона в суммарное обилие фитопланктона отмечался при более низком ( $<11$  мг/м<sup>2</sup>) интегральном содержании хлорофилла в эвфотическом слое. Пространственная неоднородность вклада пикоформ определялась концентрацией кремния.

**Ключевые слова:** пикофитопланктон, пикоэукариоты, пикоцианобактерии, Карское море, Обь, пространственное распределение

**DOI:** 10.31857/S0030-1574596964-973

### ВВЕДЕНИЕ

Климатические изменения, происходящие в последние десятилетия в Арктике, привели к существенным изменениям абиотических условий в шельфовых арктических морях. В частности, уменьшилась ледовитость в летний сезон, возросла температура поверхностного слоя моря [26], увеличились объем речного стока и связанное с ним опреснение верхнего квазиоднородного слоя [25], что привело к усилению стратификации водной толщи и, соответственно, уменьшению поступления биогенных элементов в эвфотический слой [19]. Эти тенденции, прежде всего, повлияли на условия существования базового трофического звена арктических экосистем — фитопланктона. Прогнозируется, что изменения пелагической морской среды, происходящие в арктическом регионе, приведут к возрастанию роли пикоформ (цианобактерий и эукариотических водорослей с размерами клеток  $\leq 3$  мкм) в формировании первичной продукции фитопланктона и увеличению доли этих мельчайших фотоавтотрофов в суммарной био-

массе планктонных водорослей [18]. Увеличение численности и биомассы пикофитопланктона (ПикФ) в последние десятилетия уже выявлено в ряде арктических районов, в частности в море Бофорта [12]. Изменение размерной структуры фитопланктона может сказаться на его отклике на прогрессирующее опреснение поверхностного слоя моря, колебания биогенного режима и потоков вещества в арктических экосистемах. Все это делает актуальной и важной с прогностической точки зрения оценку биомассы ПикФ и роли пикофракции в фитопланктоне разных биотопов арктических морей.

В большинстве работ, посвященных фитопланктону Российской Арктики, сведения о пикофракции отсутствуют, что в основном связано с методологическими трудностями учета пикоформ и априорной недооценкой возможной роли пикопланктона в арктических фитоценозах. В Карском море единственные до настоящего времени оценки численности и биомассы ПикФ, выявившие существенный вклад пикоформ (до 78%) в суммарную биомассу фотосинтезирующего планктона, были получены

в сентябре 2011 г. для северо-западной части бассейна [7]. Косвенным свидетельством значимости ПикФ в продукционных процессах в Карском море может служить оценка вклада мелких клеток (<5 мкм) в первичную продукцию его северных районов в августе–сентябре 2013 г. в раз- мере 24–84% [11].

Карское море является типичным краевым арктическим водоемом, находящимся под влиянием самого мощного в Арктике пресноводно- го стока, объем которого превосходит 1200 км<sup>3</sup> в год [16, 29]. Гидрофизические и гидрохимиче- ские условия в Карском море, складывающиеся под влиянием речного стока, существенно ва- рьируют по акватории моря и во многом опреде- ляют состояние фитопланктона [4, 6, 7]. Обилие ПикФ и его роль в фитопланктоне не были ис- следованы в других районах моря, кроме северо- западного.

Цель настоящей работы состояла в оценке численности, биомассы пикофитопланктона, содержания хлорофилла “а” (хл “а”) в пико- фракции и вклада пикоформ в суммарную кон- центрацию хлорофилла на акваториях западной части моря, внешнего Обского эстуария и при- лежащего мелководного шельфа, а также уста- новлении связи этих характеристик с основны- ми параметрами пелагической среды.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили пробы, отобранные в ходе 69-го рейса НИС «Академик Мстислав Келдыш» в августе–сентябре 2017 г. на семи станциях, расположенных во внешнем эстуарии реки Оби и прилегающем шельфе (далее по тексту «Обский разрез»), а также в западной ча- сти Карского моря (рис. 1, таблица). На трех стан- циях отбор проб был выполнен дважды — в конце августа (станции 5586, 5587 и 5588) и в конце сен- тября (станции 5586\_2, 5587\_2 и 5588\_2). Иссле- дованные районы моря были свободны ото льда.

Распределение температуры, солености, плот- ности воды и интенсивности флуоресценции хло- рофилла оценивали на основании данных верти- кального зондирования CTD-зондом SeaBird-911, вооруженного флуориметром. Интенсивность над- водной и подводной облученности в диапазоне фотосинтетически активной радиации (ФАР) из- меряли с использованием, соответственно, датчи- ков LI-190 и LI-192 (LI-COR, США). Подводная облученность определялась в режиме зондирова- ния до глубин ~60–80 м, а на мелководных ста- циях — до дна. Данные зондирования подводной облученности были использованы для определе- ния глубины эвфотической зоны ( $Z_{eu}$ ) (1% ФАР). На станциях, на которых не проводились зонди- рования,  $Z_{eu}$  восстанавливали по региональной

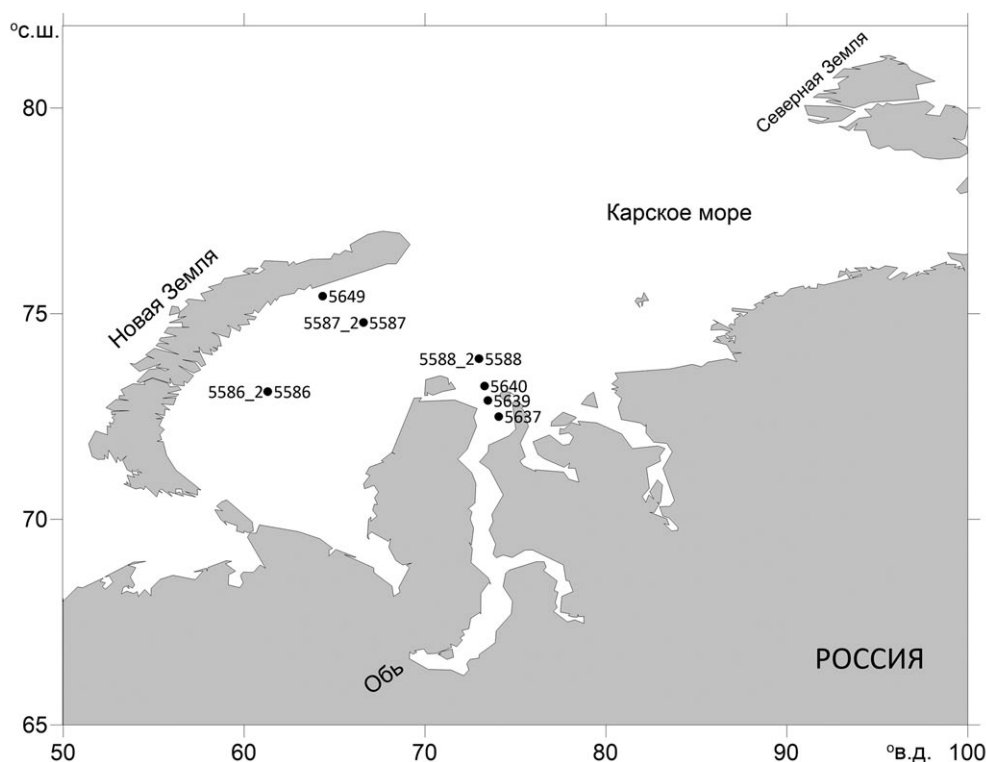


Рис. 1. Схема расположения станций.

**Таблица.** Глубина станций (Н, м), глубина эвфотической зоны (ФС, м), значения температуры ( $T_o$ , °С), солёности ( $S_o$ , psu), концентрации неорганических форм азота, фосфора и кремния (мкг-ат/л) в поверхностном слое, средние значения этих параметров в эвфотическом слое (ФС) на станциях Обского разреза и в западной части Карского моря

Дата	Станция	Н	ФС	ПС					ФС				
				$T_o$	$S_o$	P-PO <sub>4</sub>	N <sub>неорг</sub>	Si-SiO <sub>4</sub>	T	S	P-PO <sub>4</sub>	N <sub>неорг</sub>	Si-SiO <sub>4</sub>
27.08	5586	89	14	4.9	31.3	0.05	0.30	0.39	4.6	31.6	0.15	1.24	0.26
28.08	5587	189	14	5.4	25.9	0.1	0.26	13.49	4.3	27.5	0.05	0.31	8.57
29.08	5588	29	11	5.6	20.0	0.35	0.52	33.36	5.0	23.7	0.31	0.40	22.17
23.09	5637	14	8	4.2	3.0	0.88	2.02	26.64	4.1	4.9	0.92	2.01	28.32
23.09	5639	24	11	3.4	9.8	-	-	-	1.7	22.6	-	-	-
23.09	5640	21	8	3.0	16.9	-	-	-	2.9	18.0	-	-	-
24.09	5588_2	29	5	3.4	17.9	0.36	0.94	36.38	3.4	18.0	0.34	0.90	34.63
24.09	5587_2	189	15	3.5	25.2	0.19	0.14	16.7	3.5	25.5	0.20	0.15	12.68
25.09	5686_2	89	11	4.0	31.3	0.11	0.33	3.8	4.0	31.4	0.08	0.27	1.35
25.09	5649	313	10	2.8	27.3	0.1	0.41	8.42	2.6	27.8	0.20	0.37	8.76

Примечание. «-» — измерения не проводились.

эмпирической зависимости значений коэффициента диффузного ослабления нисходящей облученности ( $K_d$ ) от глубины видимости диска Секки [15]. На станциях, выполненных в темное время суток,  $Z_{eu}$  рассчитывали с использованием региональной зависимости  $K_d$  от концентрации хл “а” на поверхности [15]. Пробы воды на станциях отбирали батометрами комплекса SBE 32 в пределах эвфотической зоны: в верхнем квазиоднородном слое, в пикногалоклине и/или в слое максимума флуоресценции и с горизонтов ниже пикноклина. Всего отобрано и проанализировано 42 пробы.

На всех станциях, кроме станций 5639 и 5640, определяли концентрацию биогенных элементов — P-PO<sub>4</sub>, N-NO<sub>3</sub>, N-NO<sub>2</sub>, N-NH<sub>4</sub> и Si(OH)<sub>4</sub>, согласно методам [17]. Далее по тексту все формы неорганического азота суммировали и обозначали N<sub>неорг</sub>.

Подсчет численности фотосинтезирующих пикоформ (цианобактерий и эукариот) проводили с использованием люминесцентного микроскопа Leica DM1000 по методике, изложенной в работе [10], а также проточного цитометра Accury C6 (BD Bioscience, США). Использование двух методов учета обусловлено тем, что цитометр Accury C6 дает заниженные оценки численности цианобактерий [28]. Для расчета биомассы содержание углерода в клетках цианобактерий принимали равным 470 фг С/кл [20], а в клетках пикоэукариот определяли по клеточным объемам ( $W_{кл}$ ) с использованием зависимости  $C_{кл} = 0,433W_{кл}^{0,863}$  [20]. Объем клеток пикоэукариот рассчитывали исходя из объема соответствующих стереометрических фигур [32].

При определении концентрации суммарного хл “а” ( $XL_{сум}$ ) пробы воды объемом 0.5–1 л фильтровали через фильтры GF/F. Для определения концентрации хл “а” пикофракции ( $XL_{пик}$ ) пробы воды объемом 0.5–1 л предварительно профильтровывали методом обратной фильтрации через фильтр с диаметром пор 3 мкм. Полученный фильтрат осаждали на фильтры GF/F. Концентрацию  $XL_{сум}$  и  $XL_{пик}$  определяли флуориметрически в ацетоновом экстракте [8], используя флуориметр Trilogy Turner Designs (США).

По величинам биомассы,  $XL_{сум}$  и  $XL_{пик}$  на отдельных горизонтах рассчитывали их интегральные значения под 1 м<sup>2</sup> в эвфотическом слое.

Для выявления факторов среды, оказывающих влияние на пространственное распределение биомассы пикофитопланктона и концентрации хл “а” пикофракции, был проведен анализ DistLM с использованием программы анализа экологических данных PRIMER Version 5.2.4 [14]. Анализ проводили для средних значений в эвфотическом слое биомассы пикофитопланктона и концентрации хл “а”. В качестве факторов рассматривали средние значения (в эвфотическом слое) температуры, солёности, щёлочности, концентрации минерального азота (N<sub>неорг</sub>), минерального фосфора и кремния. Для ординации и визуализации результатов использовали анализ dbRDA. Достоверность различий средних значений оценивали по критерию Манна-Уитни, рассчитанному с использованием программы PAST V.3.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Абиотические факторы.** Температура поверхностного слоя воды колебалась в пределах 2.8–5.6°C и снижалась с конца августа до конца сентября (таблица). Соленость поверхностного слоя на станциях Обского разреза (3–20 psu) была ниже таковой в западной части моря (25.2–31.3 psu). На Обском разрезе соленость поверхностного слоя возрастала по направлению к шельфу, галопикноклин начинался с глубины 2 м (ст. 5537) – 13 м (ст. 5588\_2). По солености поверхностного слоя и положению галопикноклина выделяются две зоны – фронтальная (станции 5637, 5639 и 5640) и шельфовая (ст. 5588\_2). Ранее для Обского эстуария и прилегающего шельфа было показано наличие трех зон с различающейся гидрофизической структурой – распресненной, фронтальной и шельфовой [4]. Нашими исследованиями распресненная зона не была охвачена. В западной части моря поверхностный слой был в наибольшей степени распреснен на станциях 5587 и 5587\_2, что, по-видимому, обусловлено их расположением на акватории поверхностной распресненной «линзы», формирующейся паводком рек Оби и Енисея и часто регистрируемой в этом районе моря [2, 6]. На этой станции под небольшим (5–7 м) верхним распресненным слоем располагался резкий галопикноклин.

**Биогенные элементы.** На Обском разрезе концентрация минеральных форм азота и фосфора в поверхностных распресненных водах эстуария была выше, а кремния – ниже, чем в поверхностном слое воды прилегающего шельфа (ст. 5588\_2) (таблица). В западной части моря концентрация биогенных элементов была ниже, чем на Обском разрезе. На всех станциях концентрация биогенных элементов возрастала с глубиной (таблица).

**Концентрация хлорофилла “а”.** На Обском разрезе интегральное содержание  $XL_{\text{сум}}$  снижалось по направлению к шельфу (рис. 2а). На станциях 5637 и 5639 значения  $XL_{\text{сум}}$  в придонных слоях возрастали (рис. 2б). В западной части моря в августе на ст. 5586 отмечен заглубленный максимум  $XL_{\text{сум}}$  на глубине 45 м (рис. 2в). На этой станции протяженность эвфотической зоны была наибольшей (54 м). При меньших величинах  $XL_{\text{сум}}$  в поверхностном слое по сравнению со ст. 5587 (рис. 2в), но благодаря значительно большей протяженности эвфотической зоны и наличию заглубленного максимума хлорофилла интегральное содержание  $XL_{\text{сум}}$  в эвфотическом слое было на уровне такового на ст. 5587, расположенной на акватории распресненной линзы (рис. 2а).

На акватории линзы (ст. 5587) наибольшее значение  $XL_{\text{сум}}$  (0.93 мг/м<sup>3</sup>) отмечено в поверхностном распресненном 5-метровом слое (рис. 2в).

На станциях в западной части моря, где исследования проводили с месячным интервалом, интегральные величины  $XL_{\text{сум}}$  в сентябре были ниже таковых в августе (рис. 2а).

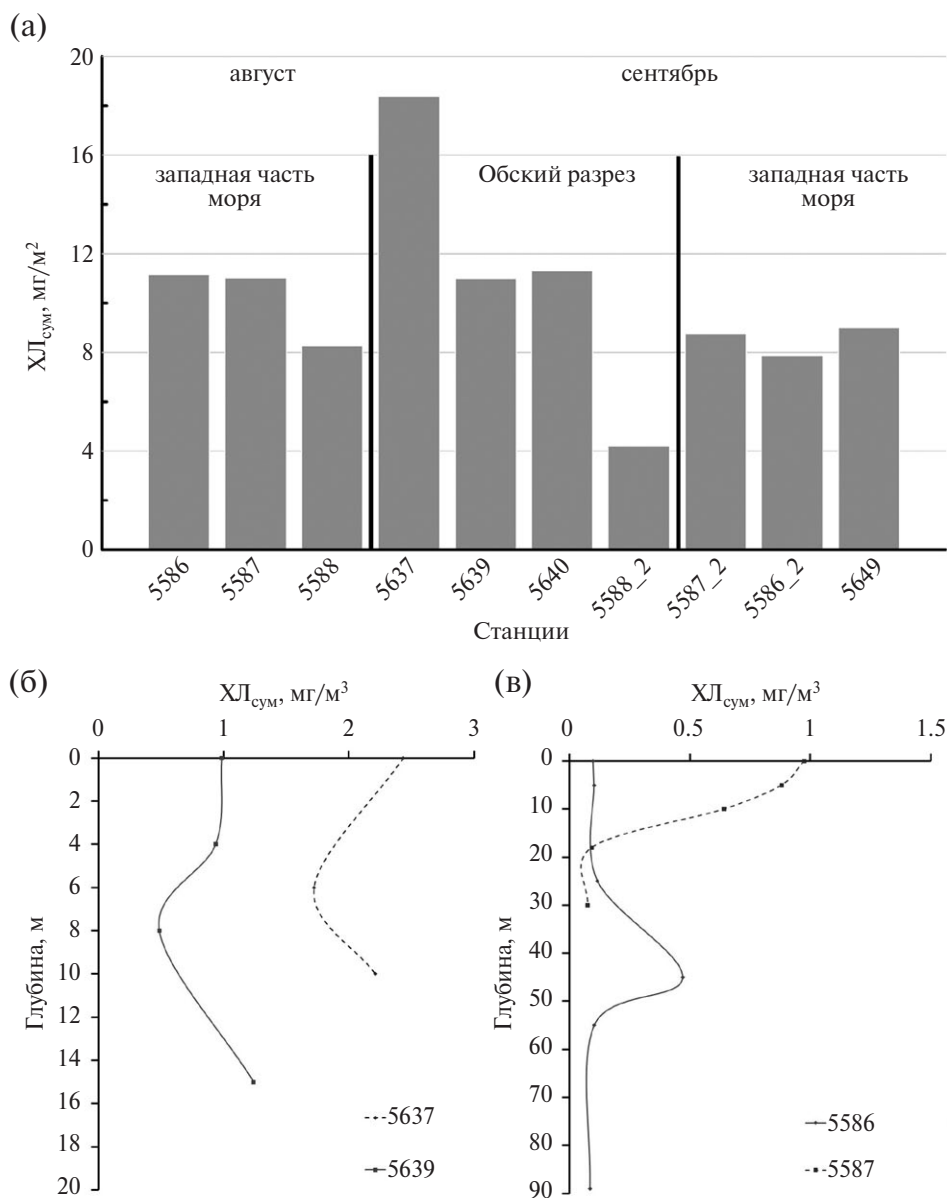
**Численность и биомасса пикофитопланктона.** Численность ПикФ на отдельных горизонтах разных станций варьировала в пределах от 0.1 до 17.3 тыс. кл/мл. Наибольшая численность отмечена в подповерхностном слое ст. 5588, наименьшая – на глубине 18 м ст. 5587 и глубине 99 м ст. 5586. Биомасса ПикФ на отдельных горизонтах станций изменялась в пределах 0.06–9.20 мг С/м<sup>3</sup>. Наибольшее значение биомассы ПикФ выявлено в поверхностном слое ст. 5586\_2, наименьшая – на глубине 18 м ст. 5587. Значения интегральной биомассы ПикФ были наибольшими в западной части моря на станциях 5586 (август) и 5586\_2 (сентябрь) при самом протяженном эвфотическом слое (54–36 м) и высоких значениях средней биомассы в эвфотическом слое (рис. 3а, 3б). На Обском разрезе значения как интегральной, так и средней биомассы изменялись незначительно, коэффициент вариации составлял 20 и 35% соответственно.

В пикофракции повсеместно преобладали эукариоты, цианобактерии составляли от 0.2 до 10.8% (ст. 5587) от суммарной биомассы ПикФ. Самые высокие значения численности и биомассы цианобактерий отмечены на станциях 5537 и 5539 Обского разреза (0.19 и 0.24 тыс. кл/мл; 0.09 и 0.11 мг С/м<sup>3</sup>).

На трех станциях, где исследования проводились с месячным интервалом, величины интегральной и средней биомассы в эвфотическом слое в августе и в сентябре достоверно не различались. Распределение интегральных и средних величин хлорофилла ПикФ (рис. 3в, 3г) было сходно с распределением биомассы (рис. 3а, 3б). Вклад хлорофилла ПикФ в суммарное содержание хлорофилла на отдельных горизонтах варьировал от 1 до 61%. Интегральное содержание хлорофилла ПикФ в эвфотическом слое изменялось в пределах 0.58 (ст. 5639) – 5.05 (ст. 5586) мг/м<sup>2</sup>.

Вклад интегральных величин хлорофилла ПикФ в суммарное содержание хлорофилла варьировал от 4% (ст. 5537) до 54% (ст. 5586\_2) (рис. 3д). Вклад хлорофилла ПикФ был выше (19–54%) при содержании суммарного хлорофилла в эвфотическом слое <11 мг/м<sup>2</sup>, чем при более высоком (>11–18 мг/м<sup>2</sup>) содержании суммарного





**Рис. 2.** Содержание хл “а” (XЛ<sub>сум</sub>) в эвфотическом слое (а), вертикальное распределение XЛ<sub>сум</sub> на станциях 5637 и 5639 Обского разреза (б) и в западной части моря (в) в августе 2017 г.

хлорофилла (4–17%). На Обском разрезе вклад хлорофилла ПикФ увеличивался от фронтальной зоны к шельфовой, во фронтальной зоне эстуария вклад ПикФ был достоверно меньше такового в западной части моря.

**Вертикальное распределение пикофитопланктона.** В западной части моря в августе на ст. 5586 наибольшие значения биомассы ПикФ и хлорофилла пикофракции отмечены на глубине 45 м в слое заглубленного максимума хлорофилла, тогда как в сентябре (ст. 5586\_2) — в поверхностном слое (рис. 4). На акватории распресненной линзы в августе (ст. 5587) наибольшие значения

биомассы и хлорофилла ПикФ были приурочены к поверхностному слою, а в сентябре — к глубине 10 м (ст. 5587\_2). На Обском шельфе как в августе (ст. 5588), так и сентябре (ст. 5588\_2) наибольшее обилие было приурочено к поверхностному слою. Такая же картина отмечена на акватории эстуария Оби, за исключением ст. 5640, где наибольшее обилие пикоформ выявлено на глубине 5 м.

Вклад ПикФ в суммарное содержание хлорофилла изменялся с глубиной (рис. 5). На всех станциях, за исключением ст. 5586\_2, наибольшие значения вклада ПикФ отмечались не в

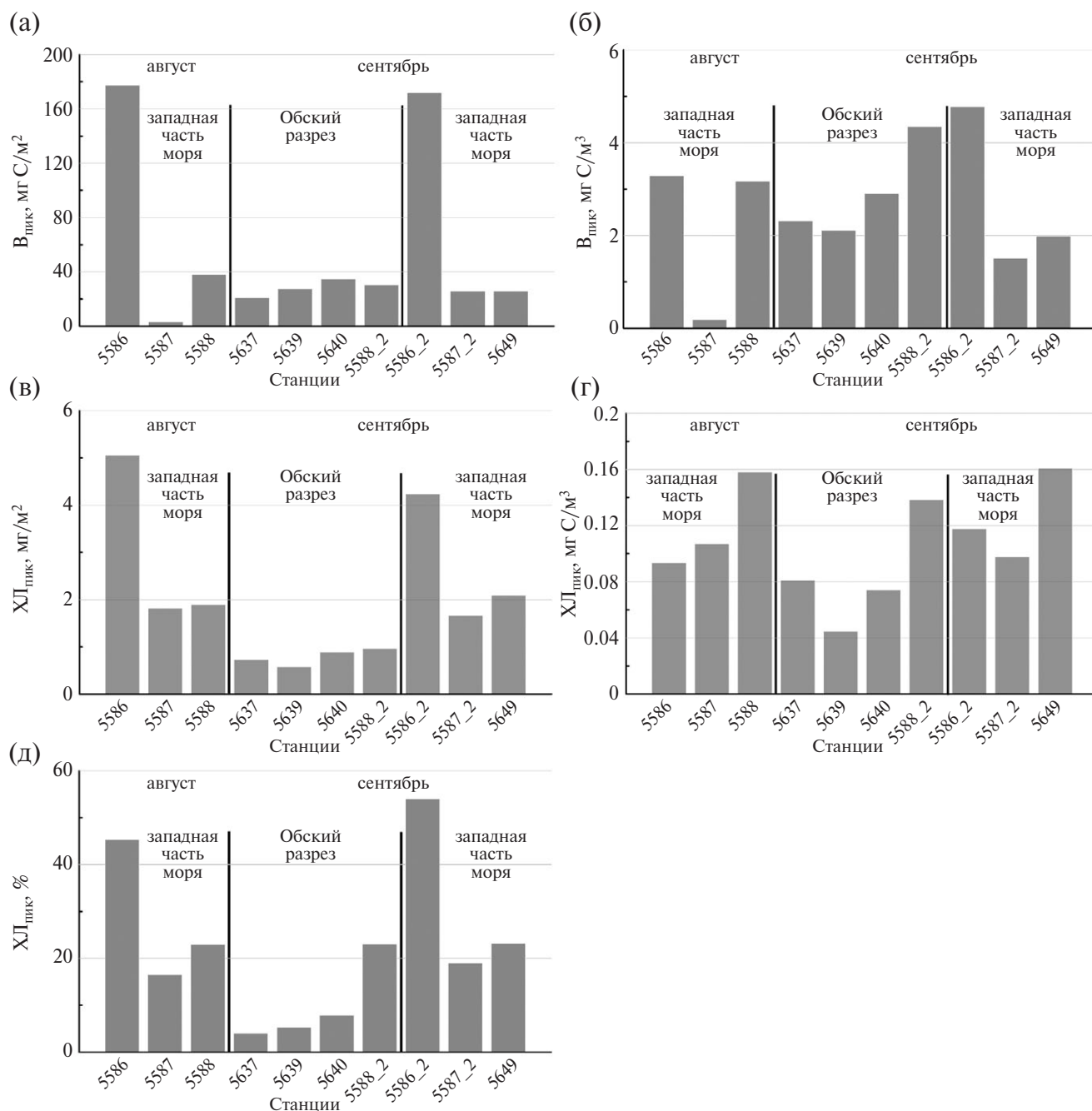


Рис. 3. Интегральное содержание биомассы (а) и хлорофилла пикофитопланктона (в) в эвфотическом слое, среднее содержание биомассы (б) и хлорофилла пикофитопланктона (г) в эвфотическом слое, вклад хлорофилла пикофитопланктона ( $\text{ХЛ}_{\text{пик}}$ , %) в суммарное содержание хлорофилла (д).

поверхностном слое, а на глубинах 5 м или глубже. На Обском разрезе вклад ПикФ во фронтальной зоне изменялся с глубиной в меньшей степени, чем на шельфе.

**Влияние факторов среды на распределение пикофитопланктона.** Анализ DistLM не выявил достоверного влияния на биомассу пикофитопланктона ни одного из следующих факторов среды: температуры, солёности, щёлочности, концен-

трации минерального азота (сумма нитратов, нитритов, аммония), минерального фосфора и кремния. Различия между станциями по биомассе ПикФ в большей степени были связаны с различиями в величинах щёлочности (37%), солёности (30%) и концентрации фосфора (15%).

Различия между станциями по концентрации хл “а” пикофракции на 42% связаны с различием в концентрации кремния (достоверно), фосфора

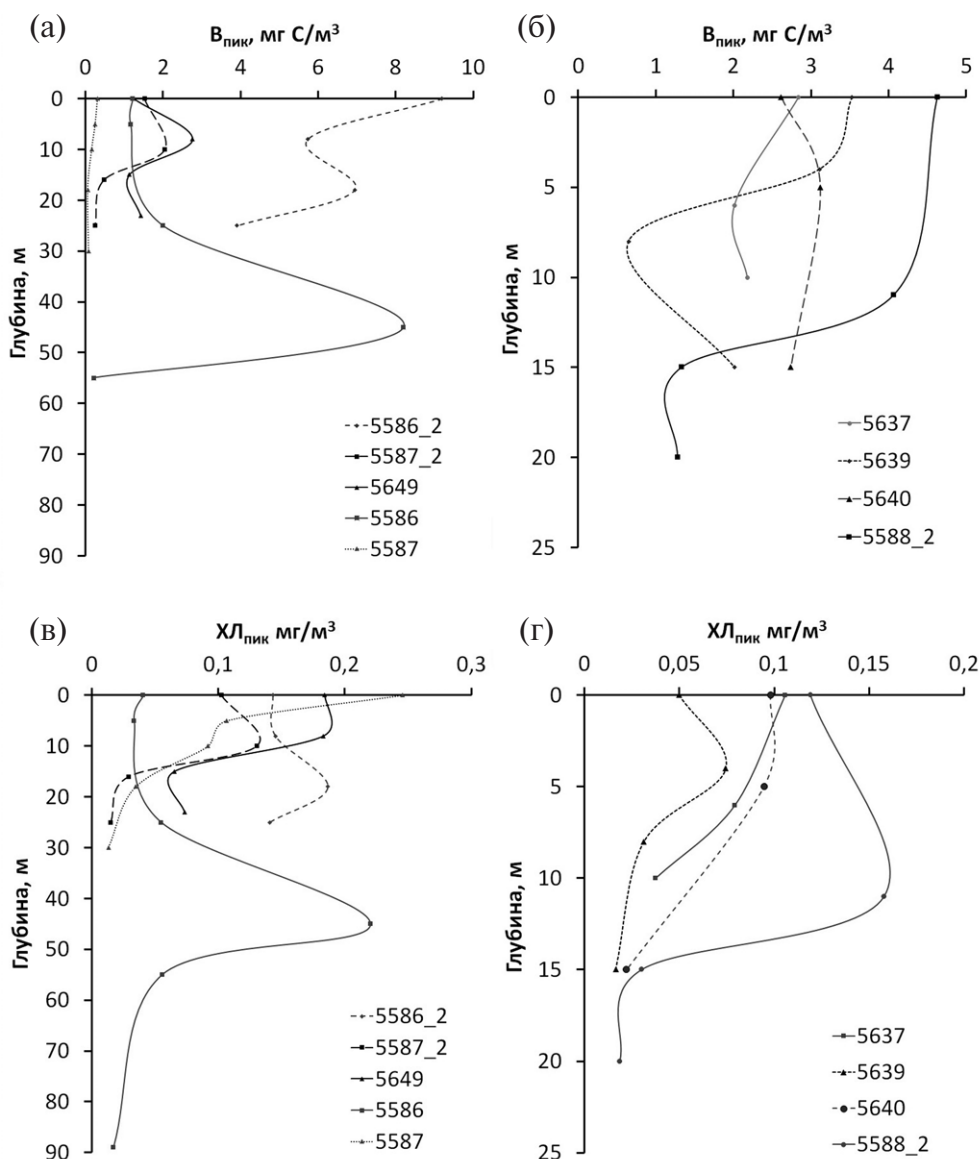


Рис. 4. Вертикальное распределение биомассы ( $V_{\text{пик}}$ ) (а, в) и хлорофилла (б, г) пикофитопланктона ( $ХЛ_{\text{пик}}$ ) в западной части моря Карского моря (а, б) и на Обском разрезе (в, г).

(28%) и в величинах щелочности (14%). Однако влияние последних двух факторов недостоверно, что, по-видимому, обусловлено значительным колебанием значений этих параметров на станциях.

### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В настоящей работе впервые охарактеризовано пространственное распределение численности, биомассы и содержания хл «а» пикофитопланктона, а также вклада пикоформ в суммарное содержание хлорофилла на акватории внешнего Обского эстуария с прилегающим шельфом и западной части Карского моря. Эти два района моря существенно различаются по ги-

дрологическим и биологическим параметрам и, в частности, по структуре и функциональным характеристикам фитопланктона [1, 4, 5]. Исследования были проведены в конце вегетационного периода, о чем свидетельствует снижение концентрации суммарного хлорофилла в западной части моря от августа к сентябрю.

Пределы колебания численности и биомассы ПикФ в районах исследования в августе-сентябре ( $0.1\text{--}17.3 \times 10^6$  кл/л,  $0.06\text{--}9.20$  мг С/м<sup>3</sup>) были несколько шире таковых в северо-западном районе моря в сентябре 2011 г. ( $3.9\text{--}8.7 \times 10^6$  кл/л,  $3.2\text{--}7.9$  мг С/м<sup>3</sup>) [7]. Средние значения величин интегральной биомассы в 2017 г. были достоверно больше таковых в северо-западном районе моря

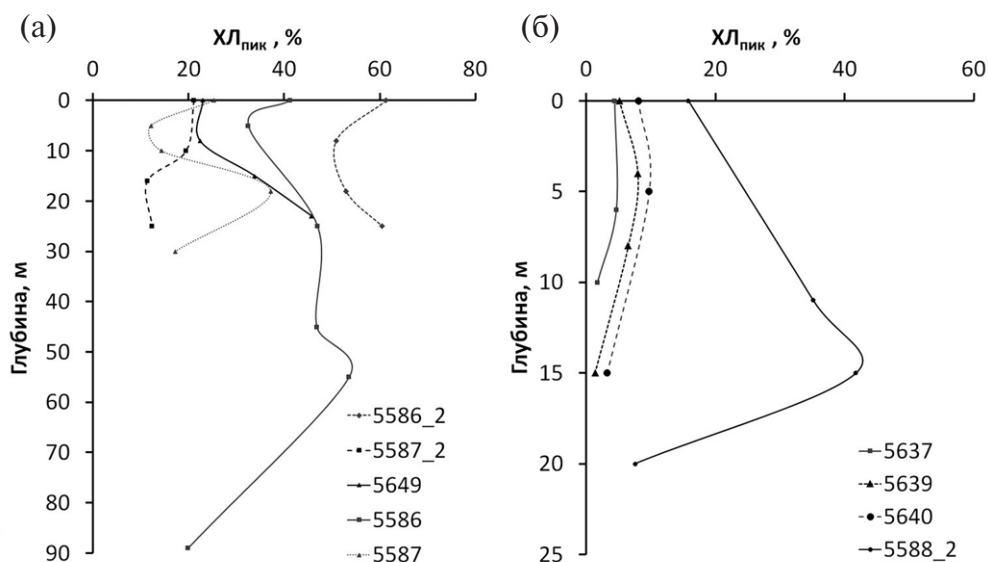


Рис. 5. Вертикальное распределение вклада пикофитопланктона в суммарный хлорофилл в западной части моря (а) и на Обском разрезе (б).

в 2011 г. Наибольшая величина интегральной биомассы ПикФ в 2017 г. (ст. 5586, 177 мг С/м<sup>2</sup>) была в два раза выше таковой в 2011 г. (83.1 мг С/м<sup>2</sup>). В пикофракции планктона преобладали пикоэукариоты, вклад цианобактерий в суммарную биомассу пикоформ не превышал 11%. Существенно более низкую биомассу цианобактерий по сравнению с эукариотами вплоть до полного их отсутствия отмечали во многих районах Арктики [13, 24, 31]. Однако на шельфе морей Лаптевых и Бофорта, прилегающих к эстуариям крупных рек Лены и Маккензи, выявлена высокая численность цианобактерий, которые, как полагают, представлены преимущественно пресноводными *Synechococcus* [23, 33]. Нами также отмечена более высокая численность и биомасса цианобактерий на Обском разрезе по сравнению с западной частью моря. Возможно, часть цианобактерий Обского разреза являются пресноводными формами, вносимыми речным стоком.

Пикофракция составляла существенную долю в суммарном обилии фитопланктона. При этом более высокий вклад пикоформ отмечался при более низком (<11 мг/м<sup>2</sup>) содержании суммарного хлорофилла. Пределы колебания вклада пикофракции в суммарное содержание хл «а» (4–54%) соответствовали пределам колебания вклада пикоформ в суммарную биомассу фитопланктона в северо-западном районе моря в сентябре 2011 г. (11–78%) [7]. В Центральной Арктике и проливе Фрама отмечены еще более высокие величины вклада пикоформ в содержание хлорофилла —

от 60 до 90% [21]. На протяженной трансекте через Канадскую Арктику на 9 из 18 станций более 70% суммарного хлорофилла было представлено формами размером <5 мкм [31]. Согласно опубликованным данным, пикоформы вносят существенный вклад не только в содержание пигментов и биомассу фитопланктона, но и в его функциональные показатели. Так, в северной части Карского моря в сентябре 2013 г. вклад мелкоклеточного (<5 мкм) фитопланктона в потребление CO<sub>2</sub> варьировал от 34 до 69%, нитратов — от 56 до 89%, аммония — от 45 до 76% [11].

Варьирование вклада пикофитопланктона с глубиной на отдельных станциях определялось отличиями в вертикальном распределении концентрации хлорофилла пикофракции и суммарного фитопланктона. В разных районах моря эти отличия были обусловлены разными причинами. В частности, на станциях 5637 и 5639 Обского разреза в придонных слоях ХЛ<sub>сум</sub> возрастал, тогда как значения ХЛ<sub>пик</sub> на этих глубинах были наименьшими в столбе воды, и вклад ПикФ снижался. Ранее показано, что увеличение ХЛ<sub>сум</sub> в придонных слоях Обского эстуария обусловлено оседанием из-за увеличения солености поверхностного слоя пресноводных диатомовых водорослей преимущественно рода *Aulacoseira* [4]. Оседание же пикоформ незначительно в силу их малого размера [22]. Иная картина выявлена на станции 5586, где отмечен заглубленный максимум суммарного хлорофилла (0.47 мг/м<sup>3</sup> на глубине 45 м). Содержание хлорофилла ПикФ



на этой глубине также было наибольшим в столбе воды. На нижней границе эвфотической зоны (глубина 55 м)  $ХЛ_{\text{сум}}$  снижался более резко, чем  $ХЛ_{\text{пик}}$ , что приводило к возрастанию вклада пикофракции с 47% (45 м) до 54% (55 м) и могло быть обусловлено лучшей приспособленностью пикоформ к низкой облученности [27, 30].

Различия в концентрации хл “а” пикофракции между станциями были достоверно связаны с изменением содержания кремния. Другие параметры среды не оказывали достоверного влияния на концентрацию хлорофилла и биомассу ПикФ. Связь между численностью пикофитопланктона и концентрацией кремния, а также отсутствие корреляции между концентрацией азота, фосфора, соленостью и численностью пикофитопланктона выявлены на трансекте через залив Баффина, Северо-Западном проливе и море Бофорта в позднелетний период [31]. Причины связи между содержанием хлорофилла в пикофракции и концентрацией кремния не ясны, поскольку в пикофитопланктоне Карского моря и Арктики в целом доминируют зеленые водоросли, тогда как диатомеи и представители других таксономических групп водорослей, клетки которых имеют внешние кремнеземные оболочки или внутренний кремнеземный скелет, присутствуют в незначительном количестве [7, 9, 21]. С другой стороны, содержание кремния рассматривают в качестве показателя степени влияния речного стока [3]. Соответственно, неодинаковая степень влияния речного стока на отдельных участках акватории проявилась в том, что различия в обилии пикофитопланктона (концентрации хл “а” пикофракции) между станциями оказались связаны с содержанием кремния.

Полученные оценки биомассы планктонных фотосинтезирующих пикоформ и их вклада в содержание хл “а” свидетельствуют о существенной роли пикофитопланктона в пелагических сообществах западной части Карского моря, тогда как в водах внешнего Обского эстуария вклад пикоформ был невысоким. То, что пространственная неоднородность вклада пикоформ определялась концентрацией кремния (показателем степени распреснения поверхностных вод), подчеркивает значимость такого последствия потепления Арктики, как увеличение речного стока. Изменение размерной структуры сообщества фитопланктона под воздействием распреснения скажется не только на продуктивности пелагиали, но и на структуре пищевых цепей и вертикальных потоках органического вещества.

**Благодарности.** Авторы благодарят Маккавеева П. Н. и Шуку С. А. за предоставленные материалы по гидрофизике и гидрохимии.

**Источник финансирования.** Работа выполнена в рамках Государственного задания МГУ имени М. В. Ломоносова, часть 2 (тема №АААА-А16-116021660052-0), экспедиционные исследования выполнены при финансовой поддержке РФФИ (проект № 18-05-60069 Арктика), обработка и анализ полученных результатов — РФФИ (проект № 19-04-00026а).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Демидов А. Б., Мошаров С. А., Маккавеев П. Н. Роль абиотических и биотических факторов в формировании первичной продукции Карского моря в осенний период // *Океанология*. 2015. Т. 55. № 4. С. 592-604.
2. Зацепин А. Г., Завьялов П. О., Кременецкий В. В. и др. Поверхностный опресненный слой в Карском море // *Океанология*. 2010. Т. 50. № 5. С. 698-708.
3. Маккавеев П. Н., Стунжас П. А., Хлебонашев П. В. О выделении вод Оби и Енисея в распресненных линзах Карского моря в 1993 и 2007 гг. // *Океанология*. 2010. Т. 50. № 5. С. 1-8.
4. 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. 785-800.
5. Суханова И. Н., Флинт М. В., Сергеева В. М., Кременецкий В. В. Фитопланктон юго-западной части Карского моря // *Океанология*. 2011. Т. 51. № 6. С. 1039-1053.
6. Суханова И. Н., Флинт М. В., Сергеева В. М. Фитопланктон поверхностной опресненной линзы Карского моря // *Океанология*. 2012. Т. 52. № 5. С. 688-699.
7. Суханова И. Н., Флинт М. В., Дружкова Е. И. и др. Фитопланктон северо-западной части Карского моря // *Океанология*. 2015. Т. 55. № 4. С. 605-619.
8. Arar E. J., Collins G. B. Method 445.0. in vitro determination of chlorophyll “a” and pheophytin “a” in marine and freshwater algae by fluorescence. Revision 1.2. Cincinnati: U.S. Environmental Protection Agency, 1997. 22 p.
9. Balzano S., Marie D., Gourvil P., Vaultot, D. Composition of the summer photosynthetic pico and nanoplankton communities in the Beaufort Sea assessed by T-RFLP and sequences of the 18S rRNA gene from flow cytometry sorted samples // *ISME J*. 2012. V. 6, 8. P. 1480-1498.
10. Belevich T. A., Ilyash L. V., Milyutina I. A. et al. Phototrophic Picoeukaryotes of Onega Bay, the White Sea: Abundance and Species Composition // *Moscow Univ. Biol. Sci. Bull.* 2017. V. 72. № 3. P. 109-114.
11. Bhavya P. S., Lee J. H., Lee H. W. et al. First in situ estimations of small phytoplankton carbon and nitrogen uptake rates in the Kara, Laptev, and East Siberian seas // *Biogeosciences*. 2018. V. 15. № 18. P. 5503-5517.
12. Blais M., Ardyna M., Gosselin M. et al. Contrasting interannual changes in phytoplankton productivity and community structure in the coastal Canadian Arctic Ocean // *Limnol. and Oceanogr.* 2017. V. 62. № 6. P. 2480-2497.

13. Booth B. C., Horner R. A. Microalgae on the Arctic Ocean Section, 1994: species abundance and biomass // Deep-Sea Res. II. 1997. V. 44. P. 1607-1622.
14. Clarke K. R., Warwick R. M. Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation. 2nd edition: PRIMER-E. Plymouth: Plymouth Marine Laboratory, 2001. 172 p.
15. Demidov A. B., Kopelevich O. V., Mosharov S. A., Sheberstov S. V., Vazyulya S. V. Modelling Kara Sea phytoplankton primary production: development and skill assessment of regional algorithms // J. Sea Res. 2017. V. 125. P. 1-17.
16. Gordeev V. V., Martin J. M., Sidorov I. S., Sidorova M. V. A reassessment of the Eurasian river input of water, sediment, major elements, and nutrients to the Arctic Ocean // Amer. J. Sci. 1996. V. 296. P. 664-691.
17. Hansen H. P., Koroleff F. Determination of nutrients // Methods of Seawater Analysis. 3d, Completely Revised and Extended Edition / Eds. Grashoff K. et al. Wiley-VCH, Weinheim, New York, Chichester, Brisbane, Singapore, Toronto, 1999. P. 149-228.
18. Li W. K. W., Carmack E. C., McLaughlin F. A. et al. Space-for-time substitution in predicting the state of picoplankton and nanoplankton in a changing Arctic Ocean // J. Geophys. Res. Oceans. 2013. V. 118. P. 5750-5759.
19. McLaughlin F. A., Carmack E. C. Deepening of the nutricline and chlorophyll maximum in the Canada Basin interior, 2003-2009 // Geophys. Res. Lett. 2010. V. 37. L24602. doi:10.1029/2010GL045459.
20. 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.
21. Metfies K., von Appen W.-J., Kiliass E. et al. Biogeography and photosynthetic biomass of arctic marine picoeukaryotes during summer of the record sea ice minimum 2012 // PLoS ONE. 2016. V. 11 (2): e0148512, doi:10.1371/journal.pone.0148512.
22. Michaels A., Knap A., Dow R. et al. Seasonal patterns of ocean biogeochemistry at the U.S. JGOFS Bermuda Atlantic Time-series study site // Deep-Sea Res. 1994. V. 41. P. 1013-1038.
23. Moreira-Turcq P. F., Martin J. M. Characterization of fine articles by flow cytometry in estuarine and coastal arctic waters // J. Sea Res. 1998. V. 39. P. 217-226.
24. Not F., Massana R., Latasa M., Marie D. et al. Late summer community composition and abundance of photosynthetic picoeukaryotes in Norwegian and Barents Seas // Limnol. Oceanogr. 2005. V. 50. P. 1677-1686.
25. Peterson B. J., McClelland J., Curry R. et al. Trajectory shifts in the Arctic and subarctic freshwater cycle // Science. 2006. V. 313. P. 1061-1066.
26. Polyak L., Alley R. B., Andrews J. T. et al. History of sea ice in the Arctic // Quatern. Sci. Rev. 2010. V. 29. P. 1757-1778.
27. Raven J. A. Small is beautiful: the picophytoplankton // Funct. Ecol. 1998. V. 12. № 4. P. 503-513.
28. Ribeiro C. G., Dominique M. D., dos Santos A. L. et al. Estimating microbial populations by flow cytometry: Comparison between instruments // Limnol. Oceanogr. Methods. 2017. V. 14. № 11. P. 750-758.
29. Stain R. Circum Arctic river discharge and its geological record // Int. J. Earth Sciences. 2000. V. 89. P. 447-449.
30. Sunda W. G., Huntsman S. A. Interrelated influence of iron, light and cell size on marine phytoplankton growth // Nature. 1997. 390. P. 389-392.
31. Tremblay G., Belzile C., Gosselin M. et al. Late summer phytoplankton distribution along a 3500 km transect in Canadian Arctic waters: strong numerical dominance by picoeukaryotes // Aquat. Microb. Ecol. 2009. V. 54. P. 55-70.
32. Verity P. G., Robertson C. Y., Tronzo C. R. et al. Relationship between cell volume and the carbon and nitrogen content of marine photosynthetic nanoplankton // Limnol. Oceanogr. 1992. V. 37. № 7. P. 1434-1446.
33. Waleron M., Waleron K., Vincent W. F., Wilmotte A. Allochthonous inputs of riverine picocyanobacteria to coastal waters in the Arctic Ocean // FEMS Microbiol. Ecol. 2007. V. 59. P. 356-365.

## PICOPHYTOPLANKTON DISTRIBUTION AT THE OB SECTION AND IN WESTERN PART OF THE KARA SEA

© 2019 T. A. Belevich<sup>1</sup>, L. V. Ilyash<sup>1</sup>, A. B. Demidov<sup>2</sup>, M. V. Flint<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Moscow State University, Moscow, Russia

<sup>2</sup> Shirshov Institute of Oceanology RAS, Moscow, Russia

\*e-mail: belevich@mail.bio.msu.ru

Received June 10, 2019

Revised version received June 15, 2019

After revision June 18, 2019

The spatial distribution of picophytoplankton abundance, biomass, chlorophyll *a* and contribution of picoalgae to total chlorophyll *a* was studied in the outer Ob estuary with an adjacent shelf and in the western part of the Kara Sea. In August-September picophytoplankton abundance and biomass varied from 0.1 to 17.3×10<sup>6</sup> cell/l and from 0.06 to 9.20 mgC/m<sup>3</sup>, respectively. Cyanobacteria dominated in plankton picofraction, its contribution to total picophytoplankton biomass did not exceed 11%. The highest contribution of picophytoplankton to the total phytoplankton abundance was observed at a lower (<11 mg/m<sup>2</sup>) chlorophyll *a* concentration in the euphotic layer. The spatial heterogeneity of picoforms contribution was determined by the silicon concentration.

**Keywords:** picophytoplankton, picoeukaryotes, picocyanobacteria, Kara Sea, Ob river, spatial distribution