

УДК 551.465

ПИКОЦИАНОБАКТЕРИИ В ЭСТУАРНОЙ ЗОНЕ РЕКИ ОБЬ И ПРИЛЕГАЮЩЕМ ШЕЛЬФЕ КАРСКОГО МОРЯ В ПОЗДНЕОСЕННИЙ ПЕРИОД: СОСТАВ, РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ РОЛЬ

© 2024 г. Т. А. Белевич¹, А. Б. Демидов², О. В. Воробьева^{1, 3},
А. А. Полухин², М. В. Флинт²

¹Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва, Россия

²Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва, Россия

³Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, Москва, Россия

*e-mail: 3438083@list.ru

Поступила в редакцию 02.08.2024 г.

После доработки 05.08.2024 г.

Принята к печати 08.08.2024 г.

Пространственное распределение численности и биомассы пикофитопланктона (ПФ), а также распределение ФЭ-богатых и ФЦ-богатых пикоцианобактерий (ПЦБ) исследовано на акватории внешнего Обского эстуария и на прилегающем шельфе Карского моря в позднеосенний период в ходе 92-го рейса НИС “Академик Мстислав Келдыш”. Дана оценка содержания хлорофилла “а” ПФ, вклада пикоформ в суммарное содержание хлорофилла, первичной продукции (ПП) фитопланктона и ПФ. Пределы колебания численности и биомассы ПФ составили $8.18\text{--}46.3 \times 10^6$ кл/л и $3.74\text{--}20.48$ мкг С/л соответственно. В пикофракции планктона преобладали ПЦБ рода *Synechococcus*, их вклад в суммарную биомассу пикоформ колебался от 81 до 94%. Численность ФЦ-богатых *Synechococcus* варьировала от 4.02 до 29.21×10^6 кл/л, обилие ФЭ богатых *Synechococcus* была достоверно ниже ($p < 0.001$) и изменялось в пределах $0.98\text{--}8.0 \times 10^6$ кл/л. Вклад пикофракции в общий хлорофилл “а” фитопланктона в среднем не превышал 11%. Величины суммарной ПП и ПП ПФ были низкими, составляя в среднем 3.99 ± 1.53 мг С/м³ и 0.77 ± 0.36 мг С/м³ в день соответственно. Вклад ПФ в суммарную ПП варьировал от 14% до 33%. Выявлены факторы, определяющие пространственное распределение ФЭ-богатых и ФЦ-богатых *Synechococcus*, а также продукционных параметров ПФ.

Ключевые слова: пикофитопланктон, пикоцианобактерии, *Synechococcus*, Карское море, Обский эстуарий, первичная продукция

DOI: 10.31857/S0030157424060074, EDN: FILLJQ

ВВЕДЕНИЕ

Пикоцианобактерии (ПЦБ, размер клеток менее 3 мкм) являются существенным компонентом пикофитопланктона (ПФ) и играют важную роль в углеродном цикле Мирового океана [34, 41]. К основным представителям ПЦБ относят одноклеточные цианобактерии родов *Prochlorococcus* и *Synechococcus*. Ареал распространения *Prochlorococcus* ограничен тропическими и субтропическими водами, в то время как *Synechococcus* встречается повсеместно, включая арктические широты [38, 39].

Представители рода *Synechococcus* обитают как в морских, так и пресноводных экосистемах и делятся по своему пигментному составу

на три типа [30, 46, 51]. К первому типу относятся штаммы *Synechococcus*, фикобилисомы которого содержат исключительно фикоцианобилин (ФЦ). Ко второму типу относятся *Synechococcus*, имеющие фикоцианобилин и фикоэритробилин (ФЦ+ФЭ), и к третьему типу относятся штаммы *Synechococcus*, содержащие ФЦ, ФЭ и фикоуробилины (ФЦ+ФЭ+ФУ). *Synechococcus* первого типа, ФЦ-богатый, имеют сине-зеленую окраску клеток и эффективно поглощают свет красного и оранжевого спектров. *Synechococcus* 2-го и 3-го типов называют ФЭ-богатым, его представители эффективно поглощают свет зеленого и синего спектра и имеют красную окраску клеток.

В арктических водах происхождение ПЦБ носит либо автохтонный [38], либо аллохтонный характер [18, 52]. Основным источником аллохтонных ПЦБ в Арктике помимо североатлантических [39] и тихоокеанских вод [18] является речной сток [52].

Карское море, являясь типичным краевым арктическим водоемом, находится под влиянием мощного пресноводного стока, объем которого превосходит 1200 км³ в год, и определяется крупными сибирскими реками Обь и Енисей [26, 44]. Средняя многолетняя величина объема пресных вод, поступающих через Обскую губу, по разным оценкам составляет 430–530 км³ [4–6, 40]. Основная часть годового стока ~80% приходится на период с мая по сентябрь [29], с октября сток речных вод существенно снижается. Южная и центральная части Обской губы в течение всего года остаются пресноводной. В северной части губы динамика вод и их свойства в весенне-летний период определяются речным стоком, а в осенние месяцы – приливными и сгонно-нагонными явлениями. Последние в 2–3 раза могут превышать по амплитуде приливные колебания [7, 10, 11, 28]. Внутрисезонная изменчивость гидрологического режима Обской губы во многом определяет пространственное распределение и состояние фитопланктона [12].

В Обском эстуарии и прилегающем районе Карского моря исследования ПЦБ ранее проводились в сентябре и были ограничены несколькими станциями в северной части губы [1, 2]. Обилие, функциональная роль мельчайших фотосинтетических прокариот, их роль в общем хлорофилле “а” (ХЛ) в период становления сезонного льда, когда обилие крупного фитопланктона невысоко, ранее не изучали. Исследования распределения ПЦБ с разным пигментным составом в морях российской Арктики и эстуариях крупных сибирских рек до настоящего времени не проводились.

Целью работы стало исследование обилия, состава и пространственного распределения планктонных ПЦБ, оценка их роли в первичной продукции фитопланктона и суммарном ХЛ в северной эстуарной части Обской губы в период становления сезонного льда.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Отбор проб и определение гидрохимических и гидрофизических параметров. Материалом для работы послужили пробы, отобранные в ходе 92-го рейса НИС “Академик Мстислав Келдыш” в октябре 2023 г. на 13-ти станциях, расположенных во внешнем эстуарии реки Обь и прилегающем шельфе (рис. 1).

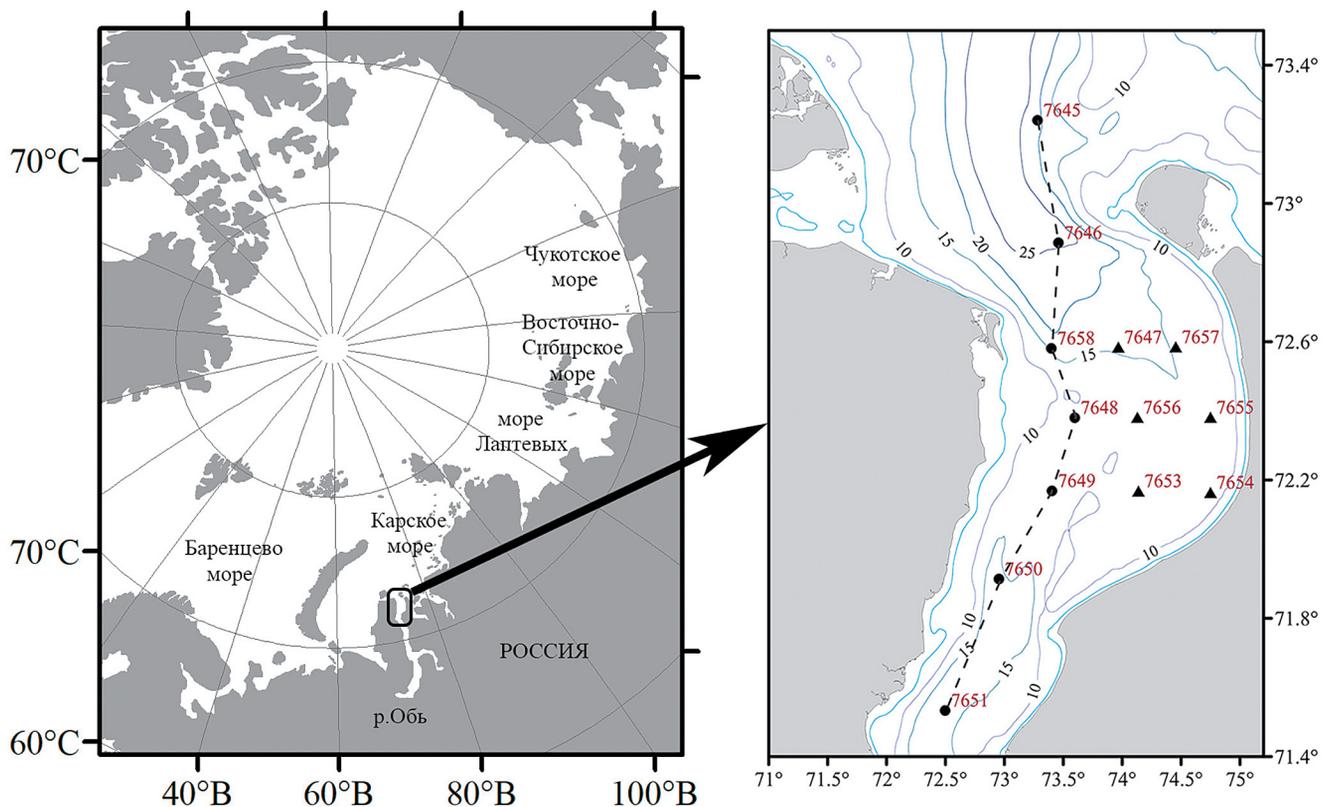


Рис. 1. Карта станций в Обском эстуарии в октябре 2023 г. ● – станции Разреза, ▲ – станции Восточной части.

Распределение температуры, солености, плотности воды и интенсивности флуоресценции хлорофилла оценивали на основании данных вертикального зондирования STD-зондом SeaBird-911 (Seabird Electronics, США), оснащенного флуориметром WET Labs. Интенсивность надводной и подводной облученности в диапазоне фотосинтетически активной радиации (ФАР) измеряли с использованием, соответственно, датчиков LI-190SA и LI-192SA (LI-COR, США). Подводная облученность определялась в режиме зондирования до дна. Данные зондирования подводной облученности были использованы для определения глубины эвфотической зоны (Z_{eu}) (1% ФАР). На станциях, выполненных в темное время суток, Z_{eu} рассчитывали с использованием региональной зависимости K_d от концентрации ХЛ на поверхности [19]. Пробы воды на станциях отбирали батометрами комплекса Carousel Water Sampler на двух горизонтах – поверхностном и 5(10) м. Всего отобрано и проанализировано 26 проб.

Концентрацию биогенных элементов – фосфатов (PO_4^{3-}), нитратов (NO_3^-), нитритов (NO_2^-), аммонийного азота (NH_4^+) и растворенного кремния ($Si(OH)_4$), определяли в соответствии с принятыми в РФ методами [9], которые соответствуют международной практике [37]. Далее по тексту все формы неорганического азота суммировали и обозначали DIN.

Определение численности и биомассы пикофитопланктона. Для оценки обилия фотосинтезирующих пикоформ (ПЦБ и эукариот) подпробы воды объемом 10 мл наливали в фильтрационную воронку, фиксировали 2% раствором глутаральдегида и осаждали на ядерные фильтры с диаметром пор 0.12 μm (ООО “РЕАТРЕК-Фильтр”, Обнинск, Россия), предварительно окрашенные суданом черным. Подсчет численности проводили с использованием люминесцентного микроскопа Leica DM1000 при увеличении $\times 100 \times 10 \times 1.3$ при освещении синим (возбуждающий фильтр 450–480 нм, барьерный фильтр 550 нм) и зеленым (возбуждающий фильтр 510–550 нм, барьерный фильтр 590 нм) светом. При освещении синим светом ФЭ-богатые клетки *Synechococcus* светятся оранжевым, автофлуоресценция ФЦ-богатых клеток не видна, а пикоэукариоты светятся красным. При освещении зеленым светом ФЭ-богатые клетки светятся ярко оранжевым, в то время как ФЦ-богатые излучают темно-красный свет, пикоэукариоты практически не видны. Для расчета биомассы содержание углерода в клетках цианобактерий принимали

равным 470 фг С/кл [50], а в клетках пикоэукариот определяли по клеточным объемам ($W_{кл}$) с использованием зависимости $lgC = 0.941lgW - 0.60$ [22]. Объем клеток пикоэукариот рассчитывали, исходя из объема соответствующих стереометрических фигур [50]. Значения численности и биомассы рассчитаны в среднем для слоя 0–10 м.

Определение содержания хлорофилла “а”. При определении концентрации суммарного хлорофилла “а” ($XL_{сум}$) пробы воды объемом 0.25–0.5 л фильтровали через фильтры GF/F. Для определения концентрации ХЛ пикофракции ($XL_{пико}$) пробы воды объемом 1 л последовательно пропускали через ядерные фильтры с размером пор 3 μm (Reatrac, Россия) и стекловолоконистые фильтры GF/F под вакуумом не более 0.1 атм. Концентрацию $XL_{сум}$ вычисляли как сумму $XL_{пико}$ и фракции более 3 μm , определенных флуориметрически в ацетоновом экстракте [14], используя флуориметр Trilogy Turner Designs (США).

Определение первичной продукции (ПП). ПП измерялась при помощи радиоуглеродной модификации метода светлых и темных склянок [45]. Для удаления загрязнений склянки предварительно обрабатывались 1N HCl. Пробы воды объемом 250 мл помещались под нейтральные светофильтры с пропусканием, соответствующим облученности на глубине отбора. После добавления меченого по углероду гидрокарбоната натрия ($NaH^{14}CO_3$) активностью 0.05 μCi на 1 мл пробы воды с поверхности объемом 250 мл экспонировали в течение светового дня (с восхода до заката) в палубном инкубаторе при естественном освещении. Температура воды в инкубаторе в течение экспозиции поддерживалась близкой к температуре поверхностного слоя моря (T_0) во время отбора проб. После экспозиции пробы были последовательно профильтрованы через ядерные фильтры 3 μm и мембранные фильтры из нитроцеллюлозы фирмы “Sartorius” с размером пор 0.45 μm . В этом случае вакуум не более 0.1 атм применялся только на последней стадии фильтрации. Далее пробы промывали фильтрованной морской водой, высушивали при комнатной температуре в течение приблизительно 3–4 часов и помещали в сцинтилляционный флакон. После добавления 10 мл сцинтилляционного коктейля “Optiphase HiSafe III” (PerkinElmer, США) счет активности фильтров проводили через 6 часов на сцинтилляционном радиометре “Triathler” (Hidex, Финляндия).

По данным биомассы, продукции и концентрации ХЛ были рассчитаны ассимиляционная активность ПФ и крупноразмерной

фракции фитопланктона ($AЧ_{\text{пико}}$ и $AЧ_{>3 \mu\text{м}}$, мг С/мг ХЛ в час), а также удельная скорость роста ПФ ($\mu_{\text{пико}} = \ln(1 + (\text{ПП}_{\text{пико}}/V_{\text{пико}}))$, день⁻¹, где $\text{ПП}_{\text{пико}}$ – первичная продукция пикофитопланктона, мг С/м³ в день, $V_{\text{пико}}$ – биомасса пикофитопланктона мг С/м³) в поверхностном слое Обского эстуария.

Статистический анализ. Для выявления факторов среды, оказывающих влияние на продукционные параметры ПЦБ и данные по обилию разных групп ПФ, был использован коэффициент корреляции Спирмена (R). Достоверность различий средних значений численности ПЦБ оценивали по критерию Манна-Уитни. Статистический анализ был проведен с использованием программы PAST V.3.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Характеристика района исследования. Все исследованные станции были разделены нами на две группы. В первую группу вошли семь станций (7645, 7646, 7658, 7648, 7649, 7650, 7651), расположенные вдоль оси эстуария на продольном разрезе, протяженность которого с севера на юг составила около 200 км (рис. 1, Разрез). Вторая группа из шести станций (7653, 7654, 7655, 7656, 7647, 7657) охватывала центральную и восточную часть эстуария (Восточная часть).

Гидрофизические условия в исследуемом районе подробно описаны в работе Сухановой с соавторами [13]. На Разрезе температура верхнего слоя воды плавно увеличивалась от 2.1°C до 4.4°C, а соленость снижалась с 15.8 до 5.3 по направлению с севера на юг. В Восточной части температура в верхнем 10-ти метровом слое практически не менялась, варьируя с 1.9°C до 2.2°C, соленость колебалась от 10.7 до 15.3 (табл. 1).

На Разрезе средние значения концентраций минеральных форм азота, фосфора и кремния в верхнем 10-ти метровом слое варьировали от 5.10 до 7.57 $\mu\text{М/л}$, от 0.97 до 1.28 $\mu\text{М/л}$ и от 44.42 до 60.74 $\mu\text{М/л}$ соответственно. Содержание азота и кремния снижалось в 1.4–1.6 раз по мере продвижения с юга на север в сторону моря. В Восточной части эстуария средняя концентрация общего азота составила 6.3 $\mu\text{М/л}$, фосфатов – 1.1 $\mu\text{М/л}$, растворенного кремния – 54.5 $\mu\text{М/л}$ (табл. 1).

Продолжительность светового дня в период с 11 по 13 октября изменялась от 8.3 до 8.8 часов. Глубина эвфотического слоя колебалась от 1.9 м до 3 м (табл. 1) с минимальным значением на самой мелководной станции 7649.

Таблица 1. Глубина станций (H , м), глубина эвфотического слоя (Z_{eu} 1%, м), температура (T_0 , °C) и соленость (S_0 , епс) в поверхностном слое, концентрации общего минерального азота (DIN, $\mu\text{М/л}$), фосфатов (PO_4^{3-} , $\mu\text{М/л}$) и растворенного кремния (Si(OH)_4 , $\mu\text{М/л}$) в верхнем 10-ти метровом слое Обского эстуария

Станция	H	Z_{eu}	Поверхность		Слой 0–10 м		
			T_0	S_0	DIN	PO_4^{3-}	Si(OH)_4
Разрез							
7645	24	2.3	2.1	15.8	5.10	0.97	44.42
7646	27	2.3	2.5	14.3	5.11	1.07	46.34
7658	18	2.3	2.8	8.9	7.04	1.22	53.13
7648	14	2.3	2.9	11.5	5.84	1.22	58.49
7649	12	1.9	3.5	7.1	5.58	1.28	60.62
7650	18	2.2	3.9	6.6	7.56	1.14	60.74
7651	21	2.3	4.4	5.3	7.57	1.13	60.13
Восточная часть							
7647	17	2.3	2.2	12.7	6.03	0.94	50.44
7653	14	2.3	2.3	10.8	6.60	1.14	57.65
7654	12	2.3	2.1	12.8	5.88	1.14	58.14
7655	13	2.3	1.9	14	7.74	1.07	53.71
7656	13	2.6	2.2	12.7	5.62	1.20	57.18
7657	16	3.0	1.9	15.1	5.79	1.08	49.99

Обилие и пространственное распределение пикофитопланктона. Параметры обилия пикофитопланктона существенно варьировали на исследуемой акватории. На Разрезе численность и биомасса ПФ изменялись от 8.18 до 24.15×10^6 кл/л и от 3.74 до 12.42 мкг С/л соответственно. Минимальные значения обоих параметров были приурочены к самой северной станции 7645, максимальные выявлены на станции 7649, расположенной непосредственно над баром в центральной части Разреза (табл. 2). В Восточной части численность изменялась в пределах $15.51–46.30 \times 10^6$ кл/л, биомасса варьировала от 7.86 до 20.48 мкг С/л. В целом средние значения обилия ПФ в Восточной части были выше, чем на Разрезе, однако различие было не достоверно ($p > 0.01$).

Концентрации $\text{ХЛ}_{\text{сум}}$ и $\text{ХЛ}_{\text{пико}}$ в слое 0–10 м были низкими и изменялись в пределах 0.43–0.88 мкг/л и от 0.03 до 0.08 мкг/л соответственно (табл. 2). Вклад пикофракции в общий хлорофилл “а” фитопланктона в среднем не превышал 11% по всему исследованному району Обской губы.

Таблица 2. Общая численность (N_{tot} , $\times 10^6$ кл/л) и биомасса ПФ (V_{tot} мкг С/л), численность ($N_{\text{циан}}$, $\times 10^6$ кл/л) и биомасса ПЦБ ($V_{\text{циан}}$ мкг С/л), общая концентрация хлорофилла “а” фитопланктона ($XL_{\text{сум}}$ мкг/л) и концентрация хлорофилла “а” пикофракции ($XL_{\text{пико}}$ мкг/л)

Станция	N_{tot}	$N_{\text{циан}}$	V_{tot}	$V_{\text{циан}}$	$XL_{\text{сум}}$	$XL_{\text{пико}}$
Разрез						
7645	8.18	6.85	3.74	3.22	0.48	0.06
7646	18.06	16.38	8.51	7.7	0.49	0.07
7658	12.44	11.70	5.92	5.49	0.51	0.05
7648	18.77	16.97	9.45	7.97	0.56	0.07
7649	24.15	21.78	12.42	10.23	0.65	0.04
7650	21.34	20.07	10.07	9.43	0.88	0.08
7651	11.68	11.06	5.55	5.2	0.69	0.07
Восточная часть						
7647	29.35	25.99	13.7	12.22	0.43	0.06
7656	30.32	26.43	15.36	12.42	0.46	0.05
7653	46.30	37.21	20.48	17.49	0.66	0.06
7657	16.68	15.39	7.94	7.23	0.65	0.08
7655	29.21	26.09	15	12.26	0.45	0.05
7654	15.51	13.41	7.86	6.3	0.33	0.03

ПФ был представлен эукариотными водорослями и цианобактериями, последние доминировали как по численности, так и по биомассе. Вклад одноклеточных цианобактерий в суммарную биомассу ПФ колебался от 81 до 94%.

Обилие и пространственное распределение ФЦ-богатых и ФЭ-богатых ПЦБ. Цианобактерии были представлены ФЦ-богатыми и ФЭ-богатыми представителями рода *Synechococcus*. Чис-

ленность ФЦ-богатых ПЦБ в Обском эстуарии варьировала от 4.02 до 29.21 $\times 10^6$ кл/л, обилие ФЭ богатых ПЦБ была достоверно ниже ($p < 0.001$) и изменялось в пределах 0.98–8.0 $\times 10^6$ кл/л (рис. 2). Вклад ФЦ-богатых *Synechococcus* в суммарную численность ПЦБ колебался от 59% до 91%, составляя в среднем 78%.

На Разрезе в направлении от р. Обь в сторону Карского моря вклад ФЭ-богатых *Synechococcus* увеличивается с 9% до 41%, в то время как доля ФЦ-богатых ПЦБ снижается (рис. 2а). В Восточной части вклад ФЭ-богатых ПЦБ составляет в среднем 24%, незначительно увеличиваясь до 26% у восточного берега Обского эстуария (станции 7654 и 7655) (рис. 2б).

Продукционные параметры ПФ. Небольшая глубина эвфотического слоя (до 3 м), низкая надводная освещенность (0.72–2.30 моль квантов/м² в день) и короткая продолжительность светового дня (<9 часов) в позднесенний период определили измерение ПП только в поверхностном слое. Абсолютные значения продукционных характеристик ПФ и крупноразмерной фракции фитопланктона (>3 μm) представлены в табл. 3. Величины суммарной ПП ($ПП_{\text{сум}}$) и $ПП_{\text{пико}}$ были экстремально низкими, их значения не превышали 6.38 и 1.43 мг С/м³ в день, составляя в среднем 3.99 ± 1.53 мг С/м³ и 0.77 ± 0.36 мг С/м³ в день соответственно. Вклад ПФ в суммарную ПП варьировал от 14% до 33%. Пространственная изменчивость продукции ПФ на Разрезе характеризовалась уменьшением ее величины от мористых станций в сторону устья (табл. 2). Исключение составила станция 7658, где значения $ПП_{\text{пико}}$ и крупного фитопланктона были самыми низкими на всей исследуемой акватории.

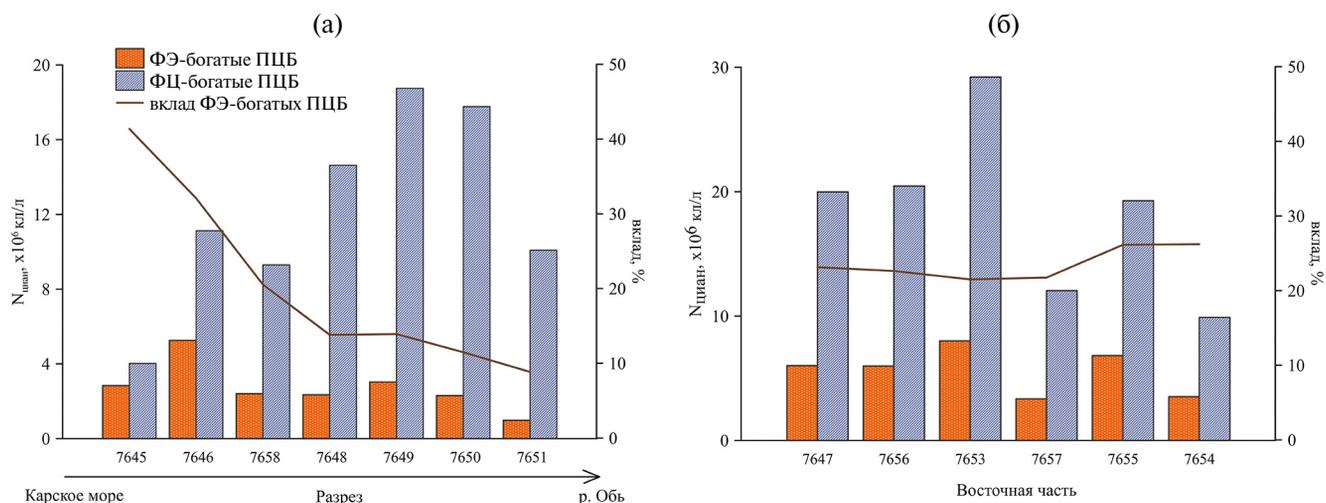


Рис. 2. Динамика численности ($N_{\text{циан}}$, $\times 10^6$ кл/л) ФЭ-богатых и ФЦ-богатых ПЦБ и вклада ФЭ-богатых ПЦБ на Разрезе (а) и в Восточной части (б) Обского эстуария.

Таблица 3. Величины поверхностной облученности в диапазоне ФАР ($E_{пов}$, моль квантов/м² в день), суммарной ПП фитопланктона (ПП_{сум}, мг С/м³ в день), ПП ПФ (ПП_{пико}, мг С/м³ в день), вклада ПП ПФ в ПП_{сум} (%ПП_{пико}), ассимиляционное число крупноразмерной фракции фитопланктона и ПФ ($AЧ_{>3\mu m}$ и $AЧ_{пико}$, мг С/мг ХЛ в час), удельная скорость роста ПФ ($\mu_{пико}$, день⁻¹) в Обском эстуарии в октябре 2023 г.

Станция	$E_{пов}$	ПП _{сум}	ПП _{пико}	%ПП _{пико}	$AЧ_{>3\mu m}$	$AЧ_{пико}$	$\mu_{пико}$
Разрез							
7645	2.30	6.16	1.01	16	0.97	1.86	0.26
7646	2.30	4.25	1.18	28	0.57	2.07	0.09
7658	0.72	1.58	0.23	15	0.25	0.34	0.06
7648	2.30	5.56	1.43	26	0.67	1.88	0.21
7649	1.34	3.69	0.39	11	0.52	0.81	0.03
7650	1.34	6.38	0.78	12	0.66	0.81	0.07
7651	1.34	3.29	0.61	19	0.52	0.83	0.13
Восточная часть							
7653	1.34	5.37	1.15	21	0.58	1.46	0.04
7654	1.34	3.23	0.76	24	0.45	1.53	0.05
7655	0.72	2.41	0.79	33	0.36	1.51	0.02
7656	0.72	2.70	0.45	17	0.44	0.81	0.02
7657	0.72	2.63	0.38	14	0.49	0.45	0.03
7647	2.30	4.62	0.85	18	0.91	1.26	0.19

Среднее значения $AЧ$ крупноразмерной фракции фитопланктона составило 0.57 ± 0.21 мг С/мг ХЛ в час и было в два раза ниже $AЧ_{пико}$ – 1.2 ± 0.56 мг С/мг ХЛ в час ($p > 0.001$). Максимальные значения $AЧ_{пико}$ были выявлены на северных морских станциях Разреза (табл. 2). Удельная скорость роста ПФ ($\mu_{пико}$) была низкая и в среднем составляла 0.1 ± 0.07 делений в сутки. Наибольшая $\mu_{пико}$ (0.26 д^{-1}) отмечена на самой северной станции 7645.

Связь с факторами среды. Результаты корреляционного анализа выявили достоверную прямую зависимость ФЭ-богатых *Synechococcus* от солености ($R = 0.51, p < 0.05$) и обратную связь с температурой ($R = -0.60, p < 0.01$). Численность ФЦ-богатых *Synechococcus* обратно зависела от величины поверхностной облученности ($R = -0.60, p < 0.02$). Также величина поверхностной облученности прямо влияла на все продукционные параметры – ПП_{сум}, ПП_{пико}, $AЧ_{>3\mu m}$, $AЧ_{пико}$, $\mu_{пико}$ ($R = 0.68-0.81, p < 0.0001-0.001$). Выявлена прямая зависимость концентрации ХЛ_{сум} от содержания растворенного кремния ($R = 0.67, p < 0.001$)

и обратная связь с соленостью ($R = -0.61, p < 0.01$). Связь ХЛ_{пико} с ПП_{пико} ($R = 0.41$) и $V_{пико}$ ($R = 0.30$), оказалась недостоверной.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Проведенные в октябре 2023 г. исследования в эстуарной области реки Обь охватили период, предшествующий становлению сезонного льда. Район исследования характеризовался относительно равными гидрохимическими условиями, содержание нитратов, фосфатов и кремния в верхнем 10-метровом слое было выше лимитирующего уровня концентраций, который при низкой температуре составляет ~1 мМ/л для нитратов, 0.5 мМ/л для фосфатов и 2 мМ/л для кремния [23, 25, 48].

Низкие концентрации суммарного хлорофилла, которые были более чем в два раза ниже данных, полученных в сентябре 2007 и 2017 г в Обском эстуарии, свидетельствуют о периоде окончания вегетационного сезона [1, 8]. В то же время содержание ХЛ_{пико} соответствовало такому, выявленному в сентябре 2017 (0.06 мкг/л) [1]. Таким образом, вклад ПФ в ХЛ_{сум} в октябре увеличивается почти в 2 раза по сравнению с более ранним периодом за счет снижения обилия крупного фитопланктона. В состав крупноразмерного фитопланктона эстуария в октябре входили морские диатомовые водоросли *Fragilariopsis cylindrus* и *Skeletonema costatum*, а также мелкие жгутиковые формы с размером клеток 5–7 мкм [13]. Численность и биомасса были низкими и колебались от 22×10^3 до 75×10^3 кл/л и от 7.3 до 19.0 мкг/л. Учитывая, что биомасса фитопланктона в единицах углерода составляет в среднем 10% от биомассы в единицах сырого веса [42], можно оценить роль ПФ в целом и ПЦБ в частности в общей углеродной биомассе фитопланктона: вклад ПФ варьировал от 65 до 95%, одноклеточных цианобактерий – от 56 до 83% от общей биомассы фитопланктона.

Все продукционные параметры как крупноклеточного фитопланктона, так и пикофитопланктона были низкими. Средняя величина поверхностной ПП_{сум} в октябре была в 6 раз ниже таковой, выявленной в Обском эстуарии во второй половине сентября 2007 г при аналогичных уровнях температуры, солености и глубины эвфотической зоны (24.6 мг С/м^3) [8]. Продукция пикофитопланктона была почти в 5 раз меньше значений, выявленных для поверхностного слоя Карского моря и более чем в 20 раз ниже величин, измеренных в области влияния речного стока

в морях Карском и Лаптевых в сентябре 2017 г. (3.57 мг С/м^3 в день) [21]. К числу факторов, лимитирующих продукционную активность фитопланктона помимо вышеперечисленных температуры, солености и глубины эвфотической зоны, относят также концентрацию биогенных элементов и уровень ФАР. В отсутствие недостатка биогенов именно ФАР становится основным фактором, определяющим уровень ПП, что подтверждается результатами корреляционного анализа. Продукционные параметры обеих размерных групп фитопланктона прямо зависели от освещенности, что соответствует ранее проведенному анализу влияния абиотических факторов на величины первичной продукции Карского моря, в котором показано, что во второй половине сентября и начале октября именно уровень ФАР становится определяющим в ее лимитировании [20].

Более высокая ассимиляционная активность ПФ по сравнению с АЧ крупного фитопланктона соответствует результатам, ранее полученным в поверхностном слое Карского моря в августе-сентябре 2017 г [21]. Выявленная разница в интенсивности фотосинтеза крупных водорослей и пикофракции планктона скорее всего определяется более высоким отношением площади поверхности к объему у клеток пиководорослей [24].

Полученный низкий вклад ПФ в суммарный хлорофилл "а" (11%) плохо согласуется с расчетной долей пиководорослей в суммарной биомассе (65–95%) и вкладом в ПП (20%). Также в наших исследованиях мы не выявили достоверной связи $\text{ХЛ}_{\text{пико}}$ с $\text{ПП}_{\text{пико}}$ и $\text{В}_{\text{пико}}$. Это может быть связано с методическими трудностями фракционной фильтрации. Несмотря на сезонное падение объема речного стока в позднесенний период речные воды несут большое количество взвеси, которая адсорбирует клетки пикофитопланктона, образуя конгломераты размер, которых превышает 3 мкм . Таким образом, при фракционировании для определения концентрации ХЛ и ПП может происходить недоучет фракции ПФ и завышение оценок этих параметров для более крупной фракции фитопланктона.

ПЦБ доминировали как по численности, так и по биомассе в ПФ Обского эстуария. В составе сообществ одноклеточных цианобактерий выявлены два типа *Synechococcus*, различающиеся по пигментному составу. Сосуществование ФЭ-богатых и ФЦ-богатых цианобактерий встречается как в пресноводных, так и морских прибрежных экосистемах [33, 46]. ФЦ-богатые *Synechococ-*

cus вносили основной вклад в численность ПЦБ в мутных поверхностных водах, подверженных влиянию речного стока. Низкая прозрачность таких вод и более интенсивное поглощение света взвешенным и растворенным органическим веществом в коротковолновой части спектра создают условия, когда уже в подповерхностном слое водоросли существуют при доминирующем красном излучении [31, 32, 49, 54]. В целом в направлении река-море обилие цианобактерий падает за счет снижения численности ФЦ-богатых *Synechococcus*, в то же время численность ФЭ-богатых *Synechococcus* немного увеличивается. Постепенное снижение мутности речных вод, выходящих в море, способствует увеличению проникновения света зеленого и сине-зеленого спектра, что способствует развитию ФЭ-богатых штаммов *Synechococcus* [43, 53].

Тенденция к снижению численности и биомассы цианобактерий с увеличением солености ранее была выявлена в районе влияния вод реки Лена и восточной прибрежной части моря Лаптевых, а также в эстуарии реки Хатанга и западной части шельфа моря Лаптевых [3, 35]. Полученная картина пространственного распределения говорит о том, что в составе ФЦ-богатых *Synechococcus* присутствовали как морские формы, устойчивые к высоким уровням солености, так и пресноводные формы с нешироким диапазоном толерантности к солености. В то же время положительная корреляция обилия ФЭ-богатых штаммов *Synechococcus* с соленостью и отрицательная с температурой говорит о том, что скорее всего они были представлены морскими формами. Отдельные генотипы *Synechococcus* имеют выраженные различия в экологических нишах. Так в Чесапикском заливе выявлено более семи генотипов *Synechococcus*, два из которых преобладают в пикофитопланктоне верхней и средней части эстуария и способны выдерживать значительные колебания солености [17]. Толерантные к солености представители *Synechococcus* ранее были выявлены в эстуариях крупных сибирских рек Хатанги, Индигирки и Колымы, и на прилегающем шельфе морей Лаптевых и Восточно-Сибирского [16]. Часть выявленных филоотипов *Synechococcus* были общими для всех трех рек и можно предположить, что они также населяют Обский эстуарий и прилегающий район Карского моря.

Несмотря на снижение численности ПЦБ на градиенте река-море, Обские воды служат источником поступления цианобактерий в Карское море — их регулярное присутствие регистрируется в поверхностном опресненной слое вплоть до

северо-западной оконечности архипелага Новая Земля [3].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В позднесенний период в Обском эстуарии одноклеточные цианобактерии вносят существенный вклад в общую биомассу фитопланктона и играют основную роль в биомассе пикофитопланктона. Их роль в производстве первичной продукции в этот период относительно не высока (~20%), однако стабильная величина концентрации хлорофилла пикофракции в течение всего осеннего сезона на фоне снижения этого параметра у крупноразмерного фитопланктона делает ПЦБ значимым компонентом трофической сети [36]. За счет цианобактерий представители микрозоопланктона могут вести вполне “сытое” существование в низкопродуктивный сезон [27]. В представленной работе впервые дана характеристика сообществ ПЦБ Обской губы по пигментному составу, благодаря которому цианобактерии рода *Synechococcus* приспособились существовать в широком диапазоне световых условий, являясь постоянной частью пикофракции планктона. Даже в сезон низкого речного стока Обские воды служат источником поступления цианобактерий в Карское море.

Финансирование работы. Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (грант № 24-24-00022).

Соблюдение этических стандартов. В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

Конфликт интересов. Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Белевич Т.А., Ильяхи Л.В., Демидов А.Б. и др. Распределение пикофитопланктона на Обском разрезе и в западной части Карского моря // *Океанология*. 2019а. Т. 59. № 6. С. 964–973.
2. Белевич Т.А., Ильяхи Л.В., Чульцова А.Л., Флинт М.В. Пространственное распределение планктонных пикоцианобактерий на шельфе Карского моря, моря Лаптевых и Восточно-Сибирского моря // *Вестник Московского университета. Серия 16: Биология*. 2019б. Т. 74. № 4. С. 247–253.
3. Белевич Т.А., Милютин И.А., Троицкий А.В. и др. Пикофитопланктон залива Благополучия (архипелаг Новая Земля) и прилегающего района Карского моря // *Океанология*. 2020. Т. 60. № 4. С. 545–555.
4. Иванов В.В. Водный баланс и водные ресурсы суши Арктики // *Тр. ААНИИ*. 1976. Т. 323. С. 4–24.
5. Иванов В.В. Гидрологический режим низовьев и устьев рек Западной Сибири и проблема оценки его изменений под влиянием территориального перераспределения водных ресурсов // *Проблемы Арктики и Антарктики*. 1980. Вып. 55. С. 20–43.
6. Иванов В.В., Осипова И.В. Сток Обских вод в море и его многолетняя изменчивость // *Тр. ААНИИ*. 1972. Т. 297. С. 86–91.
7. Лапин С.А. Особенности формирования пресноводного стока в эстуарных системах Оби и Енисея // *Труды ВНИРО*. 2017. Т. 166. С. 139–150.
8. Мошаров С.А. Распределение первичной продукции и хлорофилла “а” в Карском море в сентябре 2017 г. // *Океанология*. 2010. Т. 50. № 6. С. 933–941.
9. Современные методы гидрохимических исследований океана / Ред. Бордовский О.К., Иваненков В.Н. М.: ИО РАН, 1992. 200 с.
10. Становой В.В. Влияние приливных явлений на изменчивость термохалинной структуры в северной части Обской губы // *Тр. ААНИИ*. 1984. Т. 394. С. 19–22.
11. Становой В.В. Приливные явления в Обской губе // *Изучение природных условий низовьев и устьев рек арктической зоны для гидрометеорологического обеспечения народного хозяйства*. Л.: Гидрометиздат, 1985. Т. 2. С. 21–23.
12. Суханова И.А., Флинт М.В., Сахарова Е.Г. и др. Фитоценозы Обского эстуария и Карского шельфа в поздневесенний сезон // *Океанология*. 2018. Т. 58. № 6. С. 882–898.
13. Суханова И.А., Флинт М.В., Федоров А.В. и др. Фитопланктон Обского эстуария (Карское море) в предзимний период // *Океанология*. 2024. Т. 64. С. 561–569.
14. 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.
15. Belevich T.A., Demidov A.B., Makkaveev P.N. et al. Picophytoplankton distribution along Khatanga Bay-shelf-continental slope environment gradients in the western Laptev Sea // *Heliyon*. 2021. V. 7. № 2. P. 1–9.
16. Belevich, T.A., Milyutina, I.A., Troitsky, A.V. Picocyanobacteria in Estuaries of Three Siberian Rivers and Adjacent Shelves of Russian Arctic Seas: Genetic Diversity and Distribution // *Diversity*. 2023. 15. 1049.
17. Chen F., Wang K., Kan J. et al. Diverse and unique picocyanobacteria in Chesapeake Bay, revealed by 16S-23S rRNA internal transcribed spacer sequences // *Appl. Environ. Microbiol.* 2006. 72. P. 2239–2243.
18. Cottrell M.T., Kirchman D.L. Photoheterotrophic microbes in the arctic ocean in summer and winter // *Appl. Environ. Microbiol.* 2009. V. 75. N15. P. 4958–4966.
19. Demidov A.B., Kopelevich O.V., Mosharov S.A. et al. Modelling Kara Sea phytoplankton primary production: development and skill assessment of regional algorithms // *J. Sea Res.* 2017. V. 125. P. 1–17.

20. Demidov A.B., Mosharov S.A., Makkaveev P.N. Patterns of the Kara Sea primary production in autumn: Biotic and abiotic forcing of subsurface layer // *J. Mar. Sys.* 2014. V. 132. P. 130–149.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.jmarsys.2014.01.014>
21. Demidov A.B., Sukhanova I.N., Belevich T.A. et al. Size-fractionated surface phytoplankton in the Kara and Laptev seas: environmental control and spatial variability // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2021. V. 664. P. 59–77.
22. DuRand M.D., Olson R.J., Chisholm S.W. Phytoplankton population dynamics at the Bermuda Atlantic timeseries station in the Sargasso Sea // *Deep-Sea Research II.* 2001. V. 48. P. 1983–2003.
23. Egge J.K., Aksnes D.L. Silicate as regulating nutrient in phytoplankton competition // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1992. V. 83. P. 281–289.
24. Finkel Z.V., Beardall J., Flynn K.J. et al. Phytoplankton in a changing world: cell size and elemental stoichiometry // *J. Plankton Res.* 2010. 32. P. 119–137.
25. Fisher T.R., Peele E.R., Ammerman J.W. et al. Nutrient limitation of phytoplankton in Chesapeake Bay // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1992. V. 82. P. 51–63.
26. Gordeev V.V., Martin J.M., Sidorov I.S. et al. 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.
27. Hagstrom A., Azam F., Andersson A. et al. Microbial loop in an oligotrophic pelagic marine ecosystem: possible roles of cyanobacteria and nanoflagellates in the organic fluxes // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1988. 49. P. 171–178.
28. Harms I.H., Hubner U., Backhaus J.O. et al. Salt intrusions in Siberian river estuaries: Observations and model experiments in Ob and Yenisei // *Proc. Mar. Sci.* 2003. V. 6. P. 27–46.
29. Harms I.N., Karcher M.J. Modelling the seasonal variability of circulation and hydrography in the Kara Sea // *J. Geophys. Res.* 1999. V. 104. № (C6). P. 13431–13448.
30. Haverkamp T., Acinas S.G., Doeleman M. et al. Diversity and phylogeny of Baltic Sea picocyanobacteria inferred from their ITS and phycobiliprotein operons // *Environ. Microbiol.* 2008. 10. P. 174–188.
31. Jiang T., Chai C., Wang J. et al. Temporal and spatial variations of abundance of phycocyanin- and phycoerythrin-rich *Synechococcus* in Pearl River Estuary and adjacent coastal area // *J. Ocean Univ. China.* 2016. V. 15. P. 897–904.
32. Kirk J.T.O. Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. 3rd edition. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2011. 649 p.
33. Li S., Dong Y., Sun X. et al. Seasonal and spatial variations of *Synechococcus* in abundance, pigment types, and genetic diversity in a temperate semi-enclosed bay // *Front. Microbiol.* 2024. 14. 1322548.
34. Li W.K.W. Primary production of prochlorophytes, cyanobacteria, and eucaryotic ultraphytoplankton: measurements from flow cytometric sorting // *Limnol. Oceanogr.* 1994. V. 39. № 1. P. 169–175.
35. Moreira-Turcq P.F., Martin J.M. Characterisation of fine particles by flow cytometry in estuarine and coastal Arctic waters // *J. of Sea Research.* 1998. 39. P. 217–226.
36. Novotny A., Serandour B., Kortsch S. et al. DNA metabarcoding highlights cyanobacteria as the main source of primary production in a pelagic food web model // *Sci. Adv.* 2023. 9. eadg1096.
37. Parsons T.R. A manual of chemical & biological methods for seawater analysis. Elsevier, 2013.
38. Partensky F., Blanchot J., Vaillot D. Differential distribution and ecology of *Prochlorococcus* and *Synechococcus* in oceanic waters: a review // *Bull. Inst. Oceanogr. Monaco.* 1999. 19. P. 457–476.
39. Paulsen M.L., Doré H., Garczarek L. et al. *Synechococcus* in the Atlantic gateway to the Arctic Ocean // *Front. Mar. Sci.* 2016. Vol. 3. 191
40. Peterson B.J., Holmes R.M., McClelland J.W. et al. Increasing River Discharge to the Arctic Ocean // *Science.* 2002. 298. 2171.
41. Platt T., Rao D.V.S., Irwin B. Photosynthesis of picoplankton in the oligotrophic ocean // *Nature.* 1983. 301. P. 702–704.
42. Sakshaug E., Slagstad D. Light and productivity of phytoplankton in polar marine ecosystems: a physiological review // *Polar Res.* 1991. 10. 1. P. 69–87.
43. Six C., Thomas J.-C., Garczarek L. et al. Diversity and evolution of phycobilisomes in marine *Synechococcus* spp.: a comparative genomics study // *Genome Biol.* 2007. V. 8. № 12. Art. ID R259.
<https://doi.org/10.1186/gb-2007-8-12-r259>
44. Stain R. Circum Arctic river discharge and its geological record // *Int. J. Earth Sciences.* 2000. V. 89. P. 447–449.
45. 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.
46. Stomp M., Huisman J., Vöröš L. et al. Colourful coexistence of red and green picocyanobacteria in lakes and seas // *Ecology Letters.* 2007. 10. P. 290–298.
47. Stomp M., Huisman J., de Jongh F. et al. Adaptive divergence in pigment composition promotes phytoplankton biodiversity // *Nature.* 2004. 432. P. 104–107.
48. Tremblay J.É., Michel C., Hobson K.A. et al. Bloom dynamics in early-opening water of the Arctic Ocean // *Limnol. Oceanogr.* 2006. 51. P. 900–912.
49. Uysal Z. Pigments, size and distribution of *Synechococcus* spp. in the Black Sea // *J. Mar. Syst.* 2000. V. 24. № 3–4. P. 313–326.
50. 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. 37. P. 1434–1446.
51. Voros L., Callieri C., Balogh K.V. et al. Freshwater picocyanobacteria along a trophic gradient and light quality range // *Hydrobiologia.* 1998. 370. P. 117–125.

52. Waleron M., Waleron K., Vincent W.F. et al. Allochthonous inputs of riverine picocyanobacteria to coastal waters in the Arctic Ocean // FEMS Microbiol. Ecol. 2007. Vol. 59. N2. P. 356–365.
53. Waterbury J.B., Watson F.W., Valois F.W. et al. Biological and ecological characterization of the marine unicellular cyanobacterium *Synechococcus*. In T. Platt and W.K.W. Li (ed.) / Photosynthetic Picoplankton. Ottawa: Can. Dep. Fish. Oceans. 1986. P. 71–120.
54. Xia X., Guo W., Tan S., Liu H. *Synechococcus* assemblages across the salinity gradient in a salt wedge estuary // Front. Microbiol. 2017. V. 8. Art. ID1254.

PICOCYANOBACTERIA IN THE OB ESTUARY AND THE ADJACENT KARA SEA SHELF IN LATE AUTUMN SEASON: COMPOSITION, DISTRIBUTION AND FUNCTIONAL ROLE.

T. A. Belevich¹, A. B. Demidov², O. V. Vorob'eva^{1,3}, A. A. Polukhin², M. V. Flint²

¹ Moscow State University, Moscow, Russia

² Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Science, Moscow, Russia

³ Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow, Russia

* e-mail: 3438083@list.ru

The spatial distribution of picophytoplankton (Pico) abundance and biomass, as well as the distribution of PE-rich and PC-rich picocyanobacteria (PCB), was investigated in the waters of the outer Ob estuary and the adjacent shelf of the Kara Sea in late autumn during the 92nd cruise of the R/V "Akademik Mstislav Keldysh". The Pico chlorophyll "a" and its contribution to total chlorophyll "a", total phytoplankton primary production (PP) and Pico PP were estimated. Pico abundance and biomass varied from 8.18 to 46.3 × 10⁶ cells/l and from 3.74 to 20.48 µg C/l, respectively. The plankton picofraction was dominated by PCB of the genus *Synechococcus*, its contribution to the total biomass of Pico ranged from 81 to 94%. The abundance of PC-rich *Synechococcus* varied from 4.02 to 29.21 × 10⁶ cells/l, whereas the abundance of PE-rich *Synechococcus* was significantly lower (p<0.001) and varied from 0.98 to 8.0 × 10⁶ cells/l. The contribution of Pico to total phytoplankton chlorophyll "a" did not exceed 11% on average. The values of total PP and PP Pico were low, averaging 3.99 ± 1.53 mg C/m³ and 0.77 ± 0.36 mg C/m³ per day, respectively. The contribution of PP Pico to total PP ranged from 14% to 33%. Factors determining the spatial distribution of PE- and PC-rich *Synechococcus* and production parameters of Pico were identified.

Keywords: picophytoplankton, picocyanobacteria, *Synechococcus*, Kara Sea, Ob estuary, primary production