

УДК 581.132:574.583

ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ И УСЛОВИЯ ЕЁ ФОРМИРОВАНИЯ В ВОСТОЧНО-СИБИРСКОМ МОРЕ В ОСЕННИЙ ПЕРИОД

А. Б. Демидов*, В. И. Гагарин**

Представлено академиком РАН Р.И. Нигматулиным 22.01.2018 г.

Поступило 30.01.2018 г.

По данным 69-го рейса нис “Академик Мстислав Келдыш” (сентябрь 2017 г.) впервые исследована пространственная изменчивость первичной продукции Восточно-Сибирского моря на акватории большого масштаба. Величина для столба воды интегральной первичной продукции (ИПП) составила 28 ± 13 мгС/м² в день, что свидетельствует об ультраолиготрофии исследованного района в осенний период. ИПП была лимитирована низкой надводной и подводной освещённостью и содержанием нитратов. Аммоний частично компенсировал недостаток неорганического азота и являлся буфером, препятствующим азотному голоданию фитопланктона.

Ключевые слова: первичная продукция, хлорофилл, Восточно-Сибирское море, надводная и подводная освещённость, нитраты.

DOI: <https://doi.org/10.31857/S0869-56524876696-700>

ВВЕДЕНИЕ

Первичная продукция (ПП) фитопланктона является основным показателем биологической продуктивности морских экосистем Арктики. Её величина зависит от заметных климатических изменений, происходящих в этом регионе в последние десятилетия [1]. Адекватная оценка ПП и прогнозирование её долговременной изменчивости предполагают анализ как можно более полной базы натуральных данных, собранных в течение многих лет, в разные сезоны года. С этой точки зрения арктические моря (АМ) являются самым неисследованным регионом Мирового океана. В полной мере это заключение относится к Восточно-Сибирскому морю. Первичная продуктивность этой акватории и условия её формирования, под которыми понимается влияние основных факторов среды (свет, биогенные элементы, устойчивость водного столба, температура), практически не изучены даже на фоне соседних малоисследованных АМ. В настоящее время для Восточно-Сибирского моря известно всего около 20 измерений интегральной первичной продукции (ИПП), опорной величины для изучения потоков вещества и энергии в морских экосистемах [2, 3].

В связи со всем сказанным выше работы, проведённые в сентябре 2017 г. во время комплексной

экспедиции на нис “Академик Мстислав Келдыш”, были призваны существенно расширить базу данных по продукционным параметрам фитопланктона Восточно-Сибирского моря. В задачи экспедиции входило изучение пространственного и вертикального распределения ПП и хлорофилла “а” (Хл) на двух трансширотных разрезах от устьев Индигирки и Колымы, а также исследование влияния абиотических и биотических факторов на величины первичной продукции.

В настоящей работе мы впервые представляем результаты исследования пространственной изменчивости ПП, Хл, ассимиляционного числа (АЧ) и факторов среды, определяющих их величины в западных и центральных районах Восточно-Сибирского моря. Результаты анализа этих данных могут считаться первым крупным исследованием первичной продукции в Восточно-Сибирском море, имеющим приоритетное значение для понимания процессов, формирующих биологическую продукцию АМ.

Измерения ПП были выполнены в 21-й точке (рис. 1), из них на 18 станциях были проведены расчёты ИПП. Стратегия отбора проб, а также методы гидробиологических, гидрохимических (данные любезно предоставлены П.Н. Маккаевым) и гидрооптических исследований подробно изложены нами в одной из последних работ [4].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Величины ИПП в Восточно-Сибирском море в сентябре 2017 г. были экстремально низкими. Как

Институт океанологии им. П.П. Ширинова
Российской Академии наук, Москва

*E-mail: demspa@rambler.ru

**E-mail: gagarin@ocean.ru

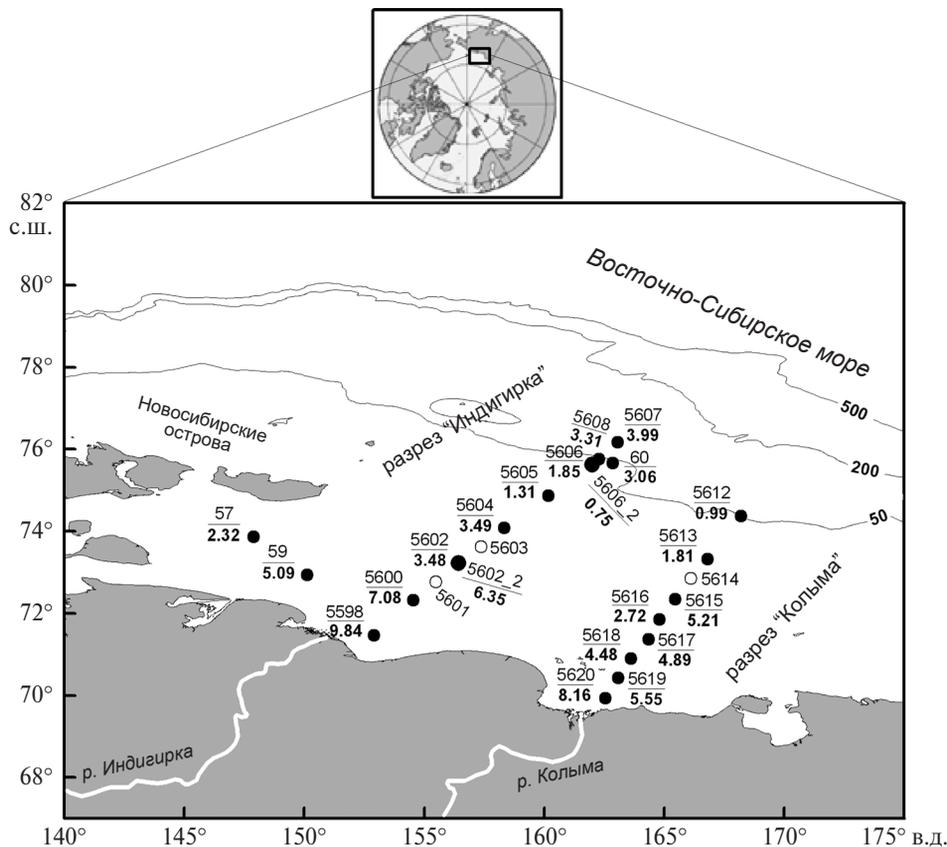


Рис. 1. Расположение станций и точек отбора проб в Восточно-Сибирском море в 69-м рейсе нис “Академик Мстислав Келдыш” (сентябрь 2017 г.). Над чертой — номера станций и точек отбора, под чертой — величина первичной продукции на поверхности (мгС/м^3 в день). Светлые кружки маркируют станции, где проводились измерения только хлорофилла “а”.

правило, они не превышали 50 мгС/м^2 в день (рис. 2а, б) и составили в среднем $28 \pm 13 \text{ мгС/м}^2$ в день. Такие значения ИПП свидетельствуют об ультраолиготрофии моря в осенний период. Уровень ПП, в свою очередь, был обусловлен низким содержанием Хл в слое фотосинтеза ($1,76\text{--}6,87 \text{ мг/м}^2$). Следует отметить, что в предыдущих работах в сентябре отмечаются более высокие величины ИПП ($132 \pm 44 \text{ мгС/м}^2$ в день) [3]. Почти пятикратное превышение по сравнению с нашими данными, по-видимому, объясняется тем, что эти исследования были проведены в восточных районах, подверженных влиянию более продуктивных вод Чукотского моря. Напротив, наши данные оказались ближе к полученным в летний сезон (июль и август) (33 ± 15 и $93 \pm 49 \text{ мгС/м}^2$ в день соответственно) в центральных и западных районах моря [3].

Пространственная изменчивость продукционных показателей фитопланктона характеризовалась уменьшением их величин от приустьевых районов в сторону открытого моря (рис. 1, 2). Отношение максимальных и минимальных значений ИПП на разрезах “Индигирка” и “Колыма” составило 3,1

и 4,1 раза соответственно. Было отмечено увеличение ИПП у границы сезонных льдов в северных частях разрезов в 2,3 и 1,9 раза соответственно (рис. 2а, б). Такой характер пространственных изменений продукционных показателей иллюстрируется результатами корреляционного анализа, который был выполнен для логарифмов величин в целях приведения их распределения к нормальному. Отмечена достоверная ($p < 0,05$) обратная связь концентрации Хл ($N = 24$) и ПП ($N = 21$) на поверхности с величиной поверхностной солёности ($R = -0,74$ для обоих показателей). Такая же зависимость отмечена для средних в слое фотосинтеза ПП, Хл и АЧ ($R = -0,80, -0,72$ и $-0,61$ соответственно, $p < 0,05$, $N = 18$).

В Восточно-Сибирском море в сентябре первичная продукция в столбе воды больше зависела от биомассы фитопланктона (выраженной в величине концентрации Хл), чем от его ассимиляционной активности. Коэффициент корреляции между ИПП и концентрацией Хл в слое фотосинтеза ($\text{Хл}_{\text{ФС}}$) равнялся 0,54 и был достоверен при $p < 0,05$ ($N = 18$). Связь между ИПП и максимальным в слое фото-

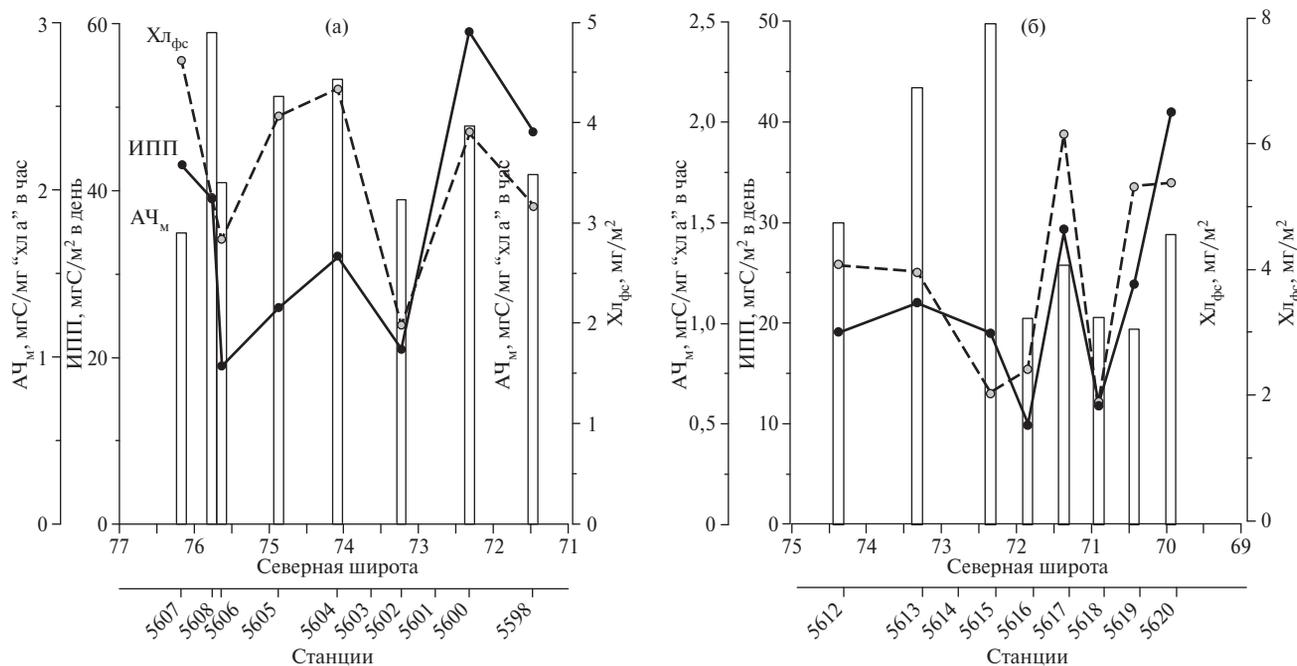


Рис. 2. Распределение первичной продукции в столбе воды (ИПП), содержания хлорофилла "а" в слое фотосинтеза ($X_{л_{фс}}$) и максимального ассимиляционного числа ($AЧ_{м}$) на разрезах "Индигирка" (а) и "Колыма" (б).

синтеза ассимиляционным числом ($AЧ_{м}$) оказалась недостоверной ($R = 0,41$).

Известно, что первичная продукция арктических морей в конце вегетационного сезона лимитируется главным образом содержанием основных биогенных элементов, преимущественно азотом, и приходящей фотосинтетически активной радиацией (ФАР) [5]. Относительно того, какой из этих факторов находится в первом минимуме, не существует определённого мнения [6]. Проведённый недавно анализ влияния абиотических факторов на величины первичной продукции Карского моря показал, что во второй половине сентября и начале октября уровень ФАР становится определяющим в её лимитировании [7]. В Восточно-Сибирском море в сентябре нами также обнаружена достоверная положительная связь между ФАР и $AЧ_{м}$ ($R = 0,55$, $p < 0,05$, $N = 18$).

Во время наших работ значения подповерхностной ФАР варьировали от 4,45 до 12,61 Ein/m^2 в день (табл. 1). При этом уровне подповерхностной облучённости компенсационная интенсивность света на нижней границе слоя фотосинтеза ($Z_{фс}$) находилась в диапазоне от 0,07 до 0,69 Ein/m^2 в день, составив в среднем $0,37 \pm 0,33 \text{ Ein}/\text{m}^2$ в день. Эта величина находится в пределах компенсационной интенсивности света для фитопланктона Мирового океана [8]. Отсутствие значимой корреляции между уровнем ФАР и $Z_{фс}$ свидетельствует о том, что невысокие значения приходящей на поверхность Восточно-Сибирского моря солнечной радиации в на-

чале сентября не могли существенным образом уменьшить толщину слоя фотосинтеза. Последняя на 42% зависела от прозрачности воды.

Отношение $Z_{фс}$ к прозрачности по диску Секки было очень низким и варьировало от 0,6 до 2,4, что от 2 до 5 раз меньше, чем в открытых районах Мирового океана. Таким образом, чистая первичная продукция достигала нулевых значений ещё при достаточно высокой интенсивности света ($>1\%$ ФАР). Одной из причин этого является резкая стратификация водного столба Восточно-Сибирского моря. При этом фитопланктон концентрируется в пределах верхнего перемешанного слоя (ВПС), находится там долгое время и адаптируется к повышенной интенсивности света. Клетки, находящиеся вне этого слоя, по-видимому, испытывают световое голодание и обладают низкой ассимиляционной активностью. Толщина слоя фотосинтеза возрастала при интенсификации перемешивания и увеличении глубины ВПС. На это указывает достоверная обратная связь между показателем устойчивости водного столба ($(\Delta\sigma_t = (\sigma_t(20 \text{ м}) - \sigma_t(0 \text{ м}))$ и $Z_{фс}$ ($R = -0,52$, $p < 0,05$, $N = 18$) и достоверная положительная связь между ВПС и $Z_{фс}$ ($R = 0,56$, $p < 0,05$, $N = 18$)).

Средние концентрации фосфатов и растворённого кремния в слое фотосинтеза Восточно-Сибирского моря в сентябре 2017 г. (табл. 1) были выше лимитирующих фотосинтез фитопланктона [9, 10], за исключением терминальных северных станций разреза "Индигирка" (ст. 5607 и 5608). Напротив,

Таблица 1. Некоторые абиотические факторы, определяющие первичную продукцию в Восточно-Сибирском море в сентябре 2017 г.

Разрез	№ ст.	Дата	φ	λ	H	Показатель											
						ВПС	Δσ _t	Z _{фс}	Z _д	NO ₂ +NO ₃	PO ₄	Si(OH) ₄	NH ₄	DIN	T ₀	S ₀	ФАР
“Индиگیرка”	5598	05.09	71,47	152,90	14	7	7,684	14		0,73	0,51	15,97	1,28	2,01	6,2	15,16	12,61
	5600	05.09	72,32	154,53	22	6	10,341	22		0,39	0,69	16,26	1,02	1,41	5,6	17,55	12,61
	5601	06.09	72,77	155,47	27	4	8,637		6						4,6	21,10	12,61
	5602	06.09	73,23	156,44	26	5	7,950	13	6	0,08	0,65	13,89	0,52	0,6	4,1	21,21	12,61
	5603	06.09	73,63	157,37	18	7	4,262		10						3,6	23,86	12,61
	5604	06.09	74,08	158,33	24	4	5,040	20		0,63	1,00	9,63	1,02	1,65	2,9	25,70	8,79
	5605	06.09	74,87	160,17	46	19	0,807	40		1,08	0,89	10,34	0,31	1,39	1,1	29,09	8,79
	5606	07.09	75,63	161,99	47	30	0,124	34	18	0,47	0,72	6,66	0,36	0,83	0,6	30,14	8,79
	5607	07.09	76,17	163,05	60	24	0,118	34	14	0,43	0,37	5,47	0,24	0,67	-1,3	30,02	8,16
	5608	07.09	75,76	162,27	49	31	0,003	29		0,26	0,18	6,01	0,34	0,6	0,1	30,26	8,16
	5602_2	11.09	73,23	156,43	26	6	6,052	7	9	0,07	0,64	12,97			3,3	24,14	5,09
5606_2	11.09	75,63	162,00	47	27	0,034	47		1,16	0,70	8,19			0,6	29,98	4,45	
“Колыма”	5612	08.09	74,38	168,20	50	19	0,473	40	26	1,18	0,83	11,44	0,31	1,49	0,5	29,29	8,16
	5613	08.09	73,33	166,80	34	15	1,877	32		0,49	1,04	13,47	0,07	0,56	3,1	27,57	8,16
	5614	08.09	72,85	166,10	29	20	0,157								2,7	27,68	8,16
	5615	09.09	72,35	165,46	27	24	0,051	13	6	0,08	1,01	9,91	0,24	0,32	4,0	28,06	8,16
	5616	09.09	71,85	164,80	24	17	0,634	12	5	0,10	0,97	13,35	0,23	0,33	5,8	28,09	8,16
	5617	09.09	71,37	164,35	22	2	4,847	21	10	0,21	1,07	15,57	2,03	2,24	6,0	23,35	9,47
	5618	09.09	70,90	163,60	16	4	6,483	6	7	0,12	0,64	18,46			6,1	19,33	9,47
	5619	09.09	70,43	163,07	16	7	7,955	15		0,78	0,84	24,16	0,72	1,5	6,6	16,99	9,47
	5620	09.09	69,94	162,54	18	2	7,873	15	26	2,93	1,12	23,41	0,74	3,67	5,8	18,37	9,47

Примечание. Северная широта (φ) и восточная долгота (λ) даны в градусах, минуты представлены в виде дробной части числа. Показатели: H — глубина станции, м; ВПС — глубина верхнего перемешанного слоя, м; Δσ_t — условный показатель устойчивости водного столба (σ_t (20 м) – σ_t (0 м)), м; Z_{фс} — глубина слоя фотосинтеза, м; Z_д — прозрачность воды по диску Секки, м; NO₂+NO₃, PO₄, Si, NH₄ и DIN — средняя концентрация в слое фотосинтеза, соответственно, суммы нитритного и нитратного азота, фосфатов, растворённого кремния, аммония и растворённого неорганического азота, μM; T₀ — температура воды на поверхности, °C; S₀ — солёность на поверхности, psu; ФАР — подповерхностная фотосинтетически активная радиация, Ein/m² в день.

содержание суммы нитритного и нитратного азота (NO₂ + NO₃) было выше лимитирующих значений [11] или близко к ним лишь в приустьевых районах Индиگیرки и Колымы. Исключение составили ст. 5605 на разрезе “Индиگیرка” и ст. 5612 на разрезе “Колыма”, где концентрация NO₂ + NO₃ превышала 1 μM за счёт значительной (40 м) толщины слоя фотосинтеза. Следует отметить повышенное (>0,6 μM) содержание аммонийного азота (NH₄) в прибрежных районах и на мористых станциях (ст. 5604 и 5617). При низких концентрациях NO₂ + NO₃ аммоний может выступать в качестве буфера, препятствующего азотному голоданию фитопланктона. При анализе наших данных было найдено три подтверждения этого предположения. Во-первых, довольно высокое (>0,5) отношение NH₄ к общему растворённому неорганическому азоту (DIN), зарегистрированное на половине станций в Восточно-Сибирском море, что свидетельствует о значительной роли восстановленных форм азота в минеральном питании фитопланктона в осенний

период. Во-вторых, величины NH₄ влияли на пространственное распределение ИПП и Хл_{фс}. Так, пик этих показателей, зафиксированный на ст. 5617 разреза “Колыма” (рис. 2б), определялся резким (в 8,8 раза) возрастанием среднего содержания NH₄ в слое фотосинтеза. В-третьих, обнаружена достоверная прямая связь между ИПП и DIN (R = 0,65, p < 0,05, N = 15), в то время как с суммой нитратного и нитритного азота эта связь была слабее (R = 0,51, p < 0,05, N = 15).

Источники финансирования. Работа выполнена при финансовой поддержке Программы Президиума Российской академии наук I.49 “Взаимодействие физических, химических и биологических процессов в Мировом океане” (проект “Влияние абиотических и биотических факторов на пространственно-временную изменчивость фитопланктона и его продукционных характеристик”, государственное задание № 0149–2018–0033). Экспедиционные работы выполнены при поддержке гранта РНФ № 14–17–00681.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Arrigo K.R., van Dijken G.L. // *Progr. in Oceanogr.* 2015. V. 136. P. 60–70. <http://dx.doi.org/10.1016/j.pocean.2015.05.002>
2. Yun M.S., Whitedge T.E., Kong M., Lee S.H. // *Cont. Shelf Res.* 2014. V. 76. P. 1–11. <https://dx.doi.org/10.1016/j.csr.2014.01.001>
3. Hill V., Varela D.E., Ardyna M. // *Deep-Sea Res.* 2017. DOI: 10.1016/j.dsr2.2016.12.015.
4. Demidov A.B., Gagarin V.I., Vorobieva O.V., et al. // *Pol. Biol.* <https://doi.org/10.1007/s00300-017-2217-x>.
5. Sakshaug E. *The Organic Carbon Cycle in the Arctic Ocean*. B.: Springer-Verlag, 2004. P. 57–81.
6. Popova E.E., Yool A., Coward A.C., et al. // *J. Geophys. Res.* 2012. V. 117. C00D12. 16 PP. DOI: 10.1029/2011JC007112.
7. Demidov A.B., Mosharov S.A., Makkaveev P.N. // *J. Mar. Sys.* 2014. V. 132. P. 130–149. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jmarsys.2014.01.014>
8. Regaudie-de-Gioux A., Duarte C.M. // *Global Biogeochem. Cycle.* 2010. V. 24. GB4013. DOI: 10.1029/2009GB003639.
9. Egge J.K., Aksnes D.L. // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1992. V. 83. P. 281–289.
10. Fisher T.R., Peele E.R., Ammerman J.W., Harding L.W.J. // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1992. V. 82. P. 51–63.
11. Tremblay J.-É., Michel C., Hobson K.A., et al. // *Limnol. Oceanogr.* 2006. V. 51. P. 900–912.

PRIMARY PRODUCTION AND ASSOCIATED ENVIRONMENTAL CONDITIONS IN THE EAST SIBERIAN SEA IN AUTUMN

A. B. Demidov, V. I. Gagarin

P.P. Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation

Presented by Academician of the RAS R.I. Nigmatullin January 22, 2018

Received January 30, 2018

Spatial variability of primary production (PP) was study on vast area of East Siberian Sea in autumn 2017. Water column PP (IPP) value was equal to $28 \pm 13 \text{ mgC m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ on average that testify ultraoligotrophic conditions. IPP was limited by low incident and underwater photosynthetically available radiation and nitrate concentration. Ammonium concentration partly compensates lack of dissolved nitrogen.

Keywords: primary production, chlorophyll, East Siberian Sea, photosynthetically available radiation, nutrients.