ДОКЛАДЫ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК. НАУКИ О ЗЕМЛЕ, 2020, том 490, № 1, с. 55–60

ОКЕАНОЛОГИЯ

УДК 551.35504.423,528.855,556

КАРБОНАТНЫЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ НАСОС В НОРВЕЖСКОМ И БАРЕНЦЕВОМ МОРЯХ: МЕХАНИЗМЫ РЕГУЛЯЦИИ

© 2020 г. Л. А. Паутова[1], В. А. Силкин[2], М. Д. Кравчишина[1,*], А. Л. Чульцова[3], академик РАН А. П. Лисицын[1]

Поступило 30.04.2019 г.
После доработки 25.06.2019 г.
Принято к публикации 20.07.2019 г.

Проведены исследования фитопланктонного звена карбонатного насоса в Норвежском и Баренцевом морях в июле–августе 2017 г. Уникальная группа фитопланктона – кокколитофориды, является важным поставщиком кальцита в донные осадки. В изученных морях кокколитофориды были представлены двумя видами: *Emiliania huxleyi* и *Coccolithus pelagicus*. Массовое развитие *C. pelagicus* в Баренцевом море зафиксировано авторами впервые. Оценен вклад этих видов в продукцию кальцита и выявлены основные факторы среды, определяющие максимальный уровень их развития. Полученные данные дают возможность предсказывать распространение этих видов и, как следствие, выявлять особенности функционирования карбонатного насоса.

Ключевые слова: карбонатный биологический насос, кокколитофоридное цветение, биогенные элементы, кальцификация

DOI: 10.31857/S2686739720010077

Одним из механизмов, регулирующих концентрацию углекислого газа в атмосфере, является биологический карбонатный насос – утилизация растворенного неорганического углерода и его отложение в форме кальцита в донных осадках: $Ca^{2+} + 2HCO_3^- \rightleftarrows CaCO_3\downarrow + H_2O + CO_2\uparrow$. Около половины всего кальцита в океане производится группой морского фитопланктона – кокколитофоридами, клетки которых образуют кальцитные оболочки [4]. Массовым видом, формирующим цветения в пелагиали океана, является *Emiliania huxleyi* – главный поставщик кальцита в донные осадки [8]. Исследования последних лет [5] показали, что и другой вид – *Coccolithus pelagicus*, может образовывать массовые скопления в высокоширотной Северной Атлантике. Благодаря более крупным размерам клеток содержание кальцита в оболочке *C. pelagicus* в 30–40 раз выше, чем в оболочке *E. huxleyi*. Поэтому роль *C. pelagicus* в карбонатном насосе может быть сравнима или даже превосходить роль *E. huxleyi*. Предполагается, что кроме условий освещенности, основным регулятором численности этих видов является температура воды (*T*). У холодолюбивого вида *C. pelagicus* интенсивный рост начинается при *T* на ~2°C ниже по сравнению с *E. huxleyi* [10].

Регулярные спутниковые наблюдения свидетельствуют о ежегодных летних цветениях *E. huxleyi* в юго-западной части Баренцева моря с конца июня до начала сентября [1, 7]. Массовое развитие *C. pelagicus* в Баренцевом море мы зафиксировали впервые в августе 2017 г. Представлялось важным оценить вклад этих видов в продукцию кальцита и выявить основные факторы среды, определяющие максимальный уровень их развития. Впервые в качестве возможного механизма регуляции роста *E. huxleyi* и *C. pelagicus* рассматривается концентрация основных элементов минерального питания: азот ($N_{мин}$), фосфор ($P_{мин}$), кремний (Si).

Исследования выполнялись в 68-м рейсе НИС “Академик Мстислав Келдыш” летом 2017 г. в Норвежском море (19–23 июля) и в Баренцевом море (23 июля – 18 августа). Отбор проб проводили зондирующим комплексом SBE 9p с CTD-зондом SBE 9+ (рис. 1). Изучены 134 пробы фито-

[1] *Институт океанологии им. П.П. Ширшова Российской Академии наук, Москва, Россия*
[2] *Институт океанологии им. П.П. Ширшова Российской Академии наук, Южное отделение, Геленджик, Россия*
[3] *Институт океанологии им. П.П. Ширшова Российской Академии наук, Северо-Западное отделение, Архангельск, Россия*
**E-mail: kravchishina@ocean.ru*

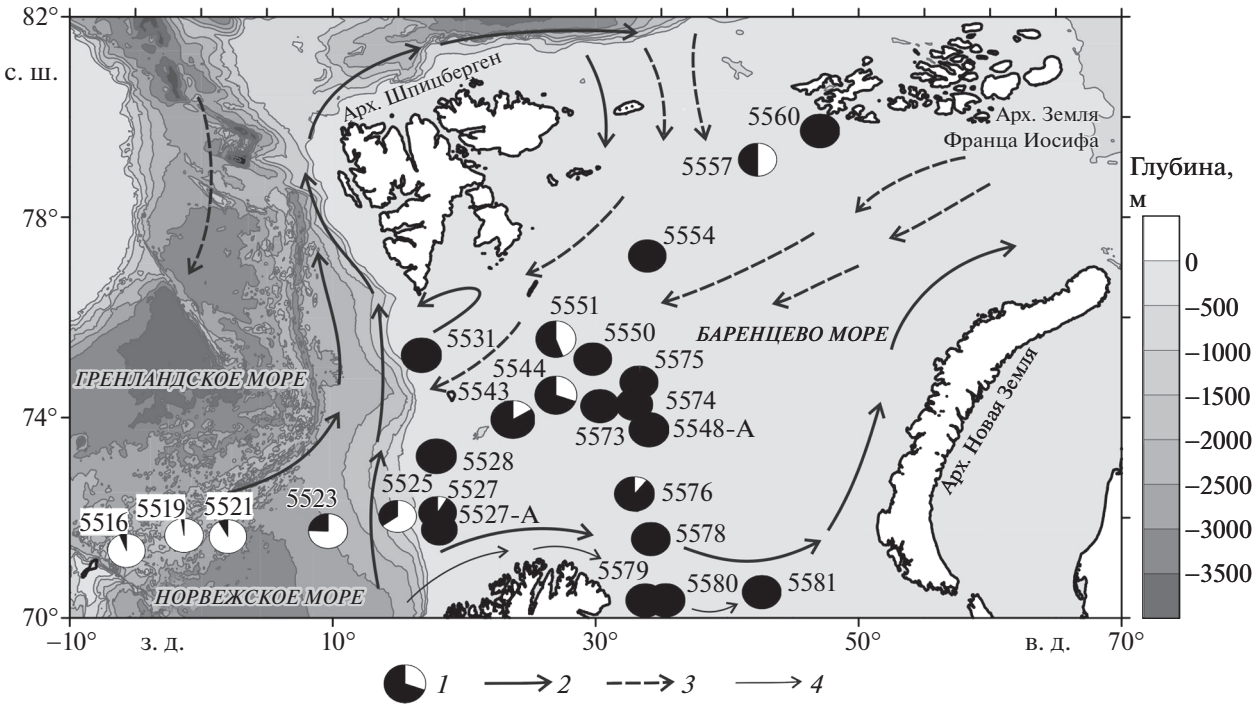

Рис. 1. Положение станций отбора проб фитопланктона и вклад видов *E. huxleyi* и *C. pelagicus* в производство кальцита (циклограммы) в Норвежском и Баренцевом морях в июле–августе 2017 г. Стрелками показаны основные направления течений. *1* – доля видов кокколитофорид, %: *E. huxleyi* показана черным цветом, *C. pelagicus* – белым цветом; *2* – теплая атлантическая вода; *3* – холодная арктическая вода; *4* – теплое прибрежное Норвежское течение. Для построения карты использована батиметрия GEBCO.

планктона на 38 станциях из верхнего слоя (0–50 м) воды в пределах фотической зоны. Фиксатор – формалин с конечной концентрацией 0.5–1%. Определение видов и подсчет клеток проводили на световом микроскопе "Эргавал" (Карл Цейс) в водном препарате при увеличении 16 × 20 и 16 × 40. Средний диаметр клетки *C. pelagicus* считали равным 14 мкм, *E. huxleyi* для норвежской популяции – 5 мкм и для баренцевоморской – 7 мкм. За уровень цветения *E. huxleyi* принимали численность 10^6 кл/л. Номенклатура дана по [14, 15]. Содержание кальцита в клетках рассчитывали по [5]. Концентрации растворенных Si, $P_{мин}$ и $N_{мин}$ определяли по стандартным методикам (~500 проб, 67 станций) [2]. Для анализа данных применяли *t*-критерий Стьюдента (*t*-test) для уровня значимости 5%.

Фитопланктон изученных морей, по нашим данным, находился на поздних стадиях летней сукцессии с доминированием кокколитофориды *E. huxleyi*, что типично для современных планктонных фитоценов субарктических морей [1, 7]. Этот вид был абсолютным доминантом в Баренцевом море (табл. 1). Численность *C. pelagicus* по сравнению с *E. huxleyi* была не высока, но благодаря крупным размерам клеток его вклад в биомассу кокколитофорид в Норвежском море превышал 90%.

Наибольшая численность *E. huxleyi*, соответствующая уровню цветения, наблюдалась в поверхностном слое воды юго-западной части Баренцева моря: до 6.62 × 10^6 кл/л на ст. 5576. Напротив, максимальная концентрация клеток *C. pelagicus* отмечена в Норвежском море в области Арктического фронта (3.8 × 10^4 кл/л, ст. 5516, горизонт 19 м). Средняя глубина залегания максимума численности *C. pelagicus* составила 21.9 м, а *E. huxleyi* – не превышала 10.1 м (*t*-test, $p < 0.007$), табл. 2. Установлены существенные различия факторов среды (соленость и температура воды, биогенные элементы), благоприятствующих развитию этих видов.

Соленость воды (*S*). Наибольшая численность *C. pelagicus* наблюдалась при S = 35.0–35.07 епс (табл. 1), характерной для Северо-Атлантического течения. Данный вид не отмечался в составе планктонных фитоценов Баренцева моря, оказавшихся под влиянием распресненных вод прибрежной ветви Норвежского течения. *C. pelagicus* может служить индикатором поступления воды Северо-Атлантического течения в Норвежское и Баренцево моря [11]. Массовое развитие *E. huxleyi* (до 3.3 × 10^6 кл/л) отмечалось в более широком

Таблица 1. Численность *E. huxleyi* и *C. pelagicus* и содержание кальцита в зависимости от факторов среды в Баренцевом (Б) и Норвежском (Н) морях в июле–августе 2017 г.

Номер станции	Море	Дата/время GMT	Координаты, град.		Горизонт, м	Численность, кл/л	$N_{мин}$, мМ	$P_{мин}$, мМ	N:P	*T*, °C	*S*, епс	Кальцит, $\times 10^{-3}$ моль $CaCO_3/м^3$
			Широта	Долгота								
Emiliania huxleyi												
5576	Б	14.08/06:10	72.4642	32.0020	5	6.6×10^6	0.81	0.12	6.75	9.31	34.5	1.98
5577	Б	14.08/11:15	72.2065	33.0162	5	4.1×10^6	1.22	0.04	30.5	9.31	34.6	1.23
5578	Б	14.08/17:10	71.5678	34.0003	5	3.2×10^6	1.35	0.05	2.70	9.92	34.2	0.95
5579	Б	15.08/04:15	70.2235	33.0062	5	3.3×10^6	0.84	0.04	21.0	10.68	33.9	0.98
5580	Б	16.08/12:30	70.2148	35.0027	10	5.3×10^6	0.65	0.09	7.22	9.78	34.4	1.58
5581	Б	16.08/07:30	70.5080	42.0157	22	2.4×10^6	1.28	0.13	9.85	5.96	34.7	0.49
5548-А	Б	12.08/21:00	73.8940	33.0110	20	1.6×10^6	0.82	0.07	11.71	7.43	35.0	0.47
5548	Б	01.08/05:30	73.9163	33.0073	5	1.2×10^6	0.78	0.08	10.0	7.55	34.99	0.35
5544	Б	31.07/00:45	74.4370	26.0088	5	1.8×10^6	0.56	0.03	18.7	7.32	35.02	0.55
5550	Б	02.08/08:50	75.1582	29.0077	5	1.2×10^6	0.92	0.07	13.14	7.14	35.0	0.35
5516	Н	19.07/15:00	71.2993	–5.0028	19	0.1×10^6	4.07	0.19	21.4	6.99	35.0	0.04
Coccolithus pelagicus												
5516	Н	19.07/15:00	71.2993	–5.0028	19	3.8×10^4	4.07	0.19	21.4	6.99	35.0	0.45
5521	Н	20.07/22:40	71.4787	2.0127	35	1.0×10^4	3.30	0.23	14.3	8.06	35.07	0.16
5519	Н	20.07/13:00	71.4627	–1.0022	23	2.4×10^3	6.94	0.31	22.4	5.92	35.02	0.04
5525	Н	23.07/11:00	72.0040	14.0040	25	1.9×10^4	1.52	0.06	25.3	8.5	35.0	0.32
5576	Б	14.08/06:10	72.4642	32.0020	33	1.4×10^4	10.79	0.51	21.2	5.5	34.8	0.24
5544	Б	31.07/00:45	74.4370	26.0088	35	1.4×10^4	2.45	0.18	13.6	5.8	35.07	0.24

Таблица 2. Средние значения солености, температуры, глубины залегания максимума численности *C. pelagicus* (*C. p.*) и *E. huxleyi* (*E. h.*), концентрации растворенных Si, $N_{мин}$ и $P_{мин}$ в Норвежском и Баренцевом морях в июле–августе 2017 г.

Параметр	*S*, епс		*T*, °C		*h*, м		Si		$P_{мин}$		$N_{мин}$	
							мМ					
Вид	*C. p.*	*E. h.*	*C. p.*	*E. h.*	*C. p.*	*E. h.*	*C. p.*	*E. h.*	*C. p.*	*E. h.*	*C. p.*	*E. h.*
n	13	15	13	15	13	15	13	15	13	15	13	15
Среднее	35.00	34.66	6.8	8.4	21.9	10.1	0.40	0.65	0.20	0.08	3.25	1.01
t-test	0.001		0.012		0.04		0.16		0.004		0.015	

Примечание. Приведены данные выборки по станциям, где численность *E. huxleyi* > 10^6 кл/л и *C. pelagicus* > 10^3 кл/л. *h* – глубина залегания максимума численности видов; *n* – число измерений; *t*-test – критерий Стьюдента.

диапазоне *S* (33.90–35.06 епс). Цветение наблюдалось при *S* = 33.90–35.02 епс, а максимальная численность при *S* = 34.5 епс, характерной для Норвежского течения. Средние значения *S* на участках цветения *E. huxleyi* и массового развития *C. pelagicus* достоверно отличались (*t*-test, $p < 0.001$).

Температура воды (*T*). В тех случаях, когда оба вида достигали максимальной численности, значимым фактором была *T*. Так, при цветении *E. huxleyi* средняя *T* поверхностного слоя составила 8.4°C; в слое массового развития *C. pelagicus* – 6.8°C и эти различия достоверны (*t*-test, $p < 0{,}012$). Однако, согласно [3], оптимальная *T* для роста *C. pelagicus* близка к 8°C, т. е., температурные оптимумы развития *E. huxleyi* и *C. pelagicus* перекрываются. Нами выявлены акватории (станции 5519, 5521, 5528, 5573), где при оптимальной *T* = = 8.3–10.5°C не наблюдалось цветения *E. huxleyi*. Здесь концентрации $N_{мин}$ 0.40–1.80 и $P_{мин}$ 0.10–0.18 мМ были выше, чем в ареалах цветения этого вида (0.06–0.26 и 0.04–0.12 мМ соответственно). Максимальная численность *E. huxleyi* достигалась, наоборот, при минимальной численности или отсутствии другого кальцификатора – *C. pelagicus* (рис. 1). Помимо *T,* механизмом регуляции численности *E. huxleyi* и *C. pelagicus* являлась концентрация Si, $N_{мин}$ и $P_{мин}$.

Биогенные элементы. Цветение *E. huxleyi* наблюдалось в верхнем 20-метровом слое воды при низких концентрациях $N_{мин}$ (1.01 ± 0.16 мМ) и $P_{мин}$ (0.08 ± 0.02 мМ), табл. 2. Абсолютный максимум численности вида (6.6 × 10^6 кл/л) отмечался при низких концентрациях $N_{мин}$ и $P_{мин}$ (N : P = = 6.75), табл. 1. Для *C. pelagicus* характерно наличие глубинного максимума (до 3.80 × 10^4 кл/л) в слое 19–35 м при более высоких концентрациях $N_{мин}$ (3.25 ± 2.0 мМ) и $P_{мин}$ (0.20 ± 0.09 мМ). Так, при максимальной численности этого вида концентрации $N_{мин}$ и $P_{мин}$ были выше в 5 и 1.6 раза соответственно (N : P = 21.4). Анализ средних концентраций $N_{мин}$ и $P_{мин}$ подтвердил, что различия в условиях роста этих видов статистически достоверны (табл. 2).

Другим условием достижения максимальной численности для обоих видов была низкая концентрация Si в слое фотосинтеза, исключавшая конкуренцию со стороны диатомовых водорослей [9]. Повышение концентрации Si (до 0.8–1.6 мМ) при высоких концентрациях $N_{мин}$ (1.56–6.97 мМ) и $P_{мин}$ (0.1–0.4 мМ) приводило к массовому развитию диатомей и возвращению фитоцена на ранние стадии сукцессии (станции 5528, 5543, 5573, слой 5–20 м). При этом численность кокколитофорид не превышала 2.4 × 10^3 кл/л для *C. pelagicus* и 2.0 × 10^5 кл/л для *E. huxleyi*. Наши данные согласуются с представлениями о Si как важнейшем регуляторе в системе “диатомовые водоросли – кокколитофориды” [6]. Однако при низких концентрациях $N_{мин}$ и $P_{мин}$ эта закономерность нарушается [12, 13]. Так, в Чёрном море в период цветения *E. huxleyi* (май–июнь 2002–2017 гг.) концентрация Si в верхнем слое воды была высокой (>5 мМ) и не могла лимитировать рост диатомей. Условием цветения *E. huxleyi* была низкая концентрация $N_{мин}$, что лимитировало рост диатомовых водорослей; повышение концентрации $P_{мин}$ привело к максимальному уровню цветения *E. huxleyi*.

В Баренцевом море в июле–августе 2016–2017 гг. нами установлены схожие закономерности. Цветение *E. huxleyi*, зарегистрированное в 2016 г. в юго-восточной части моря (до 12 × 10^6 кл/л), было большей интенсивности, чем в 2017 г. (табл. 1, 3). Концентрация $P_{мин}$ в поверхностном слое воды в 2016 г. была достоверно выше, чем в 2017 г. (0.12 и 0.08 мМ, соответственно, *t*-test $p < 0.001$); концентрация $N_{мин}$, наоборот, ниже (0.36 и 1.01 мМ, соответственно, *t*-test $p < 0.000001$). Отношение N : P в 2016 г. было в 2 раза ниже, чем в 2017 г. При этом средние концентрации Si в эти годы были схожи-

Таблица 3. Температура воды, концентрация элементов минерального питания, максимальная численность *E. huxleyi* и содержание кальцита в Баренцевом море 07 июля 2016 г.

Станция	Время GMT	Координаты, град.		Горизонт, м	*T*, °C	Si	$N_{мин}$	$P_{мин}$	N:P	Численность, 10^6 кл/л	Кальцит, $\times 10^{-3}$ моль $CaCO_3/м^3$
		широта	долгота			мМ					
6531	06:58	70.8483	38.9653	0	11.4	0.72	0.38	0.12	3.24	12.0	3.60
6533	10:20	70.8852	38.4893	5	11.4	0.52	0.35	0.10	3.49	8.0	2.40
6534	14:31	70.5033	38.4940	0	11.7	0.46	0.29	0.10	2.86	9.3	2.79
6534	14:31	70.5033	38.4940	10	11.2	0.52	0.26	0.09	2.84	9.5	2.85

ми (*t*-test $p < 0.13$). В Норвежском море максимальный вклад *C. pelagicus* в продукцию кальцита был на порядок выше, чем вклад *E. huxleyi*. Максимальное количество кальцита, произведенного *C. pelagicus* в Баренцевом море, в 2 раза ниже, чем в Норвежским море (табл. 1, рис. 1).

Таким образом, основным продуцентом кальцита в Баренцевом море являлась *E. huxleyi*. Поскольку содержание кальцита прямо пропорционально численности клеток вида-кальцификатора, то в Баренцевом море основным регулятором эффективности карбонатного насоса является концентрация $P_{мин}$. Кальцификация может контролироваться развитием *C. pelagicus*, как в Норвежском море, только при условии увеличения концентраций $N_{мин}$ и $P_{мин}$ в сочетании с низкой концентрацией Si. Следовательно, основной вклад в работу сезонного (июнь–сентябрь) карбонатного насоса вносит *C. pelagicus* в Норвежском море и *E. huxleyi* в Баренцевом море.

Впервые установлено, что основным механизмом регуляции фитопланктонного звена карбонатного насоса в Норвежском и Баренцевом морях являются концентрации биогенных элементов: прежде всего, $N_{мин}$, $P_{мин}$ и их соотношение (N : P), которые определяют численность видов-кальцификаторов. Высокая концентрация $N_{мин}$ и $P_{мин}$ и высокая величина N : P (превышающая соотношение Редфилда) необходимы для максимального развития *C. pelagicus*. Низкая концентрация $N_{мин}$ и низкая величина N : P способствуют активному росту *E. huxleyi*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят А.Н. Новигатского, З.Г. Мельникову и В.И. Артемьева за помощь при сборе и анализе проб.

ИСТОЧНИКИ ФИНАНСИРОВАНИЯ

Экспедиционные исследования проводились при поддержке госбюджета (финансирование морских экспедиций) и проекта РНФ № 14–50–00095. Работа выполнена в рамках государственного задания по теме № 0149–2019-0010.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Буренков В.И., Копелевич О.В., Ратькова Т.Н., Шеберстов С.В.* // Океанология. 2011. Т. 51. № 5. С. 818–826.
2. Руководство по химическому анализу морских вод. РД 52.10.243–92 / Под ред. С.Г. Орадовского. С.-Пб.: Гидрометеоиздат, 1993. 315 с.
3. *Baumann K., Andruleit H., Samtleben C.* // Deep Sea Res. Part II. V. 47. 2000. P. 1743–1772.
4. *Broecker W., Clark E.* // Paleoceanography. V. 24. 2009. PA3205.
5. *Daniels C. J., Poulton A. J., Sheward R. M.* // Biogeosciences. V. 11. 2014. P. 6915–6925.
6. *Egge J.K., Aksnes D.L.* // Marine Ecol. Prog. Series. V. 83. 1992. P. 281–289.
7. *Giraudeau J., Hulot V., Hanquiez V., et al.* // J. Mar. Syst. V. 158. 2016. P. 93–105.
8. *Iglesias-Rodrigez M.D., Brown C.W., Doney S.C., et al.* // Global. Biogem. Cycle. V. 16. 2002. P. 1–20.
9. *Krause J.W., Brzezinski M.A., Villareal T.A., Wilson C.* // Limnol. and Oceanogr. V. 57. 2012. P. 1084–1098.
10. *Neukermans G., Oziel L., Babin M.* // Global Change Biol. V. 24(6). 2018. P. 2545–2553.
11. *Oziel L., Neukermans G., Ardyna M., et al.* // J. Geophys. Res. Oceans. V. 122(6). 2017. P. 5121–5139.
12. *Silkin V.A., Pautova L.A., Giordano M., et al.* // Mar. Poll. Bull. V. 138. 2019. 274–284.
13. *Silkin V.A., Pautova L.A., Pakhomova S.V., et al.* // J. Exper. Mar. Biol. and Ecol. V. 461. 2014. P. 267–274.
14. *Tomas C.R.* (Ed.) Identifying marine phytoplankton. San-Diego: Acad. Press, 1997. 858 p.
15. *World Register of Marine Species* (http://www.marinespecies.org).

BIOLOGICAL CARBONATE PUMP IN THE NORWEGIAN AND BARENTS SEAS: THE MECHANISMS OF REGULATION

L. A. Pautova[a], V. A. Silkin[b], M. D. Kravchishina[a,#], A. L. Chultsova[c], and Academician of the RAS A. P. Lisitzin[a]

[a] *Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation*
[b] *Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, the Southern Branch, Gelendzhik, Russian Federation*
[c] *Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, the North-Western Branch, Arkhangelsk, Russian Federation*
[#]*E-mail: kravchishina@ocean.ru*

The study of the phytoplankton carbonate pump in the Norwegian and Barents seas in July–August 2017 are presented in the paper. A unique group of marine phytoplankton – coccolithophores is an important supplier of calcite in bottom sediments. Coccolithophores were represented by two species in the studied seas: *Emiliania huxleyi* and *Coccolithus pelagicus*. We first revealed the intensive growth of *C. pelagicus* in the Barents Sea. We estimated the contribution of these species to calcite production and identified the main environmental factors that require for bloom development. The obtained data gives us reason to predict the distribution of these species and, as a result, to identify the fundamental operation of the carbonate pump.

Keywords: biological carbonate pump, coccolithophore bloom, nutrients, calcification