

УДК 581.132:574.583

## ВЕРТИКАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ И ХЛОРОФИЛЛА В КАРСКОМ МОРЕ В СЕРЕДИНЕ ЛЕТА: ВКЛАД ПОДПОВЕРХНОСТНЫХ МАКСИМУМОВ В ИНТЕГРАЛЬНЫЕ ВЕЛИЧИНЫ

© 2021 г. А. Б. Демидов<sup>1</sup> \*, В. И. Гагарин<sup>1</sup>, Е. В. Еремеева<sup>1</sup>, В. А. Артемьев<sup>1</sup>, А. А. Полухин<sup>1</sup>,  
С. А. Щука<sup>1</sup>, А. В. Григорьев<sup>1</sup>, А. Н. Храпко<sup>1</sup>, М. В. Флинт<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва, Россия

\*e-mail: demspa@rambler.ru

Поступила в редакцию 15.03.2021 г.

После доработки 26.03.2021 г.

Принята к публикации 08.04.2021 г.

Пространственная и вертикальная изменчивость величины первичной продукции (ПП) и хлорофилла “а” (Хл) была изучена во время 76-го рейса НИС “Академик Мстислав Келдыш” в Карское море с 7 июля по 1 августа 2019 г. В середине лета подповерхностный хлорофилльный максимум (ПХМ) был хорошо выражен в районах, не подверженных интенсивному влиянию речного стока, с соленостью на поверхности >25. ПП в столбе воды (ИПП) определялась особенностями вертикального распределения ПП и Хл и была статистически значимо – в 4.5 раза – выше в районах с хорошо выраженным ПХМ. Вклад ПП, создаваемой в ПХМ в ИПП в середине лета, составлял в среднем 55%, что приблизительно в 4 раза выше, чем осенью. Этот вклад статистически значимо зависел от вклада Хл, находящегося в ПХМ. При этом абсолютные величины ПП в ПХМ не зависели от концентрации Хл в этом слое, а определялись ассимиляционной активностью фитопланктона, зависящей от освещенности на этих глубинах. Полученные результаты свидетельствуют об актуальности разработки регионально и сезонно адаптированных продукционных моделей для оценки годовой величины ИПП Карского моря.

**Ключевые слова:** первичная продукция, хлорофилл “а”, вертикальное распределение, подповерхностный хлорофилльный максимум, Карское море

**DOI:** 10.31857/S003015742105004X

### ВВЕДЕНИЕ

Карское море является исключительно разнообразным водоемом по биогеохимическим условиям среды. Эти условия определяются огромным объемом речного стока, 90% которого приходится на долю Оби и Енисея. Объем этого стока по разным оценкам составляет 981–1100 км<sup>3</sup> в год [13, 14, 17, 18, 21, 22, 41], что составляет >40% суммарного речного стока в Арктический океан [35] и более половины всего стока в моря Сибирской Арктики. Взаимодействие опресненных и высокосолёных морских вод вызывают резкую горизонтальную и вертикальную дифференциацию акватории Карского моря [36, 45]. Следствием этого является формирование зон высоких градиентов гидрофизических, гидрохимических и экологических показателей, в частности первичной продукции фитопланктона (ПП) и хлорофилла “а” (Хл). Пространственная изменчивость этих показателей предполагает существование различных типов вертикального распределения, которые в полной

мере отражают разнообразие условий, в которых функционируют сообщества фитопланктона Карского моря.

В предыдущих работах обобщены материалы осенних экспедиций и проведено осреднение вертикальных профилей Хл. Было показано, что в этот период максимальные концентрации хлорофилла регистрируются на поверхности или в приповерхностном слое [1]. Результатом исследований, проведенных в летний период, было обнаружение хорошо выраженных подповерхностных максимумов Хл (ПХМ), главным образом в юго-западной части Карского моря [11]. Этот результат хорошо согласовывался с исследованиями в других районах Арктического океана, для которых ПХМ является характерной чертой вертикального распределения Хл в стратифицированных водах в период после весеннего “цветения” [2–5, 7, 9, 10, 20, 30–32].

Интенсивное развитие спутниковой океанологии, в частности оценок ПП с помощью опти-

ческой информации сканеров цвета океана и продукционных моделей, предполагает определение связи поверхностных величин и интегральных для столба воды показателей. В связи с этим критически важна оценка вклада ПХМ в интегральную для столба воды ПП (ИПП). В настоящее время не существует единого мнения о роли ПХМ в ИПП Арктического океана. Более того, оценки этой роли крайне противоречивы. Так, в работах [2, 3] показано, что вклад ПХМ в годовую величину ИПП составляет <10%. Поэтому ошибка, связанная с недоучетом ПП, создаваемой в этом слое, не является главной при оценке годовой величины ИПП. В то же время, другие исследователи приходят к выводу, что вклад ПХМ в годовую величину ИПП может составлять 65–90 [29] и даже до 97% [4]. Вопрос о доле ПП, создаваемой в ПХМ, является принципиальным с точки зрения использования разных типов продукционных моделей для оценки ИПП. Так, допущение того, что вклад ПХМ в ИПП невелик, предполагает достаточно высокую эффективность интегрированных по глубине моделей, в то время как его значительная роль требует использования моделей с вертикальным разрешением [8].

Пространственно-временная изменчивость ПХМ в Арктическом океане (и в Карском море, в частности) изучена очень слабо [4]. Исследования проводились в основном в позднелетний и осенний периоды, тогда как для периода сразу после освобождения акватории ото льда данные отсутствуют. Поэтому не представляется возможным судить о сезонной динамике ПХМ в Карском море. Кроме этого, значительная гетерогенность акватории моря позволяет выдвинуть гипотезу о том, что вертикальное распределение Хл, характеризующееся наличием или отсутствием ПХМ, отличается в различных его регионах. Если это так, то оценка ПП различных регионов моря требует применения продукционных моделей разных типов. Для их разработки и совершенствования необходима информация об абиотических факторах, таких как фотосинтетически активная радиация (ФАР), содержание биогенных элементов и температура, определяющих уровень ПП в ПХМ. Таким образом, представляется важным исследование влияния этих факторов на уровень ПП, создаваемой в ПХМ в разных районах бассейна.

Актуальность исследования вертикального распределения ПП и Хл в Карском море позволяет сформулировать следующие цели настоящей статьи: (1) – определить различия вертикального распределения ПП и Хл в районах, где верхний слой моря находится под опресняющим влиянием речного стока, и в районах моря с более высокой соленостью; (2) – оценить вклад ПП, создаваемой в ПХМ в ИПП; (3) – оценить влияние абиотических факторов на ПП в ПХМ.

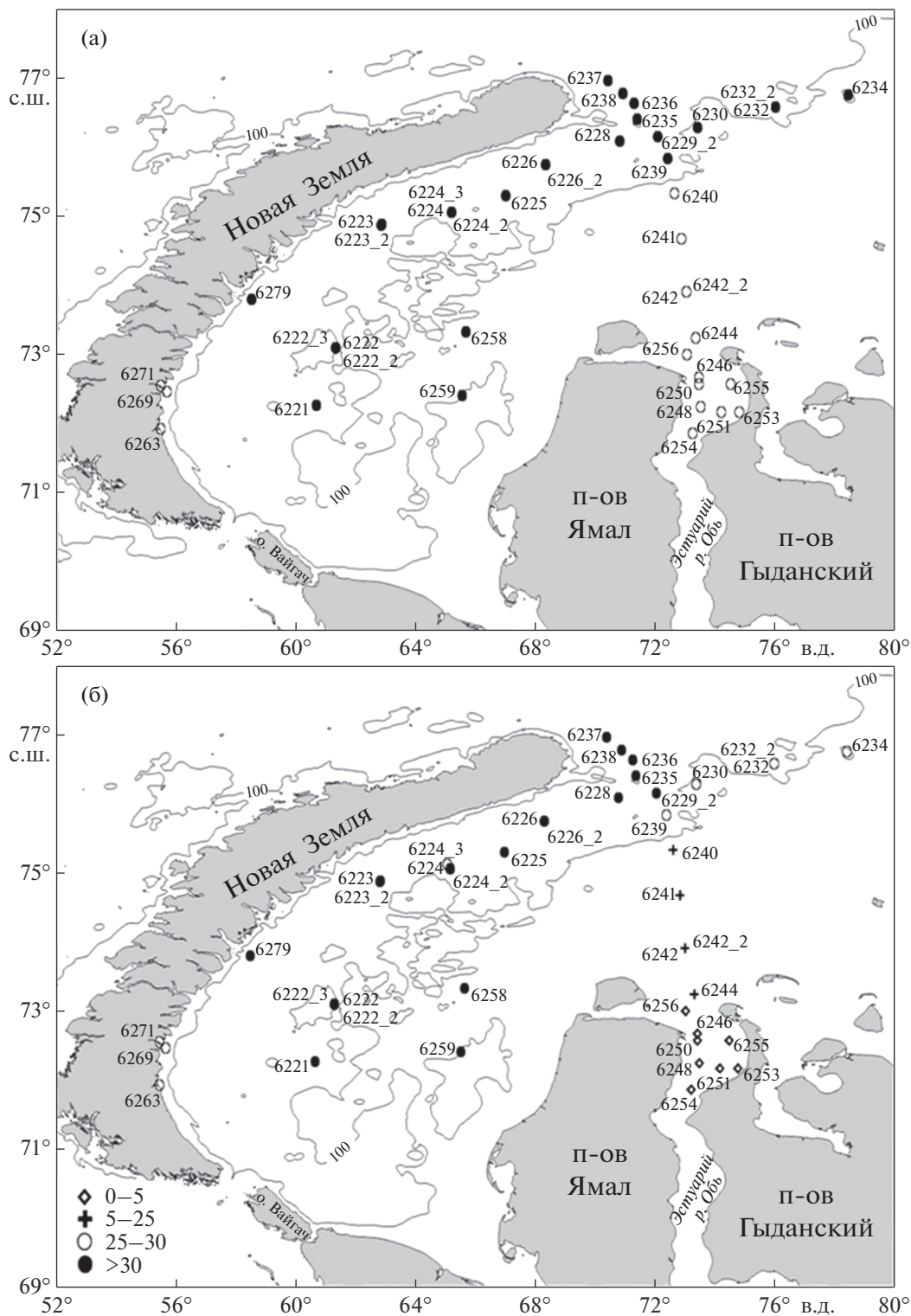
## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

**Районирование исследованной акватории и отбор проб.** Полевые данные для настоящей статьи были получены в ходе 76-го рейса НИС “Академик Мстислав Келдыш” в Карское море в период с 7 июля по 1 августа 2019 г. (рис. 1а). Для определения различий в вертикальном распределении ПП и Хл на исследованной акватории были выделены опресненные районы, подверженные интенсивному воздействию речного стока, с соленостью на поверхности ( $S_0$ ) < 25 и районы с  $S_0$  > 25 [37].

Местоположение станций выбиралось по результатам гидрофизической и гидрооптической съемки, выполнявшейся с помощью проточного измерительного комплекса [16]. Выбор местоположения станций служил целям максимального покрытия экспериментальными точками районов исследуемой акватории с разными условиями среды и получения наиболее полных характеристик узких градиентных фронтальных зон. Горизонты отбора проб определялись после предварительного зондирования температуры, электропроводности и флуоресценции CTD-зондом SBE-911 Plus (Seabird Electronics, США).

Для определения содержания Хл и ПП пробы воды отбирали 5-л батометрами комплекса SBE-32 Carousel Water Sampler с 6–9-ти горизонтов верхнего 100-метрового слоя. Проба из поверхностного слоя на этих станциях отбиралась пластиковым ведром одновременно с замыканием батометров у поверхности.

**Определение ПП.** ПП измерялась при помощи радиоуглеродной модификации метода светлых и темных склянок [39]. Постановка опытов осуществлялась по схеме имитации световых условий [27, 40] или согласно методу Райтера–Йенча [38] с модификациями [11]. Склянки предварительно обрабатывались 1 N HCl. По первой схеме пробы воды объемом 160 мл помещались под нейтральные светофильтры с пропусканием, соответствующим облученности на глубине отбора. Предварительно проводилось зондирование подводной облученности в диапазоне ФАР (см. ниже). После добавления меченого по углероду гидрокарбоната натрия ( $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ ) активностью 0.05  $\mu\text{Ci}$  на 1 мл, пробы экспонировали в течение половины светового дня в палубном инкубаторе при естественном освещении. Температура воды в инкубаторе в течение экспозиции поддерживалась близкой к температуре поверхности моря ( $T_0$ ) во время отбора проб. После окончания экспозиции содержимое склянок фильтровали при низком вакууме ( $\leq 0.3$  атм) через мембранные фильтры из нитроцеллюлозы “Владипор” (Россия) с размером пор 0.45  $\mu\text{m}$ . После фильтрации пробы обрабатывались 0.1 N HCl и фильтрованной морской водой, высушивались при комнатной температуре в течение ночи и помещались в



**Рис. 1.** Расположение станций, выполненных в 76-м рейсе НИС “Академик Мстислав Келдыш”. (а) – темные кружки – станции с выраженным подповерхностным хлорофилльным максимумом (ПХМ); светлые кружки – станции, на которых ПХМ не был выражен. (б) – поверхностная соленость на выполненных станциях.

сцинтилляционный флакон. После добавления 10 мл сцинтилляционного коктейля “Optiphase HiSafe III” (PerkinElmer, США) учет активности фильтров проводили через 6 ч на сцинтилляционном радиометре “Triathler” (Hidex, Финляндия). По результатам определения ПП на разных горизонтах строились кривые ее вертикального распределения. Площадь, ограниченная кривой, соответствовала величине ИПП.

Для расчета ИПП по методу Райтера–Йенча использовались данные об ассимиляции углерода в пробе с поверхности (ПП<sub>0</sub>), вертикальные профили Хл, распределение освещенности на разных горизонтах и осредненная зависимость ассимиляционного числа (АЧ) от подводной облученности, полученная по результатам измерений *in situ*, выполненных в предыдущих экспедициях в Карское море [11].

Следует отметить, что для оценки вклада ПХМ в ИПП мы использовали только данные, полученные с использованием схемы имитации световых условий. Объединенная база данных по ИПП служила для описания общей картины пространственных изменений этого показателя в Карском море в середине лета 2019 г.

**Определение содержания Хл.** Определение содержания Хл проводили флуориметрическим методом [23]. Пробы объемом ~500 мл фильтровали через стекловолоконные фильтры марки GF/F фирмы Whatman под вакуумом не более 0.3 атм. После фильтрации фильтры высушивали и хранили до анализа в морозильной камере холодильника при температуре –20°C не более суток в плотно закрытой емкости со свежeproкаленным силикагелем. Экстрагирование проводили 90%-м водным раствором ацетона в течение суток. Флуоресценцию полученных экстрактов измеряли на флуориметре Trilogy Turner Designs (США) до и после подкисления водным 1 N раствором HCl. Калибровка флуориметра была проведена по спектрофотометрическому методу с использованием химически чистого Хл (Sigma) в качестве стандарта. Расчет концентрации Хл и феофитина “а” проводили согласно [24].

**Методы определения надводной и подводной облученности.** Интенсивность надводной облученности измеряли с использованием датчика падающей радиации в диапазоне ФАР LI-190SA (LI-COR, США). Результаты измерений автоматически интегрировались в блоке LI-1400 за 15-ти минутные интервалы (Ein/m<sup>2</sup>) в течение дня и сохранялись во внутренней памяти блока.

Измерения подводной облученности осуществлялись в следующем режиме. Датчик падающей радиации устанавливался на открытой палубе и каждую секунду фиксировал значения освещенности в диапазоне ФАР (μEin/m<sup>2</sup> в секунду). Датчик подводной освещенности LI-192SA, укреп-

ленный вертикально на тросе, в режиме зондирования опускался на глубину ~60–80 м, а на мелководных станциях – до дна. В последующем для каждой глубины рассчитывались значения подводной освещенности в процентах от подповерхностной ФАР, восстанавливался профиль подводной освещенности, определялась глубина эвфотического слоя (Z<sub>с</sub>, 1% ФАР) и рассчитывался коэффициент диффузного ослабления нисходящего потока в слое 100–10% ФАР (K<sub>d</sub>).

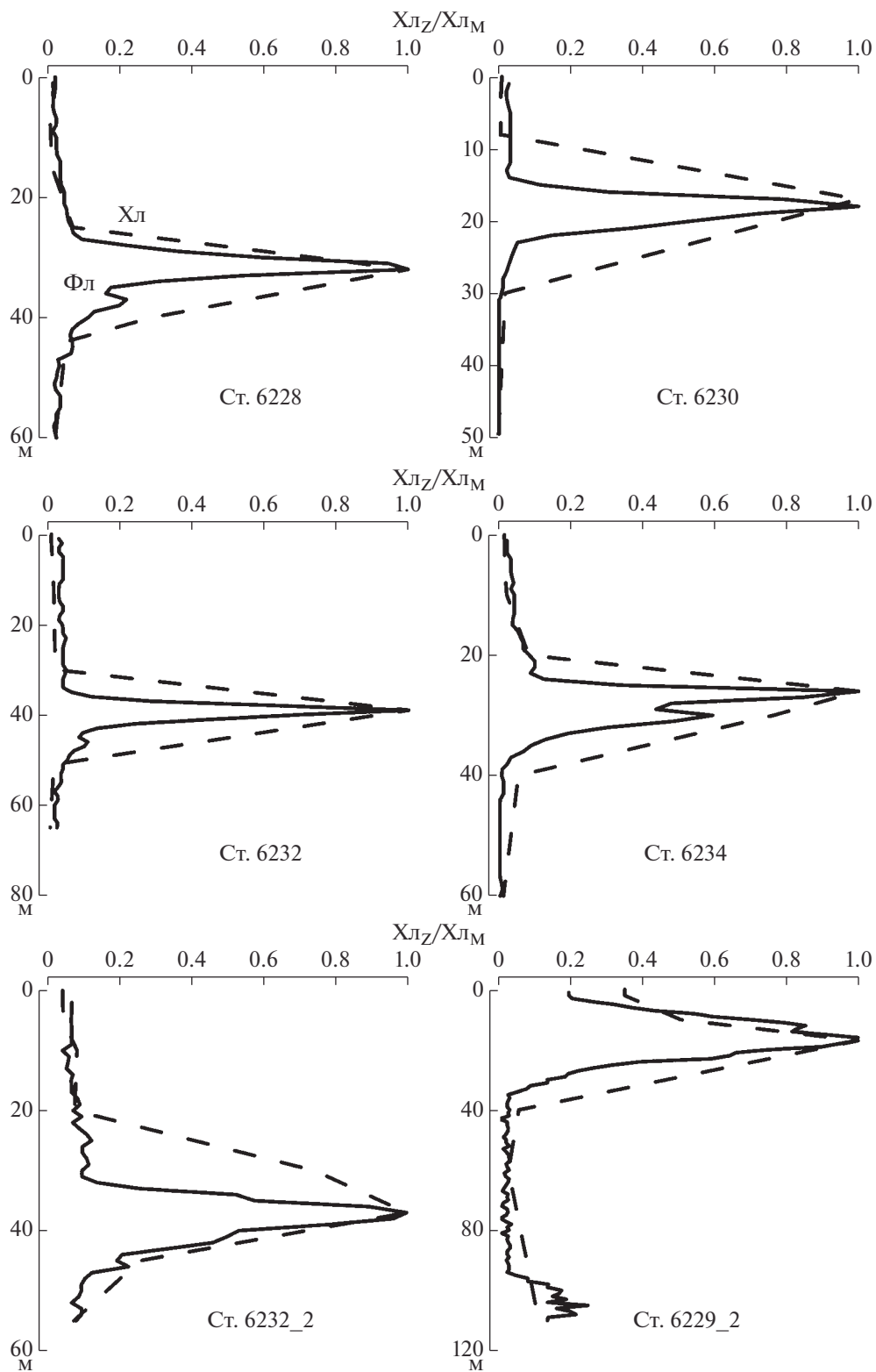
**Методы определения гидрохимических показателей.** Пробы для определения pH, биогенных элементов (силикаты, формы азота) и щелочности отбирались в пластиковую посуду 0.5 л без консервации. При работе в водах с большим количеством взвешенного вещества (эстуарии, зона смешения речных и морских вод) пробы предварительно фильтровались через мембранные фильтры Millex (Millipore, Германия) с диаметром пор 0.45 μm. Определение концентрации биогенных элементов проводилось согласно [19]. Колориметрические определения были выполнены на спектрофотометре HACH Lange DR 3900 (Германия).

Расчет содержания растворенной двуокиси углерода и различных форм растворенного неорганического углерода проводился pH-Alk методом по термодинамическим уравнениям карбонатного равновесия с применением концентрационных констант диссоциации угольной кислоты Роя [33] с поправками для вод со свойствами, отличными от морской воды [28].

**Определение подповерхностных максимумов Хл и ПП, границ верхнего перемешанного слоя и нитраклина.** Согласно [5], ПХМ определялся нами как слой, лежащий под пикноклином, в котором датчик флуоресценции (Wet Labs ECO-AFL/FL), установленный на зондирующем комплексе SBE-911 Plus, фиксировал повышенные значения по сравнению с выше- и нижележащими слоями. Локализация ПХМ, отмеченная по данным дискретного отбора проб, в целом хорошо соответствовала кривым непрерывной записи флуоресценции Хл (рис. 2). Непосредственно в ПХМ выделялся горизонт с максимальной для столба воды концентрацией Хл, который мы обозначили как Хл<sub>м</sub>. Следует отметить, что мы, следуя работе [46], считали Хл<sub>м</sub> хорошо выраженным, когда Хл<sub>м</sub>/Хл<sub>0</sub> > 1.15, где Хл<sub>0</sub> – концентрация Хл на поверхности.

Верхняя граница подповерхностного максимума первичной продукции (ППМ) определялась горизонтом, на котором тенденция уменьшения ПП с глубиной сменялась ее увеличением. Как и в случае с ПХМ, в ППМ была выделена глубина с максимальным значением (ПП<sub>м</sub>).

За нижнюю границу верхнего перемешанного слоя (ВПС) принимался горизонт, на котором



**Рис. 2.** Вертикальное распределение концентрации хлорофилла “а” ( $X_{л}$ ), измеренной в дискретных пробах, и непрерывной записи датчиком флуоресценции Wet Labs ECO-AFL/FL зонда SBE-911 Plus ( $\Phi_{л}$ ), нормализованные по максимальному значению ( $X_{лz}/X_{лM}$ ).

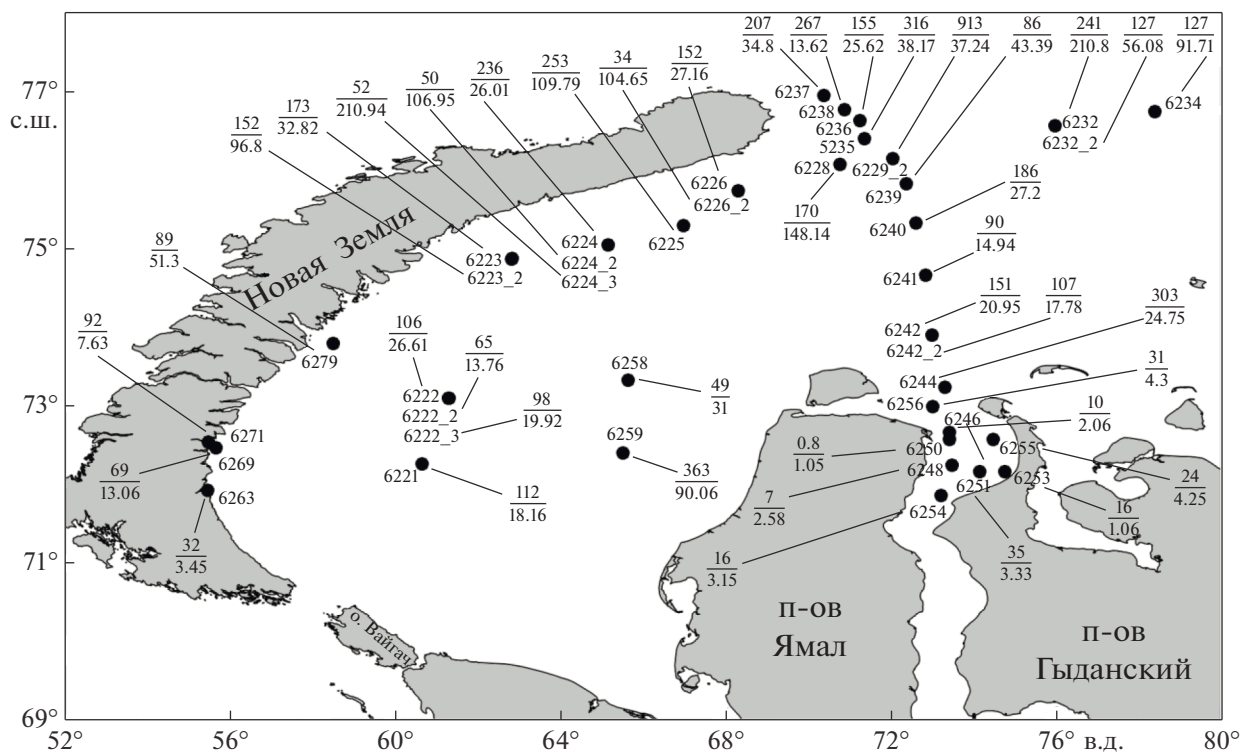


Рис. 3. Первичная продукция в столбе воды (цифра над чертой в  $\text{мгС}/\text{м}^2$  в день) и интегральное содержание хлорофилла "а" в слое фотосинтеза (цифра под чертой в  $\text{мг}/\text{м}^2$ ) на станциях, выполненных в 76-м рейсе НИС "Академик Мстислав Келдыш".

плотность воды ( $\sigma_t$ ) впервые превышала поверхностную величину на  $0.3 \text{ кг}/\text{м}^3$  [42]. Распределение суммы нитритного и нитратного азота ( $\text{NO}_2 + \text{NO}_3$ ) в ВПС было гомогенным. Верхняя граница нитраклины определялась горизонтом, на котором происходило резкое повышение  $\text{NO}_2 + \text{NO}_3$ .

**Статистический анализ.** Статистическая обработка данных была проведена при помощи программного пакета Statistica 6.0. Были применены непараметрические методы анализа. Влияние факторов среды на параметры ПХМ оценивалось с помощью рангового корреляционного анализа Спирмена и метода главных компонент (Principal Component Analysis – PCA). В качестве средних величин рассматривались медианные значения ( $Me$ ). Оценка различий между независимыми выборками осуществлялась по  $U$ -критерию Манна–Уитни (Mann–Whitney  $U$ -test). Нулевая гипотеза отвергалась при  $p < 0.05$ .

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Пространственное распределение ПП и Хл в Карском море в середине лета.** Величины ИПП и содержания Хл в слое фотосинтеза ( $\text{Хл}_{\text{фс}}$ ) приведены на рис. 3. Значения ИПП в районах с хорошо выраженным ПХМ варьировали от 34 до  $913 \text{ мгС}/\text{м}^2$

в день, при  $Me$ , равном  $152 \text{ мгС}/\text{м}^2$  в день. Величины  $\text{Хл}_{\text{фс}}$  в этих районах изменялись от 13.6 до  $210.9 \text{ мг}/\text{м}^2$ , составив по  $Me$   $39.1 \text{ мг}/\text{м}^2$ . Менее продуктивными были районы Карского моря, для которых ПХМ не был характерен (рис. 1а). Так, ИПП здесь варьировала 0.8 до  $303 \text{ мгС}/\text{м}^2$  в день.  $Me$  этого параметра была равной  $34 \text{ мгС}/\text{м}^2$  в день. Значения  $\text{Хл}_{\text{фс}}$  при отсутствии ПХМ находились в диапазоне от 1.1 до  $27.2 \text{ мг}/\text{м}^2$  ( $Me = 4.3 \text{ мг}/\text{м}^2$ ).

**Вертикальное распределение Хл и ПП и их типы в водах с разной соленостью.** Из анализа рис. 1а и 1б следует, что ПХМ был хорошо выражен в районах, не подверженных сильному влиянию речного стока с  $S_0 > 25$ . Исключение составили три станции (станции 6263, 6269 и 6271), расположенные на шельфе Южного острова архипелага Новая Земля. Опреснение поверхностного слоя воды на этих станциях ( $S_0$  от 26.18 до 28.34) было связано с влиянием пресноводных стоков из заливов и таянием льда и было не так значимо, как влияние речного выноса Оби и Енисея.

Опираясь на данные табл. 1 можно сделать вывод, что районы Карского моря, в которых вертикальное распределение Хл характеризовалось наличием ПХМ, и районы, где он отсутствовал, различаются по гидрофизическим, гидрохимическим и гидрооптическим характеристикам. Прежде все-

**Таблица 1.** Величины некоторых продукционных характеристик фитопланктона и абиотических факторов в Карском море в середине лета 2019 г. на станциях с выраженным подповерхностным хлорофилльным максимумом (ПХМ) и при его отсутствии

Тип станций	Статистика	Показатель								
		$T_0$	$S_0$	ВПС	$Z_3$	$K_d$	$NO_2 + NO_3$	Si	$Z_{nit}$	$X_{l_0}$
Наличие ПХМ	min	-1.5	27.69	3	20	0.100	0.00	0.05	3	0.04
	max	7.1	34.53	71	52	0.461	0.84	13.00	35	0.63
	Me	2.6	32.03	10	33	0.165	0.05	0.81	20	0.15
	N	26	26	26	26	26	26	26	26	24
Отсутствие ПХМ	min	0.7	0.12	1	1	0.288	0.01	1.43	6	0.30
	max	7.9	28.34	15	22	11.515	21.24	259.6	30	5.76
	Me	3.35	3.85	4	4	0.529	4.44	110.8	15	1.43
	N	16	16	16	10	16	16	16	16	4

Примечание.  $T_0$  – температура воды на поверхности, °C;  $S_0$  – соленость на поверхности; ВПС – глубина верхнего перемешанного слоя, м;  $Z_3$  – глубина эвфотического слоя (1% ФАР), м;  $K_d$  – коэффициент диффузного ослабления ФАР в слое 100 – 10%,  $m^{-1}$ ;  $NO_2 + NO_3$ , Si – концентрация на поверхности, соответственно, суммы нитритного и нитратного азота и растворенного кремния,  $\mu M$ ;  $Z_{nit}$  – верхняя граница нитраклина, м;  $X_{l_0}$  – концентрация Хл на поверхности,  $mg/m^3$ ; min, max – пределы изменчивости параметра, Me – медиана; N – количество наблюдений.

**Таблица 2.** Ранговая корреляция Спирмена между некоторыми оптическими показателями, характеристиками подповерхностного хлорофилльного максимума (ПХМ) и соленостью на поверхности

Статистика	$X_{l_0}$	$K_d$	$Z_3$	$I_M$ абсолют.	$Z_M$	$X_{l_{ПХМ}}$	Толщина ПХМ, м
R	<b>-0.78</b>	<b>-0.87</b>	<b>0.88</b>	<b>0.48</b>	<b>0.55</b>	<b>-0.60</b>	0.31
p	<b>&lt;10<sup>-3</sup></b>	<b>&lt;10<sup>-3</sup></b>	<b>&lt;10<sup>-3</sup></b>	<b>0.013</b>	<b>0.001</b>	<b>0.002</b>	0.122
N	<b>42</b>	<b>42</b>	<b>36</b>	<b>26</b>	<b>33</b>	<b>25</b>	26

Примечание.  $I_M$  абсолют. – абсолютное значение ФАР на глубине с максимальной концентрацией Хл ( $X_{l_M}$ ),  $E_{ip}/m^2$  в день;  $Z_M$  – глубина с максимальной концентрацией Хл, м;  $X_{l_{ПХМ}}$  – интегральное содержание Хл в ПХМ,  $mg/m^2$ ; R – коэффициент корреляции Спирмена; p – уровень значимости; N – количество наблюдений. Выделены достоверные корреляции при  $p < 0.05$ . Другие условные обозначения см. в табл. 1.

го, этот вывод следует отнести к значениям  $S_0$ , толщины ВПС и  $Z_3$ , которые достоверно отличались по U-критерию Манна–Уитни ( $p < 0.01$ ). С величинами  $S_0$ , которые характеризуют степень влияния речного стока на разные районы Карского моря [37], статистически значимо связаны оптические показатели и некоторые характеристики ПХМ (табл. 2). Оптические характеристики в районах, подверженных сильному воздействию речного стока, определяются повышенными концентрациями растворенного (РОВ) и взвешенного (ВОВ) органического вещества. Косвенно об этом может свидетельствовать величина  $X_{l_0}$ , статистически связанная с этими параметрами. Концентрация  $X_{l_0}$  в районах, подверженных влиянию речного выноса, была в среднем в 9.5 раза выше, чем на акваториях, где такого воздействия не наблюдалось (табл. 1).

В качестве примера пространственного распределения Хл был выбран разрез от эстуария Оби до глубоководного района желоба Св. Анны. Вертикальное распределение Хл на этом разрезе

показано на рис. 4. Видно, что ПХМ был отмечен за континентальным склоном. На станциях, выполненных на шельфе, на который распространяется сильное опресняющее воздействие речных вод, максимальные значения Хл зарегистрированы на поверхности или в ВПС.

Анализ всех вертикальных профилей ПП и Хл позволил выделить четыре типа их сочетания (рис. 5). Для первого типа характерен максимум ПП на поверхности и отсутствие вторичного максимума, связанного с ПХМ (рис. 5а). Второй тип характеризуется совпадением ПХМ и ППМ. При этом значения ПП на поверхности и на глубине ППМ приблизительно равны (рис. 5б). При третьем типе вертикального распределения ПП и Хл существует и ПХМ, и ППМ, но они не совпадают по глубине. При этом ППМ располагается выше ПХМ (рис. 5в). И, наконец, четвертый тип взаимного расположения вертикальных профилей ПП и Хл был отмечен на шельфе в водах речного плюма. Для этого типа характерно отсутствие и ПХМ, и ППМ, а максимумы ПП и Хл регистрируются на поверхности (рис. 5г).

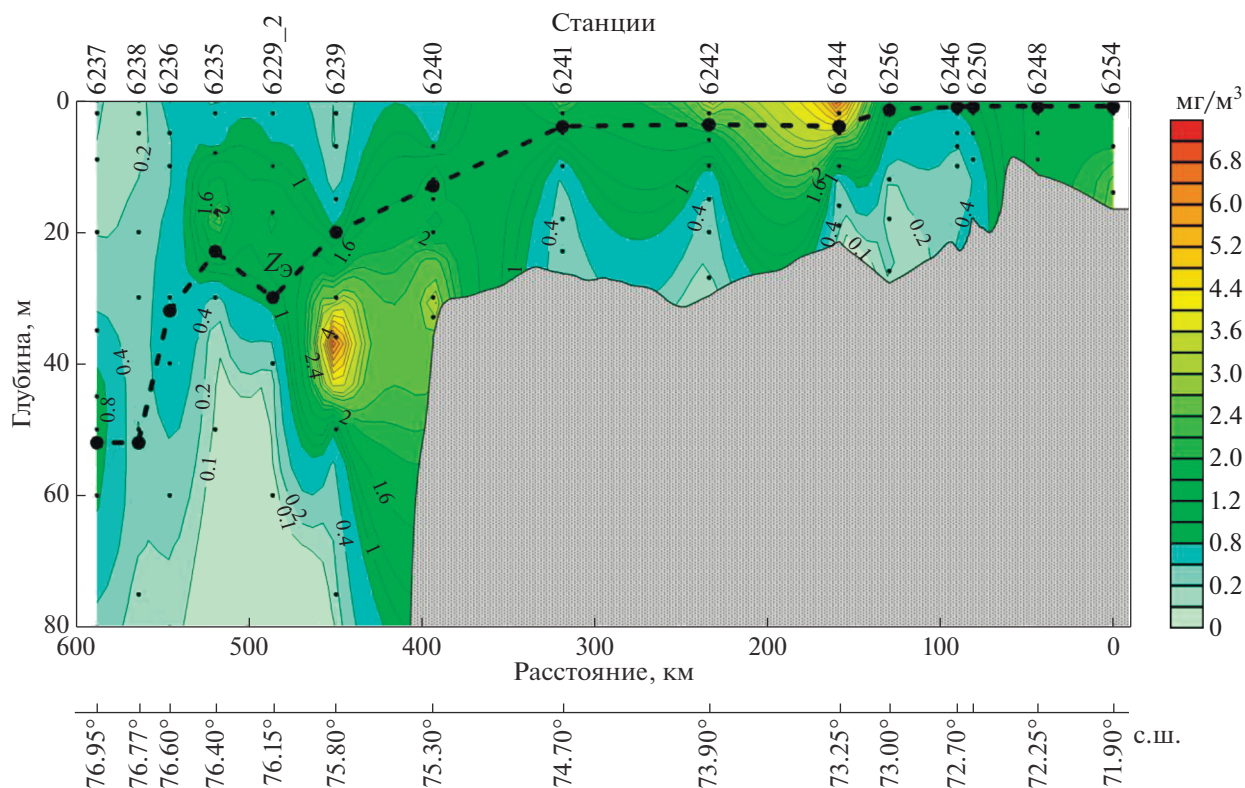


Рис. 4. Вертикальное распределение концентрации хлорофилла “а” на разрезе “Эстуарий р. Обь – желоб Св. Анны”. Пунктирной линией показана нижняя граница эвфотической зоны (1% ФАР) ( $Z_3$ ).

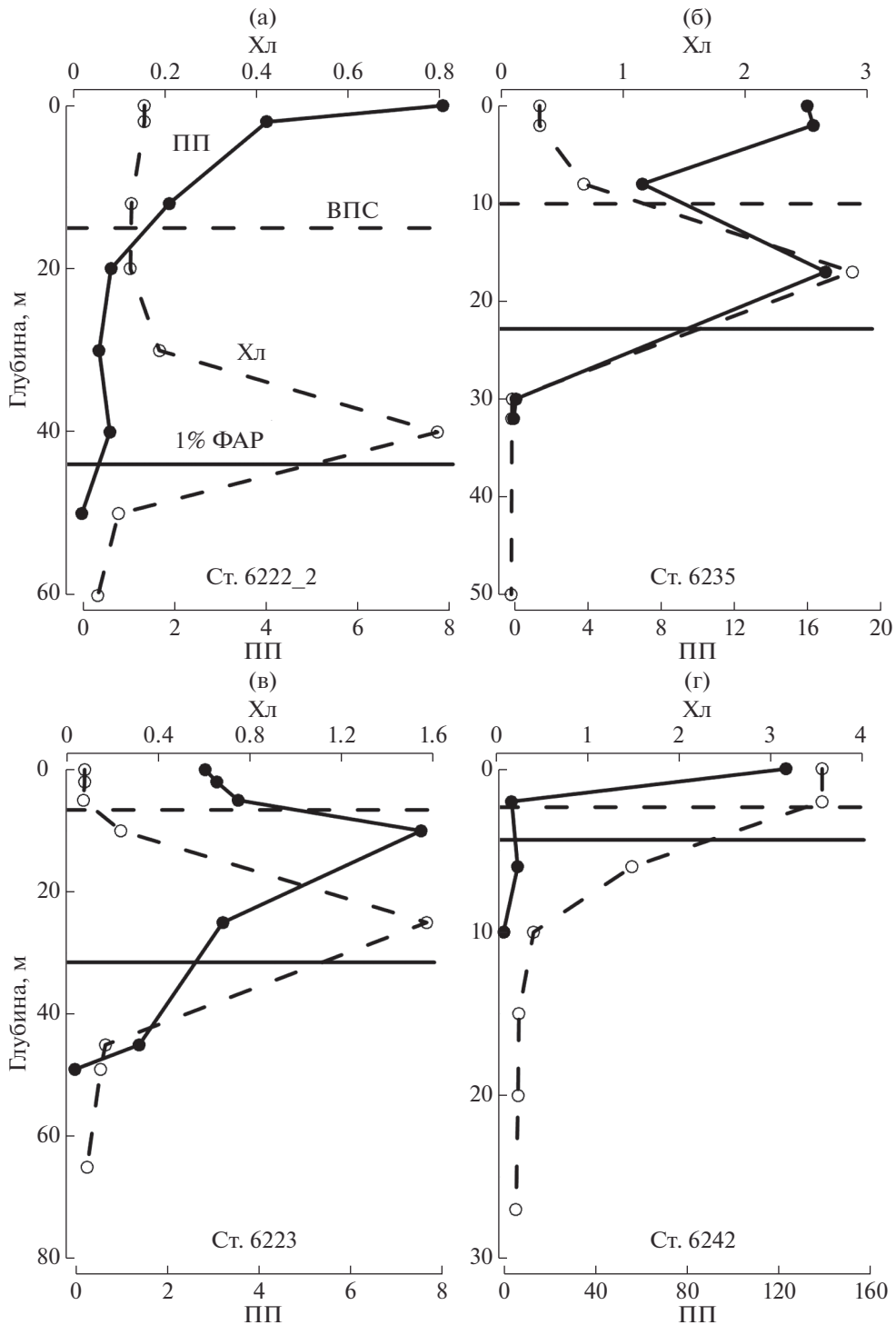
**Характеристики ПХМ и вклад различных слоев водного столба в ИПП.** В середине лета 2019 г. ПХМ в Карском море располагался на глубинах от 17 до 56 м ( $Me = 37$  м). Толщина этого слоя составляла от 9 до 45 м ( $Me = 20$  м). Концентрация  $X_{лм}$  в нем варьировала от 0.3 до 19.0  $mg/m^3$  ( $Me = 2.75$   $mg/m^3$ ). ПХМ, как правило, был выражен очень четко. Об этом свидетельствует отношение  $X_{лм}/X_{л0}$ , изменчивость которого составила от 1.27 до 370.05, а медианное значение говорит о превышении содержания хлорофилла на этом горизонте над поверхностными величинами более, чем на порядок ( $Me = 18.73$ ). Значителен был вклад ПХМ в  $X_{лфс}$ . Величины этого вклада варьировали от 30 до 94% при медиане, равной 68% (табл. 3).

При рассмотрении вклада различных слоев водного столба в ИПП нас заинтересовала роль слоя, формирующего сигнал, регистрируемый сканером цвета океана ( $Z_{сп}$ ) (penetration depth), ВПС и ПХМ (табл. 4). На станциях с хорошо выраженным ПХМ  $Z_{сп}$  варьировала в узких пределах, от 6 до 8 м ( $Me = 6.5$  м). Интегральные значения ПП в этом слое (ИПП $_{сп}$ ) изменялись от 11 до 73  $mgC/m^2$  в день ( $Me = 18$   $mgC/m^2$  в день), а его вклад в ИПП составлял от 11 до 45% ( $Me = 16\%$ ). В период проведения работ толщина ВПС варьировала в пределах 16–22 м ( $Me = 17$  м). Интеграль-

ные значения ПП в ВПС (ИПП $_{впс}$ ) изменялись от 25 до 116  $mgC/m^2$  в день ( $Me = 39$   $mgC/m^2$  в день), а его вклад в ИПП составлял 26–74% ( $Me = 37\%$ ). Интегральные значения ПП в ПХМ находились в пределах от 37 до 165  $mgC/m^2$  в день ( $Me = 56$   $mgC/m^2$  в день). Величины вклада ПХМ в ИПП варьировали от 3 до 76%, составив, согласно медианному значению, 55% (табл. 4). На станциях, на которых ПХМ отсутствовал, большая часть ПП создавалась в приповерхностных слоях воды (табл. 5). Так, в 50% случаев в слое с глубиной  $Z_{сп}$  создавалось от 60 до 100% ИПП, а в ВПС такой вклад достигался на 75% станций.

**Влияние факторов среды на ПП в ПХМ.** Горизонт с  $X_{лм}$ , как правило, отмечался вблизи нижней границы эвфотической зоны и верхней границы нитраклина ( $Z_{нит}$ ) (рис. 4–6). Получена статистически значимая связь между  $Z_m$  и  $Z_3$  ( $R = 0.55$ ,  $p < 0.01$ ,  $N = 31$ ). Положительная, но гораздо менее выраженная связь обнаружена между  $Z_m$  и  $Z_{нит}$  ( $R = 0.19$ ,  $p = 0.339$ ,  $N = 27$ ). Горизонт  $Z_m$  практически всегда располагался в зоне отрицательных температур ( $T_m$ ). Исключение составили ст. 6236 и 6237 в желобе Св. Анны, где проявилось влияние теплых атлантических вод (табл. 6). Содержание  $NO_2 + NO_3$  на глубине  $Z_m$  ( $NO_2 + NO_{3m}$ ) в среднем было выше предела концентраций, лимити-





**Рис. 5.** Типы вертикального распределения первичной продукции (ПП,  $\text{мгС/м}^3$  в день) и концентрации хлорофилла “а” ( $\text{Хл}$ ,  $\text{мг/м}^3$ ) в Карском море в середине лета 2019 г. (а) – подповерхностный хлорофилльный максимум (ПХМ) не подтвержден максимумом ПП (ППМ); (б) – ПХМ и ППМ совпадают; (в) – ППМ располагается выше ПХМ; (г) – величины ПП и Хл убывают с глубиной. Пунктирной и сплошной линиями показаны, соответственно, нижние границы верхнего перемешанного слоя (ВПС) и эвфотической зоны ( $Z_e$ ).

тирующих рост арктического фитопланктона ( $0.9 \mu\text{M}$ ) [44]. Исключениями являлись станции, на которых  $Z_{\text{lit}}$  располагался, в большинстве случаев, довольно высоко (табл. 6). Этот вывод под-

тверждает статистически значимая связь между концентрацией  $\text{NO}_2 + \text{NO}_{3\text{M}}$  и  $Z_{\text{M}}$  ( $R = 0.61, p < 0.01, N = 24$ ). Абсолютные значения ФАР на глубине  $Z_{\text{M}}$  были ниже компенсационной интенсивности света

**Таблица 3.** Характеристики подповерхностного хлорофилльного максимума (ПХМ) в Карском море в середине лета 2019 г.

Ст.	Дата	$\varphi$	$\lambda$	$H$	$X_{L_M}$	$Z_M$	$X_{L_M}/X_{L_0}$	Толщина ПХМ, м	Пределы ПХМ, м	$X_{L_{ПХМ}}$	$X_{L_{ПХМ}}/X_{L_{Фс}}$ %	$\Phi$
6221	07.07.	72.27	60.66	120	1.08	42	16.6	32	28–60	15.55	85	20
6222	07.07.	73.1	61.32	88	1.42	36	11.37	30	20–50	24.39	—	16
6223	08.07.	74.88	62.84	370	1.57	25	19.60	11	18–29	13.75	42	30
6224	08.07.	75.05	65.16	125	1.42	24	11.66	10	19–29	10.37	—	32
6225	09.07.	75.3	66.98	186	9.95	25	68.40	17	18–35	91.04	—	10
6226	09.07.	75.74	68.3	312	1.57	24	10.70	22	18–40	21.57	79	36
6228	09.07.	76.08	70.76	335	15.58	32	47.87	19	25–44	138.69	94	7
6230	10.07.	76.28	73.36	96	18.21	17	108.32	10	13–23	92.28	—	3
6232	10.07.	76.57	75.96	128	18.98	39	125.19	14	34–48	156.06	74	2
6234	10.07.	76.75	78.37	102	12.21	26	60.02	18	22–40	68.07	—	8
6232_2	11.07.	76.57	75.96	130	3.37	37	22.54	15	30–45	29.72	53	17
6229_2	12.07.	76.15	72.03	167	1.79	17	2.84	30	10–40	29.27	—	24
6235	12.07.	76.4	71.35	183	2.87	17	9.11	14	11–25	22.52	59	22
6236	12.07.	76.63	71.25	230	0.70	40	1.27	41	10–51	21.59	—	19
6237	13.07.	76.95	70.37	535	1.09	45	4.94	38	38–76	23.49	68	29
6238	13.07.	76.77	70.87	403	0.31	20	2.80	45	5–50	9.89	—	25
6239	13.07.	75.83	72.37	177	3.36	35	17.86	25	30–55	21.14	49	3
6226_2	18.07.	75.74	68.3	306	15.74	37	370.05	9	33–42	73.66	70	—
6224_2	19.07.	75.05	65.16	122	11.45	41	149.77	12	38–50	75.68	71	—
6258	20.07.	73.33	65.64	60	1.30	39	12.79	35	22–57	27.03	—	23
6259	20.07.	72.41	65.52	100	4.47	51	35.64	40	20–60	86.37	—	16
6222_2	21.07.	73.1	61.3	92	0.80	40	5.06	20	30–50	9.41	68	19
6279	31.07.	73.8	58.51	150	2.62	48	29.55	11	44–55	15.54	30	17
6224_3	31.07.	75.05	65.16	120	9.88	54	33.67	26	49–75	108.32	51	2
6223_2	31.07.	74.87	62.83	368	7.18	56	137.56	11	54–65	40.99	—	6
6222_3	01.08.	73.1	61.31	85	0.94	34	5.90	33	15–48	17.36	87	24

Примечание. Северная широта ( $\varphi$ ) и восточная долгота ( $\lambda$ ) представлены в виде десятичной дроби. Показатели:  $H$  – глубина станции, м;  $Z_M$  – глубина с  $X_{L_M}$ , м;  $X_{L_M}/X_{L_0}$  – отношение максимальной и поверхностной величин концентрации Хл; ПХМ – подповерхностный хлорофилльный максимум;  $X_{L_{ПХМ}}/X_{L_{Фс}}$  – отношение содержания Хл в ПХМ (в пределах слоя фотосинтеза) к содержанию Хл в слое фотосинтеза;  $\Phi$  – содержание феофитина “а” в % от суммы хлорофилла “а” и феофитина “а” на глубине  $X_{L_M}$ . Другие условные обозначения см. в табл. 1 и 2.

для фитопланктона Арктического океана (1.3–1.7 Ein/m<sup>2</sup> в день) [43, 44].

*A priori* можно сказать, что на уровень ПП в ПХМ оказывает влияние множество факторов. В свою очередь, связи этих факторов между собой характеризуются мультиколлинеарностью. Это приводит к неопределенности в оценках их влияния на ПП. Для выявления связей ПП в ПХМ с факторами среды без влияния мультиколлинеарности нами был применен РСА.

Результаты РСА, представленные на рис. 7, показывают, что из абиотических факторов первую главную компоненту (РС1) составляют освещенность на глубине  $Z_M$  ( $I_M$ ) и  $NO_2 + NO_{3M}$ . Из характеристик фитопланктона к РС1 принадлежат интегральная ПП в ПХМ (ИПП<sub>ПХМ</sub>) и ассимиляционное число на глубине  $Z_M$  ( $AЧ_{ПХМ}$ ), которое характеризует скорость ассимиляции органического вещества. Этот фактор описывает 42.29%

суммарной дисперсии. Вторая главная компонента (РС2) включает в себя интегральные значения концентрации Хл в ПХМ ( $X_{L_{ПХМ}}$ ),  $X_{L_M}$  и  $T_M$  (25.51% суммарной дисперсии). На рис. 7 видно, что ИПП<sub>ПХМ</sub> определяется РС1, причем с  $I_M$  и  $AЧ_{ПХМ}$  связь положительная, а с  $NO_2 + NO_{3M}$  – отрицательная. Также отрицательной оказалась связь ИПП<sub>ПХМ</sub> с  $T_M$ . В середине лета ИПП<sub>ПХМ</sub> практически не зависела от биомассы фитопланктона в ПХМ, если ее индексом считать концентрацию Хл ( $X_{L_{ПХМ}}$  и  $X_{L_M}$ ).

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

**Пространственная изменчивость вертикального распределения ПП и Хл в Карском море в середине лета.** Фундаментальные исследования предыдущих лет позволили разработать теорию вертикального распределения Хл в Мировом океане

**Таблица 4.** Вклад различных слоев водного столба в интегральную величину первичной продукции в Карском море в середине лета 2019 г. на станциях с выраженным подповерхностным хлорофилльным максимумом (ПХМ)

Ст.	Z <sub>фс</sub>	Z <sub>м</sub>	Z <sub>ппм</sub>	ПП <sub>м</sub> /ПП <sub>0</sub>	AЧ <sub>пхм</sub>	Z <sub>сп</sub>	ИПП <sub>сп</sub>	ИПП <sub>сп</sub> /ИПП, %	ВПС	ИПП <sub>впс</sub>	ИПП <sub>впс</sub> /ИПП, %	ИПП <sub>пхм</sub>	ИПП <sub>пхм</sub> /ИПП, %
6221	60	42	28	0.34	0.06	7	24	21	18	53	47	37	33
6223	49	25	10	1.14	0.09	6	20	12	7	25	14	41	24
6226	42	24	18	1.51	0.09	6	22	14	10	40	26	66	43
6228	40	32	32	1.65	0.19	4	15	9	8	24	14	74	44
6232	51	39	39	0.78	0.01	4	22	9	7	32	13	64	27
6232_2	45	37	2	0.52	0.03	3	33	26	4	41	32	34	27
6235	32	17	2	1.06	0.25	5	73	23	10	116	37	165	52
6237	65	45	0	0.79	0.05	7	42	20	22	93	45	75	36
6239	40	35	2	0.05	0.01	3	28	33	6	51	59	3	3
6226_2	40	37	37	1.45	0.01	7	6	18	3	4	12	11	32
6224_2	50	41	41	5.21	0.01	8	11	21	11	12	23	27	52
6222_2	50	40	0	0.08	0.03	7	29	45	16	48	74	8	12
6279	58	48	0	0.19	0.05	8	22	25	19	45	51	13	15
6224_3	70	54	0	0.18	0.004	2	10	19	4	15	29	13	25
6222_3	50	34	34	1.05	0.14	6	11	11	16	25	26	74	76

Примечание. Z<sub>фс</sub> – толщина слоя фотосинтеза, м; Z<sub>м</sub> – глубина с максимальной концентрацией Хл (Хл<sub>м</sub>), м; Z<sub>ппм</sub> – глубина с максимальной величиной ПП (ПП<sub>м</sub>), м; ПП<sub>м</sub>/ПП<sub>0</sub> – отношение максимальных величин ПП в ПХМ и на поверхности; АЧ<sub>пхм</sub> – ассимиляционное число на глубине Хл<sub>м</sub>, мгС/мг хл “а” в час; Z<sub>сп</sub> – толщина слоя, формирующего поток восходящего излучения, регистрируемого сканером цвета океана (Z<sub>сп</sub> = 1/K<sub>d</sub>), м; ВПС – верхний перемешанный слой, м; ИПП<sub>сп</sub>, ИПП<sub>впс</sub> и ИПП<sub>пхм</sub> – интегральная первичная продукция в слое Z<sub>сп</sub>, в ВПС и в ПХМ, соответственно, мгС/м<sup>2</sup> в день; ИПП<sub>сп</sub>/ИПП – вклад первичной продукции в слое Z<sub>сп</sub> в первичную продукцию в столбе воды; ИПП<sub>впс</sub>/ИПП – вклад первичной продукции в ВПС в первичную продукцию в столбе воды; ИПП<sub>пхм</sub>/ИПП – вклад первичной продукции в ПХМ в первичную продукцию в столбе воды (толщина ПХМ приведена в табл. 3).

**Таблица 5.** Вклад различных слоев водного столба в интегральную первичную продукцию в Карском море на станциях без выраженного подповерхностного хлорофилльного максимума (ПХМ)

Ст.	Дата	φ	λ	H	Z <sub>фс</sub>	Z <sub>сп</sub>	ИПП <sub>сп</sub>	ИПП <sub>сп</sub> /ИПП, %	ВПС	ИПП <sub>впс</sub>	ИПП <sub>впс</sub> /ИПП, %
6240	14.07.	75.33	72.59	37	22	2	31	17	2	31	17
6241	14.07.	74.67	72.83	27	12	0.4	22	24	2	60	67
6242	15.07.	73.91	72.98	31	10	1	93	62	2	127	84
6244	15.07.	73.24	73.29	22	6	0.4	43	14	3	237	78
6246	16.07.	72.67	73.41	23	2.5	2	9	90	4	10	100
6248	16.07.	72.25	73.47	11	1.5	0.1	0.9	13	7	7	100
6250	16.07.	72.58	73.4	19	1.1	2	0.8	100	5	0.8	100
6251	16.07.	72.17	74.14	12	2	2	35	100	2	35	100
6253	16.07.	72.17	74.75	12.5	1.8	2	16	100	5	16	100
6254	16.07.	71.87	73.2	16.5	2	2	16	100	15	16	100
6255	17.07.	72.58	74.46	16	3.7	1	11	46	7	24	100
6256	17.07.	73.00	73.00	29	4	1	20	65	1	20	65
6242_2	17.07.	73.91	72.98	30	10	0.2	17	16	4	100	93
6263	23.07.	71.93	55.48	31	13	3	26	81	1	10	31
6269	26.07.	72.47	55.68	76	35	3	28	41	6	35	51
6271	26.07.	72.55	55.49	50	14	3	58	63	1	25	27

Примечание. Условные обозначения см. в табл. 3 и 4.

[34, 46]. Согласно этой теории, в хорошо перемешанных эвтрофных водах с высокой концентрацией Хл<sub>0</sub> (>1 мг/м<sup>3</sup>) вертикальное распределение Хл гомогенно в пределах ВПС. Ниже этого слоя концентрация Хл постепенно убывает с глубиной. Напротив, в стратифицированных мезо-

олиготрофных водах вертикальный профиль Хл характеризуется наличием ПХМ, расположенным ниже границы ВПС.

Результаты исследований, проведенных в последние две декады (2007–2019 гг.) в Карском море, показали, что исключением из этого правила могут

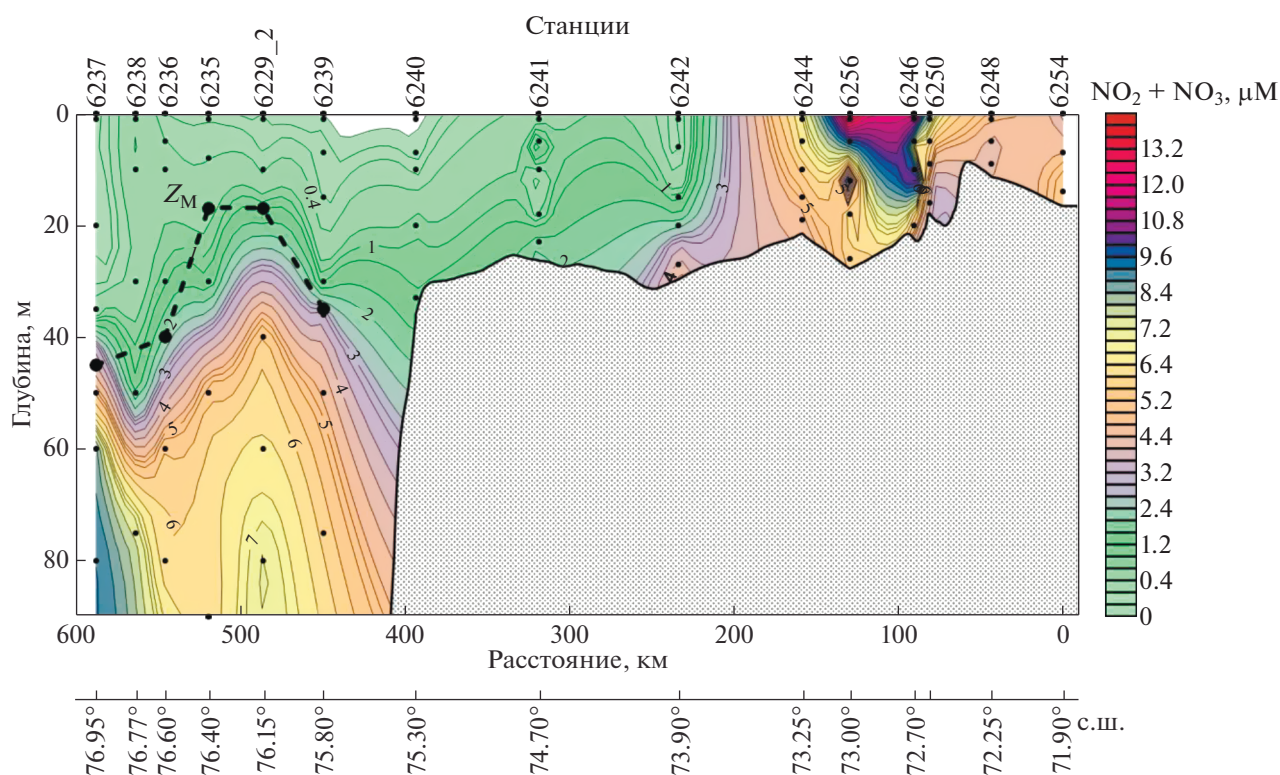


Рис. 6. Вертикальное распределение суммы нитритов и нитратов ( $\text{NO}_2 + \text{NO}_3$ ) на разрезе “Эстуарий р. Обь – желоб Св. Анны”. Пунктирной линией показан горизонт с максимальной концентрацией хлорофилла “а” ( $Z_M$ ).

быть стратифицированные шельфовые прибрежные районы, подверженные интенсивному речному стоку Оби и Енисея. Здесь пресная речная вода, распространяясь относительно тонким слоем по поверхности, способствует формированию резкого пикноклина, связанного с галоклином. С другой стороны, повышенные концентрации РОВ и ВОВ в поверхностном опресненном слое снижают прозрачность и уменьшают поток ФАР в эвфотическую зону. Таким образом, на глубинах под пикноклином создаются дисфотические условия, которые препятствуют формированию ПХМ.

В середине лета в период окончания сезонного половодья на Оби и Енисее [22, 26] нами отмечена четкая дифференциация акватории Карского моря по признаку наличия или отсутствия ПХМ (табл. 1). Так, вертикальное распределение Хл в районах, расположенных на внешнем шельфе, континентальном склоне и в желобе Св. Анны, характеризовалось хорошо выраженным ПХМ. В то же время ПХМ отсутствовал на внутреннем шельфе, подверженном влиянию речного стока.

ИПП в Карском море в середине лета 2019 г. определялась особенностями вертикального распределения ПП и Хл. Этот вывод основывается на превышении в 4.5 раза медиан ИПП для районов с хорошо выраженным ПХМ по сравнению с районами, для которых ПХМ не был характерен.

ИПП в районах с ПХМ статистически значимо отличалась от акваторий, подверженных влиянию речного выноса, где ПХМ не был выражен ( $U$ -тест Манна–Уитни,  $p < 0.01$ ).

Вопрос о влиянии ПХМ на оценку годовой величины ИПП в Арктическом океане остается дискуссионным [2–4, 29]. Ответ на этот вопрос позволяет выбрать тип продукционной модели, которую используют для таких оценок: интегрированную по глубине модель или модель с вертикальным разрешением. Опресненная, обогащенная РОВ и ВОВ область, находящаяся под влиянием стока Оби и Енисея, из года в год занимает обширную площадь акватории Карского моря [15, 25, 36]. Нами показано, что, по крайней мере, в середине лета для этой области ПХМ не характерен. Таким образом, результаты исследования пространственной изменчивости ПХМ в Карском море свидетельствуют, что в морях, подверженных влиянию интенсивного речного стока, использование единого типа модели может привести к ошибкам в оценке годовой величины ИПП.

**Вклад ПХМ в ИПП и влияние на него факторов среды.** Расположение ПХМ в столбе воды в Карском море в середине лета соответствовало общему правилу для всего Мирового океана. Горизонт с  $X_{L_m}$  регистрировался вблизи нижней границы эвфотической зоны (1% ФАР) и верхней границы

нитраклина [6]. При этом физиологическое состояние клеток в этом слое было очень хорошим. Об этом свидетельствует низкое содержание феофитина “а” в процентах от суммы Хл и феофитина “а” на горизонте с Хл<sub>м</sub> (≤36%) (табл. 3).

Величины ПП, регистрируемые в ПХМ, и, следовательно, вклад ИПП<sub>пхм</sub> в суммарную продукцию столба воды определяются воздействием факторов среды. Результаты, полученные с помощью РСА (рис. 7), свидетельствуют, что ПП на глубине Хл<sub>м</sub> положительно коррелировала с уровнем освещенности и отрицательно с концентрацией NO<sub>2</sub> + NO<sub>3</sub>. Последний факт можно объяснить статистически значимой положительной зависимостью NO<sub>2</sub> + NO<sub>3м</sub> от Z<sub>м</sub> (R = 0.61, p < 0.01, N = 24). В свою очередь облученность на глубине Хл<sub>м</sub> также определяется Z<sub>м</sub> (R = -0.60, p < 0.01, N = 26). Таким образом, при заглублении Хл<sub>м</sub> ФАР уменьшается, отрицательно сказываясь на уровне ПП. Зависимость уровня ПП в ПХМ от его глубины иллюстрируется статистически значимой связью ее абсолютных значений с глубиной Z<sub>м</sub> (R = -0.58, p < 0.05, N = 15). При уменьшении ФАР с глубиной увеличение концентрации NO<sub>2</sub> + NO<sub>3</sub> уже не приводит к возрастанию ПП в ПХМ, так как скорость фотосинтеза на этих глубинах лимитирована уровнем освещенности.

Обращает на себя внимание отсутствие статистически значимой зависимости ИПП<sub>пхм</sub> от концентрации Хл в ПХМ (рис. 7). Более того, между величинами ПП и Хл непосредственно на глубине Z<sub>м</sub> (Хл<sub>м</sub>) была получена отрицательная, но статистически незначимая корреляция (R = -0.40, N = 15). Такой, на первый взгляд парадоксальный, результат объясняется тем, что Z<sub>м</sub> совпадала с глубиной максимума ПП (Z<sub>ппм</sub>) только на 33% станций (табл. 4). В остальных случаях ПП<sub>м</sub> располагался в хорошо освещенных слоях воды ближе к поверхности. В отличие от абсолютных значений, вклад ИПП<sub>пхм</sub> в ИПП столба воды статистически значимо коррелировал с вкладом Хл<sub>пхм</sub> в Хл<sub>фс</sub> (R = 0.70, p < 0.01, N = 15).

ПП на глубине ПХМ определялась уровнем ассимиляционной активности фитопланктона, показателем которой является величина АЧ. Коэффициент ранговой корреляции Спирмена между ИПП<sub>пхм</sub> и АЧ<sub>пхм</sub> был высоким (R = 0.73, p < 0.01, N = 15). Положительная, но статистически незначимая связь была отмечена также между АЧ<sub>пхм</sub> и ПП на глубине Z<sub>м</sub> (R = 0.49, N = 15).

Ранее, по данным экспедиций, проведенных в Карском море в осенний период, было установлено, что ПП создается в основном в приповерхностном слое воды. В этот сезон вклад ВПС в ИПП в водах разного трофического статуса составлял от 60 до 88%, а вклад ПП, создаваемой в ПХМ, был относительно невелик – от 1 до 27%

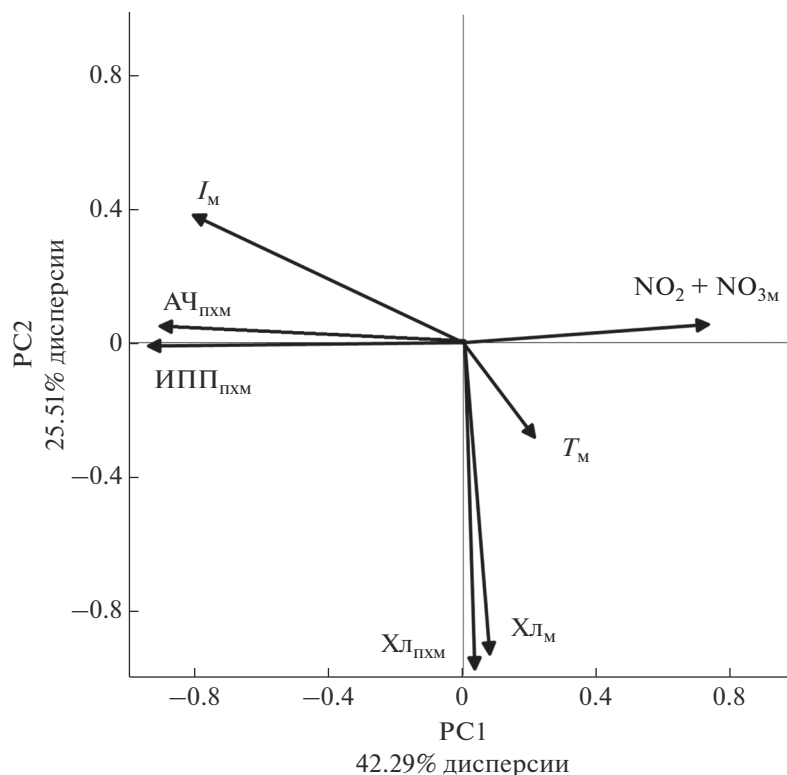
**Таблица 6.** Некоторые абиотические факторы, характеризующие подповерхностный хлорофилльный максимум (ПХМ) в Карском море в середине лета 2019 г.

Ст.	Z <sub>м</sub>	T <sub>м</sub>	NO <sub>2</sub> + NO <sub>3м</sub>	Z <sub>нит</sub>	I <sub>м</sub> отн.	I <sub>м</sub> абсолют.
6221	42	-0.91	2.66	28	1.3	0.25
6222	36	-1.30	2.09	23	1.5	0.35
6223	25	-1.75	3.34	11	1.9	0.46
6224	24	-1.25	0.11	24	5.3	0.92
6225	25	-1.66	1.32	3	1.7	0.30
6226	24	-1.73	3.36	10	3.5	0.61
6228	32	-1.66	0.39	32	1.2	0.13
6230	17	-1.65	0.39	17	1.7	0.19
6232	39	-1.34	1.08	35	0.6	0.07
6234	26	-1.67	4.15	20	0.7	0.15
6232_2	37	-1.34	0.71	35	0.8	0.16
6229_2	17	-0.74	1.12	10	5.3	1.66
6235_1	17	-0.26	0.70	8	3.2	1.01
6236	40	1.08	2.63	5	0.5	0.17
6237	45	0.32	4.80	20	1.9	0.49
6238	20	1.67	0.67	30	12.9	3.28
6239	35	-1.67	3.56	15	0.2	0.06
6226_2	37	-1.73	3.91	10	0.1	0.04
6224_2	41	-0.92	4.88	10	0.4	0.13
6258	39	-1.12	—	—	0.9	0.11
6259	51	-1.44	—	—	0.1	0.02
6222_2	40	-1.42	2.91	20	1.3	0.26
6279	48	-1.44	4.07	28	0.9	0.21
6224_3	54	-1.08	6.49	30	0.1	0.01
6223_2	56	-0.69	5.88	12	0.4	0.05
6222_3	34	-1.21	0.16	34	1.7	0.23

Примечание. T<sub>м</sub> – температура воды на глубине Хл<sub>м</sub>, °С; NO<sub>2</sub> + NO<sub>3м</sub> – сумма нитритов и нитратов на глубине Хл<sub>м</sub>, µМ; I<sub>м</sub> отн. – относительное значение ФАР на глубине Хл<sub>м</sub>, %. Другие условные обозначения см. в табл. 1, 2 и 3.

[1, 12]. Результаты последующих работ, выполненных во второй половине лета, показали, что вклад ИПП<sub>пхм</sub> в ИПП Карского моря может быть более существенным. Медианное значение этого вклада по данным из работы [11] составило 55%. В настоящей работе нами показано, что в середине лета ПП, ассоциированная с ПХМ, также, как и во второй половине лета [11], составляет 55% по медиане от ИПП в столбе воды. Таким образом, можно сделать предварительный вывод о том, что наблюдается тенденция к увеличению вклада ИПП<sub>пхм</sub> в ИПП столба воды ближе к началу вегетационного сезона.

Данные сканнеров цвета океана, используемые для оценки ИПП акваторий Арктического океана, подверженных влиянию речного стока, доступны только из узкого приповерхностного слоя (Z<sub>сп</sub>). В середине лета толщина этого слоя составляла от <1 до 8 м. Близкие значения Z<sub>сп</sub> были отмечены в Карском море ранее в июле–августе [11]. Медианное значение вклада ПП, создаваемой в слое Z<sub>сп</sub>, варьирует от 16% в районах с выраженным ПХМ до 40% в районах, где подповерх-



**Рис. 7.** Графическое представление результатов применения метода главных компонент при анализе зависимостей первичной продукции и концентрации хлорофилла “а” в ПХМ от факторов среды. PC1 – первая главная компонента; PC2 – вторая главная компонента; ИПП<sub>ПХМ</sub> – интегральные значения первичной продукции в слое ПХМ; XЛ<sub>ПХМ</sub> – интегральные величины концентрации хлорофилла “а” в ПХМ; XЛ<sub>М</sub> – максимальные значения концентрации хлорофилла “а” в ПХМ; АЧ<sub>ПХМ</sub> – ассимиляционное число на глубине с XЛ<sub>М</sub>; I<sub>М</sub> – абсолютные величины ФАР на глубине с XЛ<sub>М</sub>; NO<sub>2</sub> + NO<sub>3</sub><sub>М</sub> – сумма нитритов и нитратов на глубине с XЛ<sub>М</sub>; T<sub>М</sub> – температура воды на глубине с XЛ<sub>М</sub>.

ностный максимум Хл отсутствует. Это свидетельствует о том, что летом основная ИПП создается в слоях воды, недоступных спутниковому зондированию. Таким образом, сезонная изменчивость вклада ПХМ в ИПП всего столба воды предполагает создание сезонно адаптированных продукционных моделей для оценки ее годовой величины и распределения по акватории Карского моря.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Большая пространственно-временная и вертикальная изменчивость продукционных параметров и факторов среды в оптически сложных водах Карского моря значительно усложняет алгоритмы оценки годовой величины ИПП. Данные, полученные в последнее десятилетие, свидетельствуют о различиях в вертикальном распределении Хл и ПП районов, находящихся под выраженным влиянием стока Оби и Енисея и акваторий, свободных от этого воздействия. Кроме этого, существует сезонная изменчивость вертикального распределения этих параметров. Наиболее точная оценка годовой величины ИПП Кар-

ского моря требует учета всех видов изменчивости при разработке алгоритмов расчета этого основного параметра функционирования экосистемы. Таким образом, для достижения этой цели невозможно использование какого-то одного типа продукционной модели. Применение единого алгоритма, разработанного для Арктического океана, при расчете годовой величины ИПП Карского моря неизбежно будет приводить к значительным погрешностям в оценке этого параметра.

Феномен ПХМ, а также его вклад в ИПП Арктического океана в целом и Карского моря в частности, остается слабо изученным. Выяснение происхождения ПХМ и его пространственно-временной изменчивости требует комплексных исследований с привлечением данных по видовому и размерному составу фитопланктона, его функциональному состоянию, а также данных о роли выедания зоопланктоном. Более точная оценка вклада ПП, создаваемой в ПХМ, требует новых полевых наблюдений в период схода сезонного льда в раннелетний сезон.

**Источники финансирования.** Работа выполнена в рамках Государственного задания Министер-

ства науки и высшего образования Российской Федерации № 0128-2021-0007. Экспедиционные исследования и обработка спутниковых данных проведены при финансовой поддержке грантов РФФИ № 18-05-60069 и № 18-05-60302 “Арктика”. Анализ гидрохимических проб проведен при финансовой поддержке гранта РФФИ № 19-17-00196. Анализ гидрооптических данных проведен при финансовой поддержке гранта РФФИ № 19-55-45024 ИНД\_а.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Демидов А.Б., Мошаров С.А. Вертикальное распределение первичной продукции и хлорофилла “а” в Карском море // *Океанология*. 2015. Т. 55. № 4. С. 577–591.
2. Ardyna M., Babin M., Gosselin M. et al. Parameterization of vertical chlorophyll a in the Arctic Ocean: impact of the subsurface chlorophyll maximum on regional, seasonal and annual primary production estimates // *Bio-geosciences*. 2013. V. 10. № 3. P. 1345–1399.
3. Arrigo K.R., Matrai P.A., van Dijken G.L. Primary productivity in the Arctic Ocean: Impacts of complex optical properties and subsurface chlorophyll maxima on large-scale estimates // *J. Geophys. Res.* 2011. V. 116. C11022. <https://doi.org/10.1029/2011JC007273>
4. Bouman H.A., Jackson T., Sathyendranath S., Platt T. Vertical structure in chlorophyll profiles: influence on primary production in the Arctic Ocean // *Phil. Trans. R. Soc.* 2020. <https://doi.org/10.1098/rsta.2019.0351>
5. Brown Z.W., Lowry K.E., Palmer M.A. et al. Characterizing the subsurface chlorophyll a maximum in the Chukchi Sea and Canada Basin // *Deep Sea Res II*. 2015. V. 118. P. 88–104.
6. Cullen J.J. Subsurface chlorophyll maximum layers: enduring enigma or mystery solved? // *Annu. Rev. Mar. Sci.* 2015. V. 7. P. 207–239.
7. Carmack E.C., Macdonald R.W., Jasper S. Phytoplankton productivity on the Canadian Shelf of the Beaufort Sea // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2004. V. 277. P. 37–50.
8. Carr M.-E., Friedrichs M.A.M., Schmeltz M. et al. A comparison of global estimates of marine primary production from ocean color // *Deep-Sea Res., Part II*. 2006. V. 53. P. 741–770.
9. Cherkasheva A., Nöthig E.M., Bauerfeind E. et al. From the chlorophyll-a in the surface layer to its vertical profile: a Greenland Sea relationship for satellite applications // *Ocean Sci.* 2013. V. 9. P. 431–445.
10. Cota G.F., Pomeroy L.R., Harrison W.G. et al. Nutrients, primary production and microbial heterotrophy in the southeastern Chukchi Sea: Arctic summer nutrient depletion and heterotrophy // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1996. V. 135. P. 247–258.
11. Demidov A.B., Gagarin V.I., Vorobieva O.V. et al. Spatial and vertical variability of primary production in the Kara Sea in July and August 2016: The influence of the river plume and subsurface chlorophyll maxima // *Pol. Biol.* 2018. V. 41. № 3. P. 563–578. <https://doi.org/10.1007/s00300-017-2217-x>
12. 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.
13. Dittmar T., Kattner G. The biogeochemistry of the river and shelf system of the Arctic Ocean: a review // *Mar. Chem.* 2003. V. 83. P. 103–120.
14. Fütterer D.K., Galimov E.M. Siberian river run-off into the Kara Sea: characterization, quantification, variability and environmental significance – an introduction / Eds. Stein R. Amsterdam: Elsevier, 2003. P. 1–8.
15. Glukhovets D.I., Goldin Y.A. Surface desalinated layer distribution in the Kara Sea determined by shipboard and satellite data // *Oceanologia*. 2020. V. 62. P. 364–373.
16. Goldin Y.A., Shatravina A.V., Levchenko V.A. et al. Analysis of spatial variability of fluorescent intensity of seawater in western part of the Black Sea // *Fundam. Prikl. Gidrofiz.* 2015. V. 7. № 1. P. 11–20.
17. Gordeev V.V., Kravchishina M.D. River flux of dissolved organic carbon (DOC) and particulate organic carbon (POC) to the Arctic Ocean: what are the consequences of the global changes? // *Influence of climate change on the changing Arctic and Sub-Arctic conditions / Eds. Nihoul J.C.J., Kostianoy A.G. Springer: Dordrecht*, 2009. P. 145–160.
18. 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 // *Am. J. Sci.* 1996. V. 296. P. 664–691.
19. Grasshoff K., Kremling K., Ehrhardt M. *Methods of seawater analysis*, 3rd ed. New York: Wiley, 1999.
20. Hill V., Cota G. Spatial patterns of primary production on the shelf, slope and basin of the Western Arctic in 2002 // *Deep-Sea Res., Part II*. 2005. V. 57. № 24–26. P. 3344–3354.
21. Holmes R.M., Peterson B.J., Gordeev V.V. et al. Flux of nutrients from Russian rivers to the Arctic Ocean: can we establish a baseline against which to judge future changes? // *Water Resour. Res.* 2000. V. 36. P. 2309–2320.
22. Holmes R.M., McClelland J.W., Peterson B.J. et al. Seasonal and annual fluxes of nutrients and organic matter from large rivers to the Arctic Ocean and surrounding seas // *Estuaries Coasts*. 2012. V. 35. P. 369–382.
23. Holm-Hansen O., Lorenzen C.J., Holmes R.W., Strickland J.D.H. Fluorometric determination of chlorophyll // *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* 1965. V. 30. P. 3–15.
24. Holm-Hansen O., Riemann B. Chlorophyll a determination: improvements in methodology // *Oikos*. 1978. V. 30. P. 438–447.
25. Kubryakov A., Stanichny S., Zatsepin A. River plume dynamics in the Kara Sea from altimetry-based lagrangian model, satellite salinity and chlorophyll data // *Remote Sens. Environ.* 2016. V. 176. P. 177–187.
26. Le Fouest V., Babin M., Trembley J.-É. The fate of riverine nutrients on Arctic shelves // *Biogeosciences*. 2013. V. 10. № 6. P. 3661–3677.
27. Lohrenz S.E. Estimation of primary production by the simulated *in situ* method // *ICES mar. Sci. Symp.* 1993. V. 197. P. 159–171.
28. Makkaveev P.N. The total alkalinity in the anoxic waters of the Black sea and in sea-river mixture zones. Intergovernmental Oceanographic Commission. Joint IOC-JGOFS CO2 Advisory Panel Meeting. Seven Session. Annex V. UNESCO, 1998.

29. *Martin J., Dumont D., Tremblay J.-E.* Contribution of subsurface chlorophyll maxima to primary production in the coastal Beaufort Sea (Canadian Arctic): A model assessment // *J. Geophys. Res.* 2013. V. 118. № 11. P. 5873–6318.
30. *Martin J., Tremblay J.-E., Gagnon J. et al.* Prevalence, structure and properties of subsurface chlorophyll maxima in Canadian Arctic waters // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2010. V. 412. P. 69–84.
31. *Martin J., Tremblay J.-E., Price N.M.* Nutritive and photosynthetic ecology of subsurface chlorophyll maxima in Canadian Arctic waters // *Biogeosciences.* 2012. V. 9. P. 6445–6488.
32. *Martini K.I., Stabeno P.J., Ladd C. et al.* Dependence of subsurface chlorophyll on seasonal water masses in the Chukchi Sea // *J. Geophys. Res.* V. 121. P. 1755–1770.
33. *Millero F.J.* Thermodynamics of the carbon dioxide system in oceans // *Geochim. Cosmochim. Acta.* 1995. V. 59. № 4. P. 661–677.
34. *Morel A., Berthon J.F.* Surface pigments, algal biomass profiles, and potential production of the euphotic layer: Relationships reinvestigated in view of remote sensing applications // *Limnol. Oceanogr.* 1989. V. 34. № 8. P. 1545–1562.
35. *Opsahl S., Benner R., Amon R.W.* Major flux of terrigenous dissolved organic matter through the Arctic Ocean // *Limnol. Oceanogr.* 1999. V. 44. № 8. P. 2017–2023.
36. *Osadchiv A.A., Frey D., Shchuka S.A. et al.* Structure of the freshened surface layer in the Kara Sea during ice-free periods // *J. Geophys. Res.* 2020. <https://doi.org/10.1029/2020JC016486>
37. *Pivovarov S., Schlitzer R., Novikhin A.* River run-off influence on the water mass formation in the Kara Sea // *Siberian river run-off in the Kara Sea / Eds. Stein R.* Amsterdam: Elsevier, 2003. P. 9–25.
38. *Ryther J.H., Yentsch C.S.* The estimation of phytoplankton production in the ocean from chlorophyll and light data. *Limnol. Oceanogr.* 1957. V. 2. P. 281–286.
39. *Steemann Nielsen E.* The use of radioactive carbon ( $C^{14}$ ) for measuring organic production in the sea // *J. Cons. Perm. Ins. Explor. Mer.* 1952. № 18. P. 117–140.
40. *Steemann Nielsen E.* Experimental methods for measuring organic production in the sea // *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer.* 1958. V. 144. P. 38–46.
41. *Stein R.* Circum Arctic river discharge and its geological record // *Int. J. Earth Sci.* 2000. V. 89. P. 447–449.
42. *Timmermans M.L., Cole S., Toole J.* Horizontal density structure and restratification of the Arctic Ocean surface layer // *J. Phys. Oceanogr.* 2012. V. 42. P. 659–668.
43. *Tremblay J.-É., Gagnon J.* The effect of irradiance and nutrient supply on the productivity of Arctic waters: a perspective on climate change // *Influence of climate change on the changing Arctic and Sub-Arctic condition / Eds. Nihpul J.C.J., Kostianoy A.G.* New York: Springer, 2009. P. 73–94.
44. *Tremblay J.-É., Michel C., Hobson K.A.* Bloom dynamics in early opening waters of the Arctic Ocean // *Limnol. Oceanogr.* 2006. V. 51. № 2. P. 900–912.
45. *Volkov V.A., Johannessen O.M., Borodachev V.E. et al.* Polar Seas Oceanography. An Integrated Case Study of the Kara Sea. Chichester: Springer-Praxis, 2002.
46. *Uitz J., Claustre H., Morel A., Hooker S.B.* Vertical distribution of phytoplankton communities in open ocean: An assessment on surface chlorophyll // *J. Geophys. Res.* 2006. V. 111. C08005. <https://doi.org/10.1029/2005JC003207>

## Vertical Variability of Primary Production and Chlorophyll *a* in the Kara Sea in the Middle of Summer: Contribution of Subsurface Maxima to the Water Column Values

A. B. Demidov<sup>a, #</sup>, V. I. Gagarin<sup>a</sup>, E. V. Ereemeeva<sup>a</sup>, V. A. Artemiev<sup>a</sup>, A. A. Polukhin<sup>a</sup>, S. A. Shchuka<sup>a</sup>,  
A. V. Grigoriev<sup>a</sup>, A. N. Khrapko<sup>a</sup>, and M. V. Flint<sup>a</sup>

<sup>a</sup>*Shirshov Institute of Oceanology Russian Academy of Science, Moscow, Russia*

<sup>#</sup>*e-mail: demspa@rambler.ru*

Spatial and vertical variability of primary production (PP) and Chl *a* were studied in the framework of 76th cruise of R/V “Akademik Mstislav Keldysh” to the Kara Sea from 7 July to 1 August 2019. In the middle of the summer the subsurface chlorophyll maximum (SCM) was well pronounced in the regions outside of river run-off influence with surface salinity >25. The water column PP (IPP) values depend on the vertical PP and Chl *a* distribution and were meaningfully (4.5 times) higher in the regions with well pronounced SCM. The contribution of SCM to the IPP in the middle of the summer was 55% on average, and approximately 4 fold higher than in the autumn according to previous studies. The statistically significant link between the contribution of SCM to IPP and the contribution of SCM to photosynthetic layer integrated Chl *a* was established. The absolute values of PP formed in the SCM did not depend on Chl *a* concentration and were affected by assimilation activity of phytoplankton, which in turn depended on underwater irradiance at those depths. Our findings suggest that development of regionally and seasonally adopted production models is relevant for estimation of annual Kara Sea IPP.

**Keywords:** primary production, chlorophyll *a*, vertical distribution, subsurface chlorophyll maximum, Kara Sea