

УДК 581.526.3 (268.45)

**Первичная продукция фитопланктона и сообщества
донных продуцентов юго-восточной части
Баренцева моря в условиях полярного дня**

Т. В. Дудина

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ФГУП «ВНИРО», г. Москва)
e-mail: vitchenko-pinro@yandex.ru

Была исследована суточная динамика фотосинтеза первичных продуцентов в период полярного дня в юго-восточной части Баренцева моря. Экспериментальные работы проводили в сублиторальной зоне Кольского залива и на океанографическом разрезе «Кольский меридиан». Для измерения первичной продукции применяли модифицированный кислородный метод светлых и тёмных склянок. Концентрацию растворённого кислорода определяли методом Винклера. В результате проведённых исследований было показано, что фотосинтетическая активность первичных продуцентов в период полярного дня связана с суточной динамикой ФАР. Все исследованные группы морских водорослей сохраняют циркадные биологические ритмы. Основную долю первичной продукции прибрежной зоны формируют водоросли-макрофиты, фитопланктонное сообщество производит около 1/3 совокупной продукции. По мере удаления от берега фитопланктон постепенно занимает лидирующее положение в качестве первичного продуцента органического вещества, но уровень первичной продукции по сравнению с прибрежной зоной снижается.

Ключевые слова: первичная продукция, фитопланктон, микрофитобентос, суточная динамика ФАР, сублиторальная зона, разрез «Кольский меридиан», динамика продукционно-деструкционных процессов, полярный день.

ВВЕДЕНИЕ

В связи с началом масштабных мероприятий по разработке газовых и нефтяных месторождений на шельфе арктического бассейна значительно возрос интерес к исследованию российского сектора Арктики. Баренцево море является одним из самых высокопродуктивных арктических морей. Сложная система тёплых и холодных течений, протяжённость фронтальных термохалинных зон, наличие берегового стока, особенности климата и гидрохими-

ческого режима создают уникальные условия для функционирования баренцевоморской экосистемы. Вместе с интенсивным развитием нефтегазового комплекса в регионе увеличивается антропогенная нагрузка на арктическую экосистему и появляется объективная необходимость сохранения и восстановления морских биологических ресурсов. Низкие температуры, особенности ледового режима, длительный период полярной ночи, лимитирующий фотосинтетические процессы, полярный день

в летнее время — все эти факторы формируют уникальные условия существования живых организмов в высоких широтах и делают арктические морские экосистемы уязвимыми для внешнего вмешательства. Приоритетным направлением научных исследований становится изучение структурных и функциональных характеристик первичных продуцентов, которые являются важнейшим компонентом арктических морских экосистем, во многом определяющим их структуру и ход протекающих в них биологических процессов. Необходимо не только оценить особенности распределения, численность, биомассу и скорость образования первичного органического вещества (ОВ), но и выявить причины, на них влияющие.

Сообщества первичных продуцентов играют важную роль в морских экосистемах. Отмечается прямая зависимость между количеством и распределением фито- и зоопланктона, фито- и зообентоса и рыбной производительностью водоёмов. Для бассейна Баренцева моря, акватория которого имеет важное нерестово-нагульное и промысловое значение, исследование продукционного потенциала особенно актуально.

В окраинных шельфовых морях в создании ОВ принимают участие фитопланктон, микрофитобентос, ледовые микроводоросли и водоросли-макрофиты. В нашем исследовании рассматриваются две обширные группы первичных продуцентов: фитопланктон и сообщество донных продуцентов, преимущественно состоящее из микрофитобентоса и макрофитов. Они участвуют в процессах круговорота вещества и трансформации энергии в морской среде и являются первоначальным звеном в пищевых цепях. Диатомовые водоросли, преобладающие в составе сообщества фитопланктона и микрофитобентоса Баренцева моря, служат кормовой базой для зоопланктонных организмов и бентосных беспозвоночных (моллюски, медузы, каляноидные копеподы, криль и т. д.), некоторых видов рыб (сельдь, сайка) и молоди рыб в прибрежной зоне. Отмирая, микроводоросли формируют детрит и РОВ.

Общие представления о видовом составе и количественных характеристиках фитопланктона и микрофитобентоса в районе исследования вполне сформировались. Фитопланктон более исследован в этом отношении по срав-

нению с микрофитобентосом, несмотря на то что вклад сообщества микрофитобентоса в создание первичной продукции (ПП) Баренцева моря сложно переоценить.

Годовая продукция фитопланктона в пелагиали сублиторальной зоны составляет 60 г С/м², микрофитобентос литорали синтезирует 30,5 г С/м², а сублиторали — 40 г С/м² в год [Кузнецов, Шошина, 2003]. При сравнении количественных характеристик микроводорослей в равнообъёмных биотопах бентали и пелагиали прибрежной зоны Баренцева моря было показано, что биомасса микрофитобентоса превышает биомассу фитопланктона приблизительно в 6 раз. Расчёты производились для 100-километровой прибрежной полосы Восточного Мурмана до границы эвфотической зоны, проходящей по 20-метровой изобате. Объём воды этой части прибрежных вод составляет 0,7 км³, а площадь дна — 69 км² [Кузнецов, 1991]. Неритический фитопланктон увеличивает свою биомассу за счёт значительного количества (более 40%) бентосных диатомей, поднимающихся со дна в толщу воды и способных длительное время существовать в этих условиях. Бентосные автотрофные организмы обладают широким пределом толерантности к интенсивности освещения. В сообществе микрофитобентоса, в отличие от фитопланктона, угнетение фотосинтеза при низких уровнях освещённости наблюдается редко [Taylor, 1964; Gargas, 1971; Hunding, 1971]. Диатомовые водоросли бентического сообщества представлены в основном пеннатными формами. Они присутствуют в бентосных биоценозах в течение всего года [Кузнецов, Бондарчук, 1988]. Вегетационный период у бентосных микроводорослей, в отличие от фитопланктона, более продолжителен [Кузнецов, Шошина, 2003]. Диатомеи фитобентоса литоральной и сублиторальной зоны, учитывая протяжённость береговой линии Баренцева моря, имеют большое значение для обеспечения питанием различных гидробионтов, особенно молоди рыб в прибрежных районах. Мы считаем, что изучению сообщества микрофитобентоса в арктических морях уделяется незаслуженно мало внимания и данный пробел современным исследователям предстоит восполнить в ближайшее время.

Сезонные особенности продукционных характеристик автотрофов в Баренцевом море остаются недостаточно изученными. Среди факторов, влияющих на уровень ПП, выделяют длительность фотопериода и интенсивность освещения, концентрацию биогенных элементов, гидрологические параметры и адаптационную способность автотрофов.

Уровень фотосинтетической активности в значительной степени зависит от освещённости. Географическое положение Баренцева моря в высоких широтах обуславливает сезонную динамику поступления солнечной радиации. Полуденная высота солнца в пределах Баренцева моря изменяется от 0° в период зимнего до $42,5^\circ$ в период летнего солнцестояния [Яковлев, 1961]. Продолжительность дня варьирует от 0 часов в период полярной ночи до 24 часов в период полярного дня. Выраженные сезонные колебания значений суммарной солнечной радиации вызваны различиями в продолжительности светового дня и положением солнца над горизонтом в течение года (рис. 1) [Марти, Мартисен, 1969].

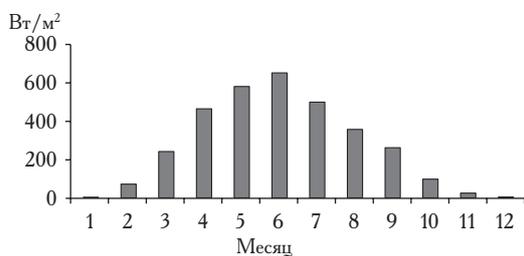


Рис. 1. Годовая динамика суммарной солнечной радиации в прибрежной зоне Баренцева моря (70° с.ш.), рассчитано по данным [Маршунова, Мишин, 1994]

Уровень падающей солнечной радиации, необходимый для инициирования активной вегетации фитопланктона, составляет приблизительно $150\text{--}200$ кал/см² в сутки [Кузнецов, 1991].

Для Баренцева моря характерна пространственная неоднородность распределения ПП. Средняя продолжительность вегетационного периода фитопланктона составляет $150\text{--}180$ дней (с апреля по октябрь-ноябрь). У микрофитобентоса вегетационный период продолжительнее за счёт физиологических особенностей

микроводорослей, формирующих состав сообщества в осенний и зимний период. У донных одноклеточных водорослей существует ряд адаптаций к длительному нахождению на глубине и низкой интенсивности освещения: низкий уровень метаболизма и незначительное снижение концентрации пигментов [Steele, Baird, 1968; Frenchand, Hargraves, 1980]. В афотической зоне литоральных осадков, где повышена концентрация первичного ОБ, бентосные микроводоросли способны переходить на гетеротрофное питание и продолжать динамично развиваться [Admiraal, Peletier, 1979].

Период активного продуцирования ОБ альгофлорой начинается в марте-апреле и заканчивается в сентябре-октябре. Динамика продукционно-деструкционных параметров в годовом цикле сообщества фитопланктона и микрофитобентоса носит ярко выраженный сезонный характер и в целом соответствует сезонному ходу структурных перестроек микроводорослевых сообществ.

В развитии фитопланктона восточной части Баренцева моря выделяют весенний период, когда продукционные процессы преобладают над деструкционными. В пределах этого времени можно выделить два подпериода: ранневесенний (апрель) и собственно весенний (май — середина июня). В весенний период, на который приходится менее четверти годового цикла, синтезируется основная масса ОБ (до 40%). Такому высокому выходу ПП способствуют близкие к оптимальным световые и гидрохимические условия для фотосинтеза. Далее можно выделить летний период, характеризующийся специфическими абиотическими условиями и перестройкой пелагического сообщества. Как и в весеннем цикле, в нём условно выделяют два подпериода: раннелетний (середина июня — первая декада августа) и летний минимум (первая декада августа — начало сентября). Начиная с раннелетнего сукцессионного цикла, по мере прогрева прибрежной пелагиали и создания оптимальных условий для развития гетеротрофных форм в пелагиали и бентали, расходы сообщества на дыхание постоянно растут. В начале лета продуцируется около трети годового количества ОБ менее чем за месячный интервал. Высокий уровень потребления ОБ уравнивает синтез вновь

синтезированного ОВ. В период летнего минимума экологический метаболизм сообщества строится за счёт ранее синтезированного ОВ в процессе рециклинга. Потребление ОВ значительно превышает ПП и в фитосообществе преобладают миксотрофные и гетеротрофные формы микроводорослей [Кузнецов, Шошина, 2003].

По нашим данным, начало активной вегетации микрофитобентоса литорали Кольского залива Баренцева моря приходится на конец марта, ПП с конца марта до середины июня превосходит потребление кислорода сообществом. Биотический баланс сообщества с конца марта по июнь положительный, то есть больше 1, продукция превышает деструкцию. За вегетационный период значения продукции и деструкции ОВ сообществом микрофитобентоса Кольского залива варьируют в пределах 130–430 мл O_2/m^2 (70–230 мг С/ m^2) в сутки и 40–520 мл O_2/m^2 (21–279 мг С/ m^2) в сутки соответственно [Витченко, 2005].

Именно во время периода весеннего и летнего сукцессионного развития фитопланктона и микрофитобентоса в юго-восточной части Баренцева моря наступает период полярного дня, который в районе исследования (69° – 74° с.ш.) длится с середины мая до конца июля.

По результатам наших исследований, летние максимумы продукционных показателей сообщества микрофитобентоса приходятся на начало полярного дня [Витченко, 2005]. В связи с этим большой интерес представляет изучение суточных ритмов фотосинтетической активности микроводорослей в условиях полярного дня. Цель наших исследований — изучение особенностей суточной динамики фотосинтеза сообщества донных продуцентов и фитопланктона в период полярного дня в юго-восточной части Баренцева моря. В рамках данного исследования мы поставили задачу сравнить особенности продукционных процессов в сублиторальной и пелагической зоне.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Опытные полигоны для нашего исследования — прибрежная зона Кольского залива и океанографический разрез «Кольский меридиан», были выбраны исходя из того, что наиболее высокие значения ПП в Баренцевом

море отмечаются в районах мелководий, в прибрежной зоне и в зоне смешения водных масс. Достаточно высокая продуктивность района исследования обусловлена также круглосуточным поступлением солнечной радиации в период полярного дня и, как следствие, обеспечением необходимого количества энергии для фотосинтетических процессов. Высокие значения ПП в столбе воды фотического слоя (до нескольких грамм органического углерода в сутки) приближают прибрежные воды к наиболее продуктивным районам океана, таким как зоны апвеллингов [Бобров, 1982]. Многолетние сезонные наблюдения за особенностями океанографического режима Баренцева моря, выполняемые на стандартных разрезах, позволяют получить обширный массив данных, необходимый для прогнозирования состояния ценных промысловых ресурсов водоёма.

Опытный полигон в прибрежной зоне Кольского залива расположен в среднем колене, район с. Белокаменка (географические координаты станции $69^\circ 04' 60''$ с.ш., $33^\circ 10' 60''$ в.д.). Экспериментальные работы в прибрежной зоне проводились в июне 2004 г.

Океанографический разрез «Кольский меридиан» расположен в центральной части Баренцева моря к северу от Кольского залива по $33^\circ 30'$ в.д. до 77° с.ш. Его общая протяжённость составляет 450 миль, глубина на станциях варьирует от 150 до 310 м и в среднем составляет 245 м. Разрез располагается в области распространения тёплых вод системы Нордкапского течения и опреснённых вод Мурманского прибрежного течения. На протяжении разреза наиболее ярко выражено разнообразие гидрологических условий Баренцева моря. [Карсаков, 2007]. Суточная динамика развития фитопланктонного сообщества в условиях полярного дня исследована на разрезе «Кольский меридиан» в рамках комплексной экосистемной съёмки на НИС ПИНРО «Фритъоф Нансен» в июне 2010 и 2011 гг.

Для измерения продукционно-деструкционных показателей сообщества фитопланктона и микрофитобентоса применялся модифицированный кислородный метод светлых и тёмных склянок [Федоров, 1979]. Концентрацию растворённого кислорода определяли методом Винклера в начале и в конце экспозиции

[Руководство..., 1983]. Кислородный метод определения первичной продукции позволяет выполнить измерение фотосинтеза в световой фазе, во время которой происходит фотолиз воды и синтез энергетических молекул (АТФ и НАДФ.Н₂). В дальнейшем они расходуются для синтеза углеводов, в других биохимических реакциях или мембранотранспортных процессах, происходящих в клетках. При анализе продукционных процессов в морских фитоценозах необходимо учитывать, что кислородный показатель в данном случае — величина интегральная. Она формируется как за счёт жизнедеятельности самих первичных продуцентов, входящих в состав растительных сообществ, так и за счёт присутствия в любом исследуемом фитоценозе обязательного бактериального компонента. При использовании кислородного метода нужно принимать во внимание бактериальное дыхание, а также возможность роста или снижения уровня кислорода в тёмных ёмкостях за счёт увеличения концентрации Н₂О₂ [Pamatmat et al., 1997; Wong et al., 2010].

В прибрежной зоне и пелагиали методика исследования имела ряд отличительных особенностей.

Для исследования сообщества микрофитобентоса на полигоне в прибрежной зоне Кольского залива пробы грунта объёмом 1 см³ отбирали до глубины 1 см с опытной площадки площадью 1 м², вырезая илистую фракцию грунта при помощи пластикового поршневого пробоотборника объёмом 10 мл и диаметром 1,3 см. Глубина отбора проб соответствовала толщине фотического слоя для сообщества микрофитобентоса рыхлых грунтов [Fenchel, 1969]. Пробы помещали в экспозиционные пластиковые ёмкости (500 мл), которые заполняли через сифон морской водой, профильтрованной через газ для удаления фитопланктона и взвеси, не взмучивая субстрат. Для изучения суточной динамики фотосинтеза фитопланктона использовали прозрачные стеклянные ёмкости объёмом 250 мл, заполняемые нефилтрованной морской водой, которую отбирали при помощи батометра Ван-Дорна (5 л) с поверхностного горизонта. Для более полного анализа продукционно-деструкционных процессов в прибрежной зоне также ис-

следовали фотосинтетическую деятельность макрофитов на примере *Laminaria saccharina* (L.) Lamouroux, этот вид является массовым для сублиторали. Для экспозиции брали высечку таллома размером 5 x 5 см и помещали в экспозиционные ёмкости объёмом 1 л, заполненные морской фильтрованной водой. Экспозиционные ёмкости с микрофитобентосом, фитопланктоном и макрофитами устанавливали на глубине 0,5 м в сублиторальной зоне *in situ*. В течение суток проводили двухчасовые экспозиции. Определяли количество растворённого кислорода в экспозиционных ёмкостях методом полярографии при помощи датчика ОХИ-57 и проводили контрольные измерения в начале и в конце экспозиции по методу Винклера в продукционных ёмкостях. Параллельно при помощи пиранометра Kipp & Zonen SMP 21 над поверхностью моря измеряли фотосинтетически активную радиацию (ФАР, используемую в процессе фотосинтеза часть спектра солнечной радиации в интервале длин волн 400–700 нм) в Вт/м².

На разрезе «Кольский меридиан» пробы отбирались с поверхностного горизонта при помощи океанографического комплекса SBE 32, оснащённого батометрами Нискина (5 л) в соответствии с ГОСТ Р 51592-2000, ГОСТ 17.1.5.04-81. Экспозиция тёмных и светлых склянок объёмом 250 мл с нефилтрованной морской водой осуществлялась каждые четыре часа во время переходов между станциями разреза на протяжении суток. Склянки экспонировали на глубине 0,5 м в прозрачной пластиковой ёмкости, непрерыв-



Рис. 2. Экспозиция склянок для измерения ПП фитопланктона на разрезе «Кольский меридиан», Баренцево море

но наполняемой заборной проточной водой и установленной на палубе в условиях естественной освещённости (рис. 2). ФАР измеряли датчиком LI-COR LI-192 Underwater Quantum Sensor, в $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{sec}$ и пересчитывали в $\text{Вт}/\text{м}^2$.

Все полученные результаты представляли в $\text{мг С}/\text{м}^3$ в час. Перевод кислородных единиц в углеродные выполняли согласно балансовому уравнению фотосинтеза, коэффициент пересчёта — 0,375 [Винберг, 1960].

РЕЗУЛЬТАТЫ

СУБЛИТОРАЛЬНАЯ ЗОНА КОЛЬСКОГО ЗАЛИВА. Значения ФАР возрастали в период с 01:00 до 09:00 в пределах 150–392 $\text{Вт}/\text{м}^2$. После 09:00 уровень ФАР варьирует от 333 до 375 $\text{Вт}/\text{м}^2$ вплоть до 19:00, затем начинает постепенно снижаться, достигая минимального значения 150 $\text{Вт}/\text{м}^2$ к 01:00. Такая динамика уровня ФАР в течение суток в период полярного дня была связана с текущими метеорологическими условиями, в частности с облачностью.

При рассмотрении суточной динамики продукционно-деструкционных процессов сообщ-

ества микрофитобентоса и фитопланктона в прибрежной зоне Кольского залива в июне 2004 г. стало очевидно, что суточные ритмы микроводорослей связаны с уровнем ФАР в течение суток (рис. 3, 4).

Уровень валовой ПП сообщества микрофитобентоса изменялся в пределах 17,08–29,48 $\text{мг С}/\text{м}^3$ в час в течение суток. Её рост отмечался с 05:00 до 09:00 утра с 19,29 до 29,48 $\text{мг С}/\text{м}^3$ в час. Далее значения снижаются до 21,44 $\text{мг С}/\text{м}^3$ в час к 13:00 и варьируют в пределах 21,44–22,78 $\text{мг С}/\text{м}^3$ в час до 21:00. С 21:00 до 05:00 уровень ПП сообщества микрофитобентоса снижается до 17,08–19,28 $\text{мг С}/\text{м}^3$ в час.

Уровень деструкции ОВ сообществом микрофитобентоса изменялся в пределах 12,33–37,52 $\text{мг С}/\text{м}^3$ в час. Возрастание значений отмечалось с 05:00 (13,40 $\text{мг С}/\text{м}^3$ в час) до 09:00 (37,52 $\text{мг С}/\text{м}^3$ в час). С 09:00 до 13:00 значения потребления сообществом микрофитобентоса ОВ снижаются до 14,40 $\text{мг С}/\text{м}^3$ в час, затем до 21:00 варьирует в пределах 14,38–15,47 $\text{мг С}/\text{м}^3$ в час. С 21:00 до 05:00 происходит снижение уровня деструкции до значений 12,33–13,40 $\text{мг С}/\text{м}^3$ в час.

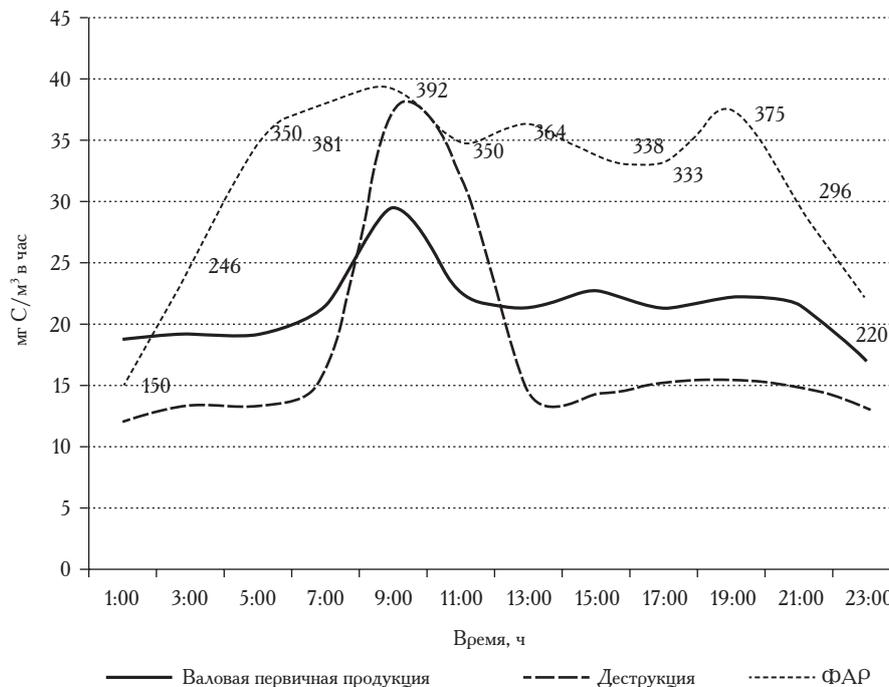


Рис. 3. Суточная динамика продукционно-деструкционных процессов сообщества микрофитобентоса ($\text{мг С}/\text{м}^3$ в час) и уровень ФАР ($\text{Вт}/\text{м}^2$, высота 1 м над у.м), Баренцево море, Кольский залив, июнь 2004 г.

В течение суток валовая ПП сообщества микрофитобентоса превышает деструкцию, за исключением временного промежутка с 07:00 до 13:00 (рис. 3). Суммарное значение валовой ПП сообщества микрофитобентоса достигает $515,36 \text{ мг С/м}^3$ в сутки и превышает деструкцию, значение которой составляет $425,67 \text{ мг С/м}^3$ в сутки.

Валовая ПП фитопланктона варьировала в пределах $22,79\text{--}32,16 \text{ мг С/м}^3$ в час. С 07:00 до 09:00 отмечался рост значений ПП с $30,28 \text{ мг С/м}^3$ в час до $32,16 \text{ мг С/м}^3$ в час. Далее к 13:00 происходило резкое снижение продуцирования до $29,48 \text{ мг С/м}^3$ в час. После 13:00 значения варьировали в пределах $21,44\text{--}26,80 \text{ мг С/м}^3$ в час. С 21:00 до 01:00 уровень ПП фитопланктона составил $24,65\text{--}26,80 \text{ мг С/м}^3$ в час. К 07:00 значения увеличились до $30,28 \text{ мг С/м}^3$ в час.

Деструкция ОВ сообществом фитопланктона возрастала в промежутке времени с 07:00 до 09:00 с $27,33 \text{ мг С/м}^3$ в час до $56,27 \text{ мг С/м}^3$ в час. После 09:00 её значения снижались до $26,80 \text{ мг С/м}^3$ в час и сохранялись на этом уровне до 15:00. С 15:00 до 17:00 происходило снижение потребления кислорода фи-

топланктоном до уровня $18,76 \text{ мг С/м}^3$ в час, и близкие к нему значения сохранялись до 21:00. После 21:00 отмечался небольшой рост значений деструкции до $21,97 \text{ мг С/м}^3$ в час, с 23:00 значения возрастали до $26,80 \text{ мг С/м}^3$ в час и сохранялись на этом уровне до 07:00.

В течение суток у фитопланктона отмечалась схожая с микрофитобентосом картина суточной динамики продукционно-деструкционных процессов. В период с 07:00 до 09:00 выявлен резкий скачок продукционно-деструкционных показателей с максимумом в 09:00, когда отмечалось максимальное значение ФАР. Деструкция в этот период значительно превышает продукцию. Суммарное значение валовой ПП фитопланктона достигает $657,00 \text{ мг С/м}^3$ в сутки, что превышает суточную продукцию сообщества микрофитобентоса, деструкции — $668,94 \text{ мг С/м}^3$ в сутки. Таким образом, у фитопланктона деструкционные процессы преобладают над продукционными в течение суток (рис. 4).

Отмеченные особенности функционирования сообщества фитопланктона и сообщества микрофитобентоса в прибрежной зоне в период полярного дня, возможно, связаны с фото-

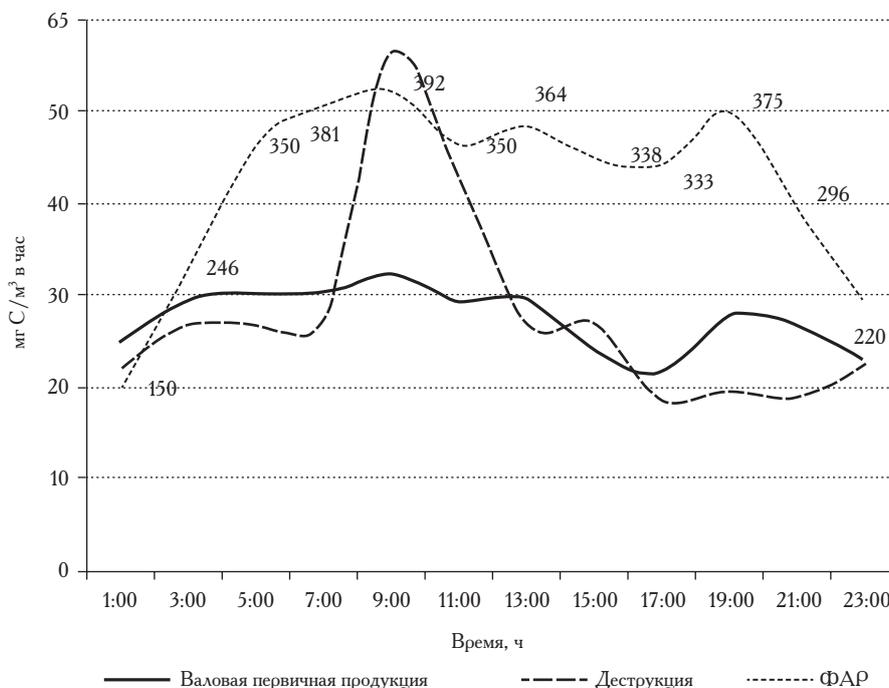


Рис. 4. Суточная динамика продукционно-деструкционных процессов фитопланктона (мг С/м^3 в час) и уровень ФАР (Вт/м^2 , высота 1 м над у.м.), Баренцево море, Кольский залив, июнь 2004 г.

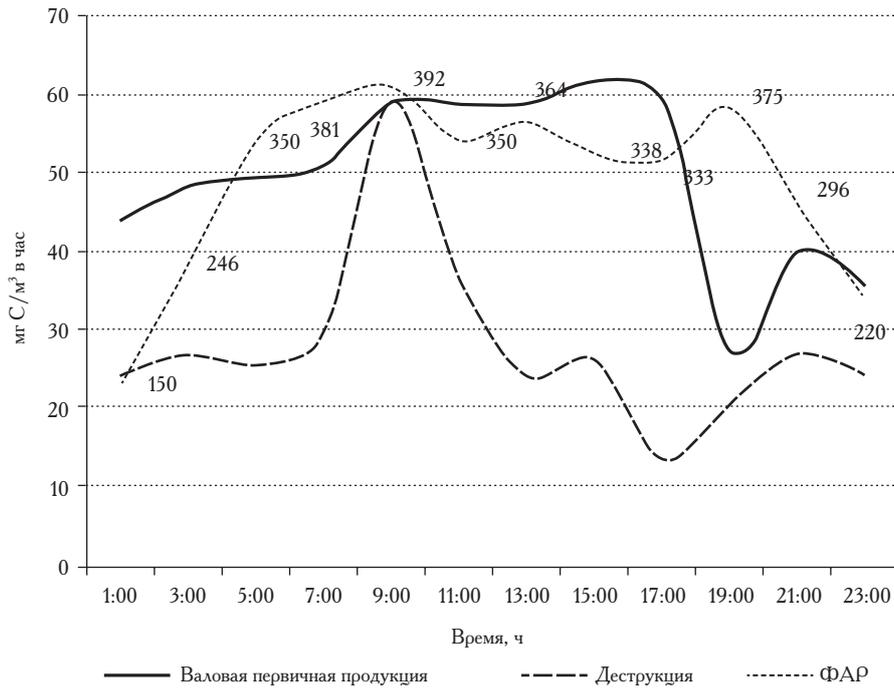


Рис. 5. Суточная динамика продукционно-деструкционных процессов макрофитов (мг С/м³ в час) и уровень ФАР (Вт/м², высота 1 м над у.м.), Баренцево море, Кольский залив, июнь 2004 г.

синтетической деятельностью макрофитов. Её суточная динамика представлена на рис. 5.

Значения валовой ПП макрофитов изменялись в пределах 35,7–61,63 мг С/м³ в час в течение суток. В период с 01:00 до 09:00 ПП макрофитов возрастала с 43,68 до 58,95 мг С/м³ в час, затем её уровень выходил на плато, сохраняя значение 58,95 мг С/м³ в час до 17:00, с небольшим повышением до 61,63 мг С/м³ в час в 15:00. С 17:00 до 19:00 отмечалось снижение значений до 26,80 мг С/м³ в час, затем в 21:00 происходило возрастание уровня ПП до 40,19 мг С/м³ в час. К часу ночи наблюдалось небольшое снижение значений до 35,37 мг С/м³ в час.

Значения деструкции ОВ в сообществе макрофитов варьировали от 13,40 мг С/м³ в час до 58,95 мг С/м³ в час. Максимум отмечался в 09:00 и составил 58,95 мг С/м³ в час. Минимальное значение потребления ОВ макрофитами зафиксировано в 17:00–13,40 мг С/м³ в час. Рост деструкции отмечался с 01:00 до 09:00, затем происходило постепенное снижение значений. В 17:00 и 21:00 произошли незначительные кратковременные увеличения

значений до 25,99 мг С/м³ в час и 26,80 мг С/м³ в час соответственно.

Суммарная суточная продукция сообщества макрофитов составила 1184,34 мг С/м³ в сутки, деструкция — 672,02 мг С/м³ в сутки.

РАЗРЕЗ «КОЛЬСКИЙ МЕРИДИАН». Исследования по изучению продукционно-деструкционных параметров фитопланктона пелагиали Баренцева моря в условиях полярного дня проводили на 6 станциях океанографического разреза «Кольский меридиан» (станции № № 113–118) (рис.6).

Максимальные значения ФАР были зафиксированы во временном промежутке с 10:00 до 14:00, минимальные — с 22:00 до 02:00.

Наибольшая интенсивность продукционных процессов фитопланктона на разрезе отмечена в период с 10:00 до 14:00 часов, минимальные значения зафиксированы в ночные часы — с 22:00 до 02:00 часов (рис. 7, 8).

Уровень ПП фитопланктона в поверхностном горизонте в районе исследования в 2010 г. варьировал в пределах 7,71–30,86 мг С/м³ в час, в 2011 г. — в пределах 8,1–31,94 мг С/м³

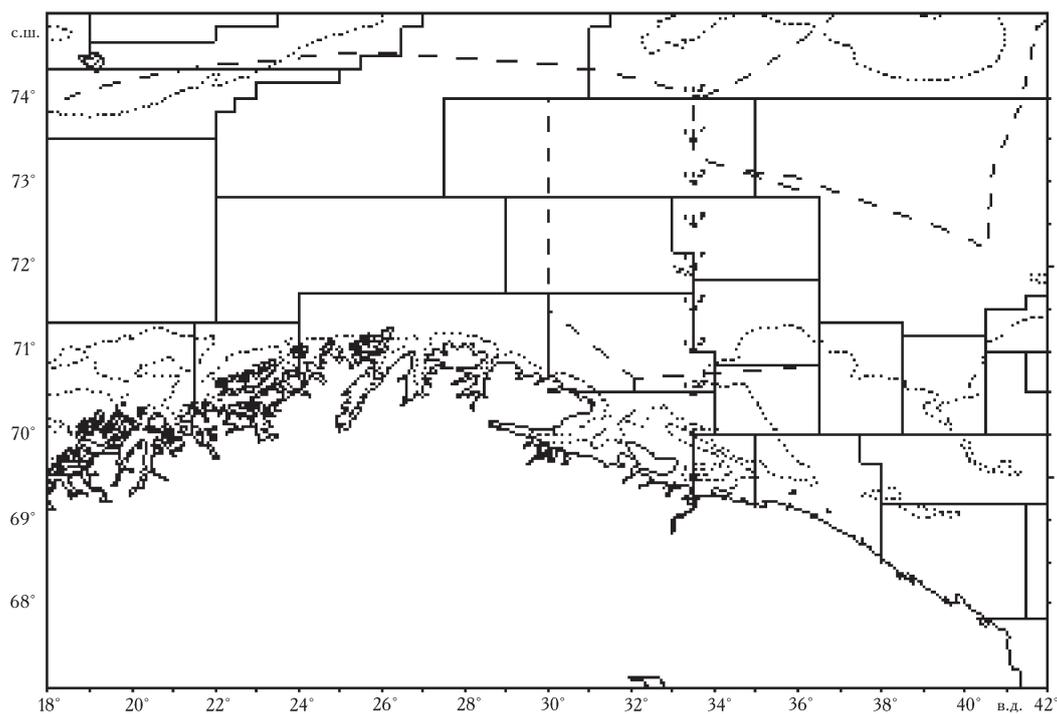


Рис. 6. Расположение станций отбора проб на разрезе «Кольский меридиан», июнь 2010–2011 гг.

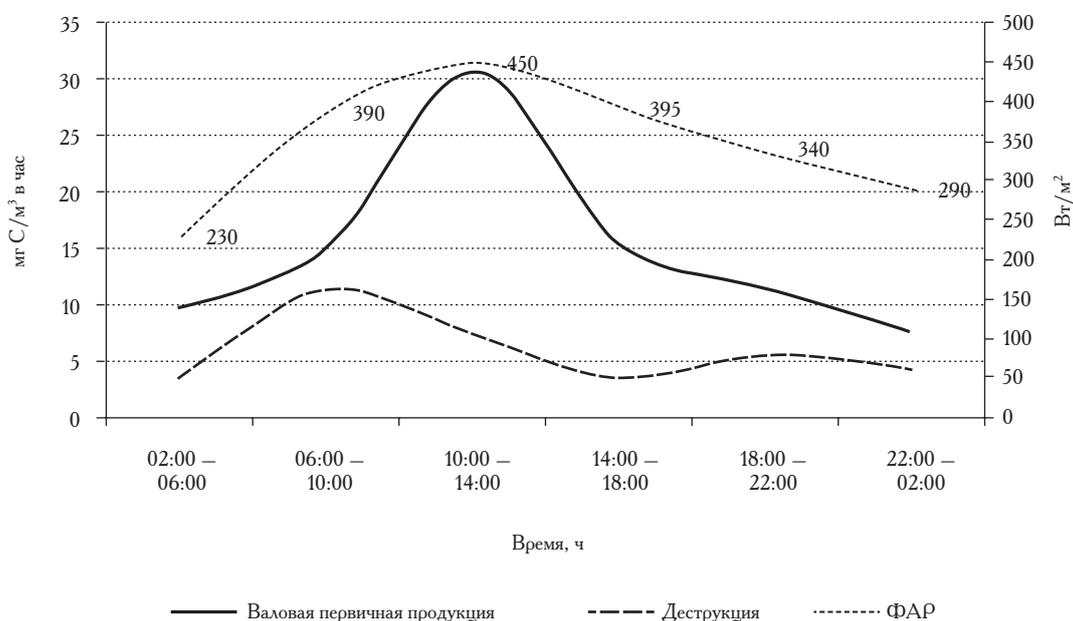


Рис. 7. Суточная динамика продукционно-деструкционных процессов фитопланктона и уровень ФАР (Вт/м²) на разрезе «Кольский меридиан» в июне 2010 г.

в час. Уровень потребления ОВ в поверхностных водах изменялся в 2010 г. от 3,86 мг С/м³ в час до 11,57 мг С/м³ в час, в 2011 г. — от 2,3 мг С/м³ в час до 13,4 мг С/м³ в час. Био-

тический баланс сообщества в 2010–2011 гг. варьировал в пределах 2,5–5,5, что свидетельствует о положительной динамике развития сообщества фитопланктона. Продукционные

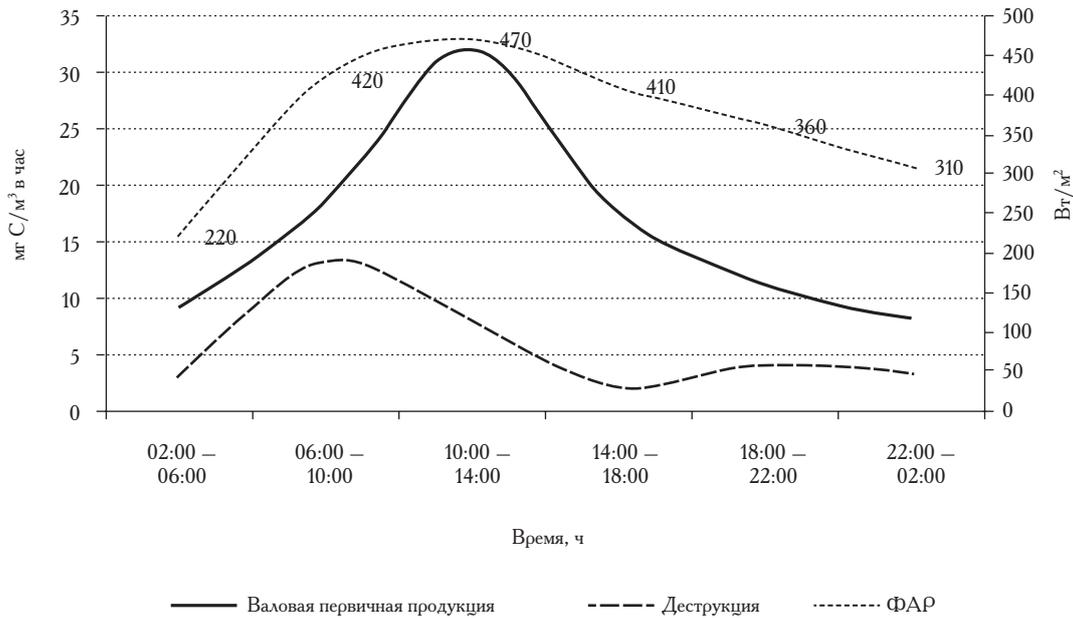


Рис. 8. Суточная динамика продукционно-деструкционных процессов фитопланктона и уровень ФАР ($\text{Вт}/\text{м}^2$) на разрезе «Кольский меридиан» в июне 2011 г.

процессы превалируют над деструкционными примерно в два раза. Суточное суммарное значение ПП в поверхностном горизонте на разрезе «Кольский меридиан» в июне 2010 г. составило $182 \text{ мг С}/\text{м}^3$ в сутки, деструкции — $75,14 \text{ мг С}/\text{м}^3$ в сутки; в июне 2011 г. — $192,32 \text{ мг С}/\text{м}^3$ в сутки и $69,16 \text{ мг С}/\text{м}^3$ в сутки соответственно.

ОБСУЖДЕНИЕ

При сравнении продукционно-деструкционных показателей первичных продуцентов прибрежной зоны Кольского залива в условиях полярного дня выявлен ряд особенностей. Наибольшие значения продукции и деструкции ОВ в сообществе микрофитобентоса и фитопланктона совпадают по времени с периодом максимальной солнечной активности — период с 7:00 до 13:00. Максимумы и минимумы приходятся на максимальные и минимальные значения ФАР в 09:00 и 01:00 соответственно. В то же время, несмотря на рост как продукционных, так и деструкционных показателей в период с 07:00 до 13:00, деструкция ОВ фитопланктоном и сообществом микрофитобентоса превышает их валовую продукцию. Это явление возникает за счёт того, что у этих двух групп первичных продуцентов ско-

рость производства чистой первичной продукции ниже скорости потребления органического вещества в это время суток. Показатели деструкции ОВ, превышающие уровень продукции, свидетельствуют о высокой гетеротрофной активности бактериопланктона, которая может быть связана с притокомalloхтонного ОВ в прибрежье. Нами проводилась параллельная оценка видового состава фитопланктона и микрофитобентоса в районе исследования. Летний фитопланктон характеризуется доминированием комплекса пиридиновых видов водорослей, которые в условиях избытка органических веществ обладают способностью частичного перехода на гетеротрофное питание, что также ведёт к уменьшению концентрации кислорода в среде. Снижение продукционных показателей фитопланктона и сообщества микрофитобентоса в период наиболее активного солнечного излучения связано с перенасыщением поверхностного горизонта солнечной энергией и ингибированием процесса фотосинтеза в поверхностном слое воды, что характерно для полярных районов в летнее время [Platt et al., 1980; Rey, 1991].

У сообщества макрофитов период роста продукционных значений и активного продуцирования более продолжительный — с 07:00

до 17:00, при этом высокие значения поддерживаются с 09:00 до 17:00. Максимальный уровень фотосинтеза отмечается в 09:00 и совпадает по времени с максимальными значениями ФАР. В это же время уровень потребления ОВ также достигает своих максимальных значений и сравнивается с уровнем продуцирования ОВ. На протяжении всего суточного цикла деструкция ОВ в сообществе макрофитов не превышает их валовую ПП.

В таблице 1 представлены суммарные суточные значения продукционно-деструкционных показателей первичных продуцентов Кольского залива.

Таблица 1. Суточная продукция и деструкция (мг С/м³ в час) ОВ первичными продуцентами сублиторальной зоны Кольского залива (Баренцево море) в период полярного дня, июнь 2004 г.

	Микрофитобентос	Фитопланктон	Макрофиты
Валовая ПП	515,36	657,00	1184,34
Деструкция	425,67	668,94	672,02

Наибольшую валовую ПП в прибрежной зоне Кольского залива формирует сообщество макрофитов, она превышает потребление ОВ в течение суток почти в 2 раза, биотический баланс сообщества (соотношение продукции и деструкции) в течение суток положительный (больше 1). Чистая ПП макрофитов составила 512,32 мг С/м³ в сутки. Фитопланктон формирует более высокую по сравнению с микрофитобентосом валовую ПП, но суточная деструкция ОВ сообществом превышает продукцию, биотический баланс во временные промежутки 07:00–09:00 и 13:00–15:00 отрицательный. У сообщества микрофитобентоса биотический баланс в течение суток положительный, деструкционные показатели ниже продукционных только во временном промежутке, совпадающем с наибольшей солнечной активностью — с 07:00 до 09:00. Чистая ПП сообщества микрофитобентоса достигала 89,69 мг С/м³ в сутки.

Такое соотношение продуцирования и потребления ОВ в сублиторальной зоне Кольского залива вполне закономерно. В прибрежных мелководных экосистемах существенная

доля фонда ПП формируется за счёт донных сообществ макрофитов, перифитона, сообщества микрофитобентоса. Продукция фитопланктона может быть сопоставима или существенно ниже чем в других автотрофных сообществах, это усугубляется конкурентными отношениями между ними [Wetzel, Likens, 2000]. Наши эксперименты показали большое значение донных растительных сообществ в функционировании экосистемы сублиторали и их существенный вклад в образование ОВ, включаемого в трофические цепи и доступного для потребления гетеротрофными организмами, в том числе ценными промысловыми биологическими ресурсами.

Наибольшую роль в первичном продуцировании в пелагиали играет сообщество фитопланктона. Максимальные продукционные значения на разрезе «Кольский меридиан» в 2010 г. были приурочены к центрам цветения *Phaeocystis pouchetii* (Hariot) Lagerheim 1893, локализованных в основном в юго-восточных прибрежных районах. Этот моноциклический вид встречается только при высокой концентрации биогенов, в частности азота. Медленный прогрев водных масс и позднее начало формирования сезонной стратификации водной толщи в 2011 г., по сравнению с 2010 г., оказали влияние на развитие фитопланктона и его распределение в водной толще. В середине мая на юго-востоке района исследования, где сезонный пикноклин не был сформирован, отмечено интенсивное развитие *Phaeocystis pouchetii* в слое 0–10 м. Как и в 2010 г. отмечалось пространственное разобщение центров цветения диатомового комплекса и *Phaeocystis pouchetii*. В составе сообщества восточнее 28° в.д. преобладали ранневесенние неритические диатомовые формы рр. *Thalassiosira*, *Chaetoceros*, *Navicula*, *Melosira*, *Skeletonema*, *Nitzschia*, *Amphiprora*. Западнее 28° в.д. видовой состав более разнообразен, доминировали представители р. *Chaetoceros* и р. *Thalassiosira*. Продукционные процессы в 2010 г. превалировали над деструкционными примерно в два раза, в 2011 г. продукция превышала деструкцию почти в 3 раза, что свидетельствует об активной фазе вегетации фитопланктона в данный период и более позднем, по сравнению с аномально тёплым 2010 г., началом развития

фитопланктонного комплекса. В целом развитие фитопланктона в 2010–2011 г. вписывается в рамки сезонной изменчивости распределения качественных и количественных параметров сообщества, характерных для района исследований. На разрезе не было отмечено преобладание деструкционных процессов над продукционными в течение суток. Скорость ПП всегда превышала скорость потребления ОВ. Основная роль в продуцировании принадлежала фитопланктону. Если сравнивать уровень продукционных процессов и соотношение продукции и деструкции в сублиторальной и пелагической зоне, то очевидно, что ПП в пелагиали ниже, этому есть целый ряд объективных причин.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наши эксперименты показали что, несмотря на то что продолжительность светового дня составляет 24 часа, фотосинтетическая активность первичных продуцентов имеет выраженную суточную динамику.

Подобное явление отмечалось ранее при исследовании суточной изменчивости концентрации хлорофилла «а» фитопланктона в эстуарной зоне Кольского залива (Баренцево море). Авторы полагают, что на суточную динамику содержания хлорофилла «а» эстуарного фитопланктона влияют приливно-отливные явления, продолжительность светового дня и малоизученный механизм внутриклеточных биологических часов фитопланктона высоких широт [Трофимова, Макаревич, 2009]. Ряд авторов связывает суточные изменения концентрации хлорофилла «а» фитопланктона с чередованием низкой и высокой интенсивности света или проявлением циркадных клеточных ритмов [Анцупова, 1973; Соловьёва, Чурбанова, 1980; Ведерников и др., 1985; Стельмах, 1985].

У первичных продуцентов юго-восточной части Баренцева моря в период полярного дня сохраняются циркадные биологические ритмы, и их фотосинтетическая активность связана с суточной динамикой ФАР. Наибольшие значения ПП характерны для дневного периода максимальной солнечной активности, минимальные значения отмечаются в ночные часы и совпадают с минимальными значениями

ФАР. Данное явление наблюдается как в прибрежной зоне, так и в пелагиали. При анализе влияния приливов и отливов на динамику первичной продукции во время проведения суточного эксперимента в сублиторальной зоне Кольского залива, прямой взаимосвязи колебаний уровня продукционно-деструкционных процессов с периодами «малой» или «большой» воды не выявлено. Сохранение циркадной динамики продукционно-деструкционного цикла микроводорослей, скорее всего, связано с их филогенетическим развитием и географическим распространением.

Интенсивность продукционно-деструкционных процессов, соотношение уровня первичного продуцирования и потребления ОВ в пелагиали и сублиторальной зоне Баренцева моря, с одной стороны, связаны с условиями морской среды, с другой — со структурой сообщества первичных продуцентов.

Важной отличительной особенностью прибрежных вод Баренцева моря является неустойчивость летней стратификации. Это связано с орографическими условиями циркуляции водных масс в прибрежном мелководье при значительной активности волновых и приливно-отливных течений [Бардан, Широколов, 1988]. Учитывая, что планктонная и бентосная биота не разделены пикноклином, как в открытом море, очевидно их взаимное влияние.

Прибрежные сообщества мелководий характеризуются большим видовым разнообразием по сравнению с другими морскими экосистемами. Сублиторальная зона Баренцева моря представляет собой биотоп, где присутствуют три основные функциональные группы первичных продуцентов: микрофитобентос, фитопланктон и макрофиты. Высокий уровень ПП в прибрежье поддерживается благодаря постоянному притоку питательных веществ из донных сообществ в течение всего вегетационного периода, при условии отсутствия устойчивой стратификации. Суточная величина потока биогенных веществ из донных биотопов соизмерима с их запасом в водной толще [Кузнецов, Волковская, 1994].

Продуктивность прибрежной зоны Восточного Мурмана в 8–19 раз превышает продуктивность открытого шельфа. Большая часть органического углерода (до 65%) синтезируют

ется в пределах верхней сублиторали. Годовая продукция органического углерода, синтезируемая всеми группами первичных продуцентов в прибрежной зоне Восточного Мурмана, оценивается примерно в 70 тыс. т. Относительный вклад отдельных групп продуцентов сильно отличается. Микрофитобентос синтезирует около 2% совокупной ПП, фитопланктон — 34%, около 2/3 органического углерода синтезируют макрофиты [Кузнецов, Шошина, 2003].

Подобное соотношение отмечается и в наших исследованиях. Основную долю ПП формируют водоросли-макрофиты верхней сублиторали. Фитопланктонное сообщество формирует около трети совокупной продукции. По мере удаления от берега фитопланктон постепенно занимает лидирующее положение в качестве первичного продуцента ОВ, но уровень ПП снижается, по сравнению с прибрежной зоной.

ЛИТЕРАТУРА

- Анциупова Л. В. 1973. Динамика пигментов планктона северо-западной части Чёрного моря. Автореф. дисс. канд. биол. наук. Днепропетровск. 19 с.
- Бардан С. И., Широколов В. Н. 1988. Гидролого-гидрохимические исследования // Контроль экологической ситуации в районе опытно-промышленной плантации водорослей в губе Дальнезеленецкой. Апатиты: Изд-во КФ АН СССР. С. 7–23.
- Бобров Ю. А. 1982. ПП фитопланктона Белого и прибрежной зоны Баренцева морей // Планктон прибрежных вод Восточного Мурмана. Апатиты: Изд-во КФ АН СССР. С. 3–24.
- Ведерников В. И., Микаелян А. С., Столбова Н. Г. 1985. Суточные изменения фитопланктона в прибрежных водах северо-восточной части Чёрного моря // Исследования океанического фитопланктона. М.: Наука. С. 77–93.
- Винберг Г. Г. 1960. ПП водоёмов. Минск. 329 с.
- Витченко Т. В. (Страхова Т. В.). 2005. Влияние океанологических условий на биопродуктивность микрофитобентоса литорали Восточного Мурмана // Естественные и технические науки. № 2. С. 137–141.
- ГОСТ Р 51592–2000. Государственный стандарт Российской Федерации. Вода. Общие требования к отбору проб.
- ГОСТ 17.1.5.04–81. Государственный стандарт Российской Федерации. Охрана природы. Гидросфера. Приборы и устройства для отбора, первичной обработки и хранения проб природных вод. Общие технические условия.
- Карсаков А. Л. 2007. Некоторые результаты обобщения океанографических наблюдений на вековом разрезе «Кольский меридиан» за период 1900–2005 гг. // Вопросы промысловой океанологии. Вып. 4. № 2. С. 136–158.
- Кузнецов Л. Л. 1991. Сезонная динамика продукционных характеристик фитопланктона и микрофитобентоса в прибрежье Баренцева моря // Исследования фитопланктона в системе мониторинга Балтийского моря и других морей СССР. М.: Гидрометеиздат. С. 232–241.
- Кузнецов Л. Л., Бондарчук Л. Л. 1988. Сезонная динамика диатомовой флоры верхней сублиторали Баренцева моря // Новости систематики низших растений. Т. 25. С. 27–31.
- Кузнецов Л. Л., Волковская Л. Е. 1994. Потoki биогенных элементов между донными и планктонными сообществами в прибрежной зоне Баренцева моря // Океанология. Т. 34. № 4. С. 564–568.
- Кузнецов Л. Л., Шошина Е. В. 2003. Фитоценозы Баренцева моря (физиологические и структурные характеристики). Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. 308 с.
- Марти Ю. Ю., Мартисен Г. В. 1969. Проблемы формирования и использования биологической продукции Атлантического океана. М.: Пищевая промышленность. 267 с.
- Маршупова М. С., Мишин А. А. 1994. Справочник по радиационному режиму Арктического бассейна. СПб.: Гидрометеиздат. 66 с.
- Руководство по методам биологического анализа морских вод и донных отложений. 1983. Л.: Гидрометеиздат. 186 с.
- Соловьёва А. А., Чурбанова И. В. 1980. Суточная динамика фитопланктонного сообщества в прибрежье Баренцева моря // Гидробиол. журн. Т. 17. № 2. С. 15–20.
- Стельмах Л. В. 1985. Суточные изменения фотосинтеза морских планктонных водорослей. Автореф. дисс. канд. биол. наук. Севастополь. 23 с.
- Трофимова, В. В., Макаревич П. Р. 2009. Суточная динамика хлорофилла «а» фитопланктонного сообщества эстуарной зоны Кольского залива (Баренцево море) // Альгология. Т. 19. № 2. С. 145–154.
- Фёдоров В. Д. 1979. О методах изучения фитопланктона и его активности. М.: Изд-во МГУ. 167 с.
- Яковлев Б. А. 1961. Климат Мурманской области. Мурманск. 200 с.
- Admiraal W., Peletier H. 1979. Influence of Organic Compounds and Light Limitation on the Growth Rate of Estuarine Benthic Diatoms // Br. phycol. J. V. 14. P. 197–206.

- French F. W., Hargraves P. E.* 1980. Physiological Characteristics of Plankton Diatom Resting Spores // *Mar. Biol. Lett.* V. 1. P. 185–195.
- Gargas E.* 1971. «Sun — Shade» Adaptation in Microbenthic Algae from the Oresund // *Ophelia*. V. 9. P. 107–112.
- Hunding C.* 1971. Production of Benthic Microalgae in the Litoral Zone of a Eutropic Lake // *Oikos*. V. 22 (3). P. 389–397.
- Platt T., Gallegos C. L., Harrison W. G.* 1980. Photoinhibition of Photosynthesis in Natural Assemblages of Marine Phytoplankton // *J. Mar. Res.* V. 38. № 4. P. 687–701.
- Pamatmat M. M.* 1997. Non-Photosynthetic Oxygen Production and Non-Respiratory Oxygen Uptake in the Dark: A Theory Of Oxygen Dynamics in Plankton Communities // *Mar. Biol.* V. 129. P. 735–746.
- Rey F.* 1991. Photosynthesis-Irradiance Relationships in Natural Phytoplankton Populations of the Barents Sea // *Proceedings of the ProMare Symposium on Polar Marine Ecology, Trondheim. 12–16 May 1990* / Eds. E. Sakshaug, C.C.E. Hopkins, N.A. Britsland. *Polar Research I O* (1). P. 105–116.
- Steele J. H., Baird I. E.* 1968. Production Ecology of a Sandy Beach // *Limnol. Oceanogr.* V. 13. P. 14–25.
- Taylor W. R.* 1964. Light and Photosynthesis in Intertidal Benthic Diatoms // *Helgolander Wiss. Meeresunters.* V. 10 (1–4). P. 29–37.
- Wetzel R. G., Likens G. E.* 2000. *Limnological Analyses*. 3rd Edition. New York: Springer-Verlag. 429 p.
- Wong George T. F., Kuo-Yuan Li.* 2010. Winkler's Method Overestimates Dissolved Oxygen in Seawater: Iodate Interference and Its Oceanographic Implications // *Marine Chemistry*. V. 122. P. 83–90.

Primary Production of Phytoplankton and Benthic Primary Producers' Community in the South-Eastern Barents Sea under Conditions of Polar Day

T. V. Dudina

Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (FSUE VNIRO, Moscow)

The daily dynamics of the primary producers' photosynthesis of the South-Eastern Barents Sea in the period of polar day was studied. The experimental work conducted in the Kola Bay coastal zone and on the Kola Section (33°30' E, 69–74° N). A modified oxygen method of light and dark bottles was used for the primary production estimation. Dissolved oxygen concentration was determined by Winkler. The microalgae photosynthetic activity is associated with daily PAR dynamics. All groups of marine algae retained circadian biological rhythms during polar day. The percentage of macrophytes accounted for major portion of the coastal primary production. Phytoplankton community produces about 1/3 of the total primary production. Phytoplankton starts taking the leading position as a primary organic matter producer towards the open sea. The level of primary production declines compared with the coastal area.

Key words: primary production, phytoplankton, microphytobenthos, PAR daily dynamics, sublittoral area, the Kola Section, dynamics of the production-destruction processes, polar day.