

В Баренцевом море происходит серьезная потеря ледяного покрова, вызванная региональным изменением климата. Мы обнаружили, что средняя скорость отступления кромки льда вдоль треков в северо-восточном направлении составляет 10.9 км/год за тот же период времени. Также было отмечено, что скорость смещения кромки льда имеет тенденцию к увеличению на 0.30 км/год на градус по долготе в восточном направлении. Таким образом, отступление кромки льда вдоль «восточных» треков происходит быстрее (до 14 км/год), чем вдоль «западных» (минимум 7 км/год), что, вероятно, объясняется изменением динамики вод в Баренцевом море. Этот тип

анализа может быть выполнен для всей акватории Баренцева моря, а также для других арктических и субарктических морей.

Источники финансирования. С.А. Лебедев (обработка и анализ данных спутниковой альтиметрии) был поддержан в рамках бюджетного финансирования Геофизического центра РАН. А.Г. Костяной выполнил анализ изменчивости кромки льда при финансовой поддержке Российского Фонда Фундаментальных Исследований, проект № 18-05-80065 «Анализ и прогнозирование опасных гидрометеорологических явлений в прибрежных районах Арктической зоны Российской Федерации».

4.5. Органическое вещество и скорости его трансформации в различных экосистемах Баренцева моря

А.И. Агатова, Н.М. Лапина, Н.И. Торгунова, К.В. Кодрян

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, г. Москва

В статье обобщены собственные и литературные данные за последние 30 лет по изменчивости концентраций, элементного и биохимического состава растворенного и взвешенного органического вещества (РОВ и ВОВ соответственно) и скоростей его трансформации в различных экосистемах Баренцева моря. Показана большая вариабельность этих величин как в поверхностных, так и в глубинных водах в зависимости от интенсивности гидрологических и биологических процессов. Концентрации РОВ изменялись от 59 до 664 мкМ $C_{орг}$, а ВОВ от 0.25 до 38.08 мкМ $C_{орг}$. Сокращение ледового покрова отразилось как на распределении, так и на качественном составе и РОВ, и ВОВ. Это сокращение, а также усиление притока атлантических вод способствовали не только увеличению первичного продуцирования органического вещества, но и значительной интенсификации окислительно-восстановительных и гидролитических процессов его преобразования особенно в высокоширотной части Баренцева моря. Для РОВ моря характерны высокие значения отношений C/P, намного превышающие отношения этих элементов по Редфелду. Отношения же C/N в наиболее продуктивных водах близки к отношениям по Редфелду. В море выделено 4 района, где концентрации растворенных углеводов увеличиваются ко дну, что указывает на поступление сюда углеводов метанового ряда.

Ключевые слова: растворенное и взвешенное органическое вещество; элементный и биохимический состав; активность окислительно-восстановительных ферментов и щелочных фосфатаз.

DOI: 10.29006/978-5-6045110-0-8/(17)

ВВЕДЕНИЕ

Баренцево море является самым высокопродуктивным арктическим морем, первичная продукция (ПП) в нем составляет около 40% от первичной продукции всех арктических морей [Sakshaug, 2004]. Большая шельфовая зона, занимающая практически 90% от всей площади моря, отсутствие ледового покрова на половине площади круглый год, смешение теплых атлантических и холодных арктических водных масс, приведшее к формированию устойчивого Полярного фронта и подъему богатых биогенными элементами глубинных вод, таяние льдов – все это обуславливает высокую ПП [Anisimova et al., 2011].

Это море характеризуется не только высокой биологической продукцией на разных трофических уровнях, но и большим видовым разнообразием его обитателей.

Несмотря на то, что даже в самые суровые зимы ледовое покрытие Баренцева моря не превышает 0.9 млн км² от общей его площади (1.512 млн км²), достигая максимальных значений в феврале и марте, лед играет большую роль в обеспечении высокой продуктивности этого моря.

За последние 30 лет в условиях меняющегося климата в Баренцевом море произошло резкое сокращение ледового покрова и более раннее осво-

бождение его поверхности от зимнего льда, удвоение объема поступающих относительно теплых атлантических вод, смещение фронтов на северо-восток [Oziel et al., 2016]. Это привело к увеличению чистой первичной продукции (ПП) фитопланктона во всем арктическом регионе, и, в частности, на 28% в Баренцевом море [Dalpadado et al., 2014; Arrigo, Dijkjen, 2015].

Для понимания процессов, формирующих и поддерживающих функционирование морской экосистемы Баренцева моря, необходимо количественное и качественное изучение растворенного и взвешенного органического вещества (РОВ и ВОВ соответственно), а также скоростей его преобразования как в водной толще, так и во льдах.

Репрезентативными показателями содержания РОВ и ВОВ являются концентрации растворенного и взвешенного органического углерода ($C_{\text{орг}}$), по их величинам можно оценить запасы ОВ и потенциальную величину биологической продуктивности морской экосистемы. Измерения концентраций основных биохимических компонентов ОВ (белков, углеводов и липидов) и их соотношений позволяют судить о происхождении, путях трансформации и пищевой ценности ОВ для высших трофических уровней данной экосистемы.

Пространственно-временные изменения концентраций основных биохимических компонентов РОВ и ВОВ, а также их соотношений в большой степени зависят от биологической активности автотрофных и гетеротрофных организмов морской экосистемы. Преобразование РОВ и ВОВ осуществляется с помощью ферментов, катализирующих специфические реакции, идущие в популяциях планктона и во фракции взвеси (микрорпланктон и ферменты, сорбированные на детрите).

На основе измерения ферментативной активности различных гидролитических и окислительно-восстановительных ферментов во взвеси можно оценить скорости и пути преобразования ОВ, скорости регенерации биогенных элементов и их оборачиваемость в продукционно-деструкционном цикле данной экосистемы [Агатова, Торгунова, 1984; Хайлов, 1982; Seki, 1982].

Для оценки скоростей трансформации ОВ в морских и ледовых экосистемах Баренцева моря измеряли активности: окислительно-восстановительных ферментов электрон-транспортной системы (ЭТС), катализирующих окисление ОВ кислородом до простых окислов и гидролитических ферментов – щелочной фосфатазы, катализирующей реакцию отщепления минерального фосфата от фосфорорганических соединений.

Измеренные активности ферментов ЭТС позволяют судить о скоростях потребления кислорода, т. е. о гетеротрофной активности микрорпланктона [Packard, Williams, 1981], измеренные активности щелочной фосфатазы – о скоростях регенерации фосфатов и степени лимитирования ими продукционных процессов [Агатова и др., 1985; Ильин, 1993; Paasche, Erga, 1988].

В работе использованы материалы из литературных источников, а также данные, полученные в процессе экспедиционных исследований сотрудниками ВНИРО в Баренцевом море в период 1998–2017 гг.: на НЭС «Академик Федоров» (сентябрь–октябрь 1998 г.), на НИС «Фричьоф Нансен» (август–октябрь 2004 г.), на НИС «Профессор Молчанов» (июнь–июль 2013 г.), на НИС «Академик Мстислав Келдыш» (август–сентябрь 2016 г.; июль–август 2017 г.) (рис. 4.5.1). Методы отбора проб, подготовки и проведения соответствующих анализов подробно описаны в Руководствах [Руководство..., 2003, 2004].

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА

Растворенный и взвешенный $C_{\text{орг}}$. Сравнительный анализ данных по растворенному и взвешенному $C_{\text{орг}}$ (РОУ и ВОУ соответственно), полученных в разные сезоны и разные годы для Баренцева моря, выявил большую их пространственно-временную изменчивость и неоднородность. Концентрации этих показателей колеблются в очень широких пределах: от 59 до 664 мкМ для РОУ и от 0.25 до 38.08 мкМ для ВОУ [Романкевич, Ветров 2001; Агатова и др., 2007; Shevchenko et al., 1999; Gasparovic et al., 2007; Ingvaldsen, Loeng, 2009; Кодрян и др., 2017; Kodryan, 2019] (табл. 4.5.1).

Причем, если максимальные концентрации ВОУ в основном приурочены к фотическому слою и к районам максимальной ПП, то максимальные концентрации РОУ были отмечены на разных глубинах, в зависимости от интенсивности гидрологических, физико-химических и биологических процессов.

Наибольшие концентрации РОУ в фотическом слое (220–300 мкМ) были характерны для зон интенсивного первичного продуцирования (ПП) и для подледной воды. Исследования, проведенные в августе–сентябре 1976 г. на разрезе Мурманск – Земля Франца-Иосифа [Романкевич, Ветров, 2001] показали увеличение концентраций РОУ не только в водах, подверженных влиянию теплого северо-атлантического течения, где высокая ПП, но и в районе 76° с. ш. и 45° в. д., в который могут поступать арктические воды, обогащенные ОВ. Эта зона повышенных концентраций ОВ хорошо проявляется не только в поверхностных, но и в придонных водах, причем кон-

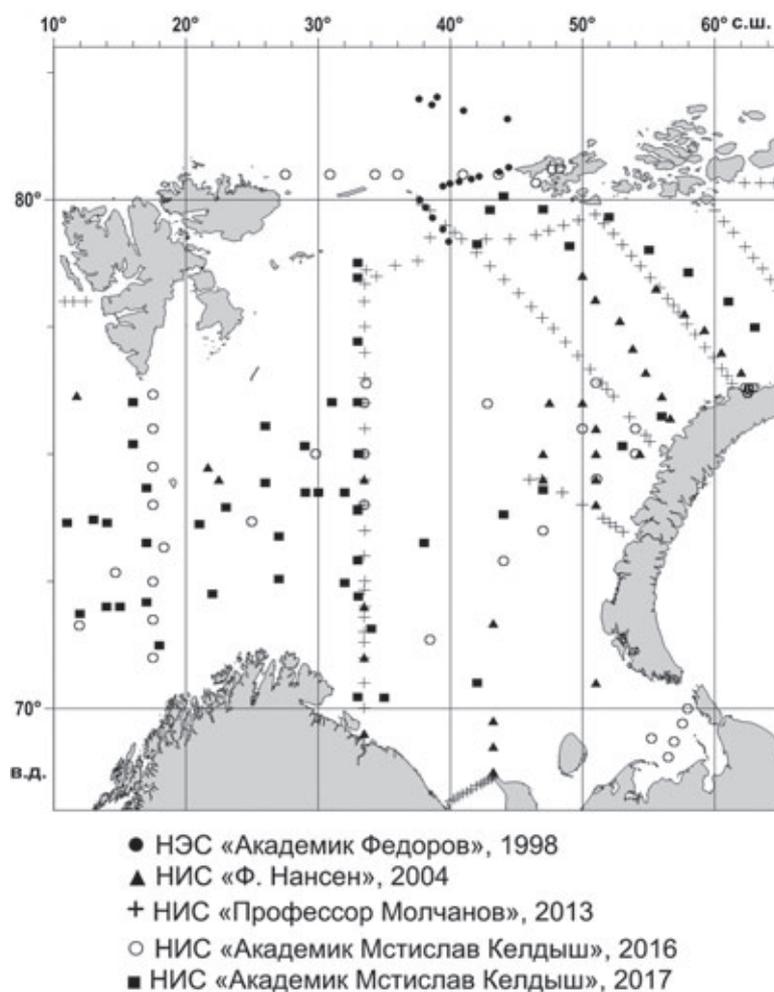


Рис. 4.5.1. Карта-схема расположения биогидрохимических станций в Баренцевом море

центрации РОУ здесь на 19–39 мкМ выше, чем в поверхностном слое, т. е. более холодные и плотные арктические воды опускаются на дно. На шельфе у Кольского п-ова, где и осенью интенсивны процессы ПП, концентрации РОУ в фотическом слое были выше, чем в придонных слоях. В центре же желоба Франца-Виктории увеличение концентраций РОУ ко дну в 1.5–2 раза [Агатова и др., 2001], по-видимому, обусловлено наличием здесь нефтеносных слоев, из которых при интенсивном обмене вода–дно в раствор поступают углеводороды метанового ряда.

В северной части моря (от 79°23' до 82°25' с. ш. и от 28°42' в. д. до 30°57' в. д.) в июле 2004 г. группой хорватских и норвежских ученых [Gasparovic et al., 2007] были получены данные, по которым летние концентрации РОУ и в фотическом слое, и в более глубоких слоях были в 2–5 раз ниже зафиксированных в вышеназванных работах осенью. Удивительно, что летом уменьшение концентраций от фотического слоя ко дну не превышало 8.3 мкМ, тогда как осенью по данным, полученным сотрудниками

ВНИРО, разница концентраций РОУ по вертикали могла достигать более 80 мкМ (рис. 4.5.2) при большой неоднородности его вертикального распределения [Агатова и др., 2001a].

В местах распространения трансформированных атлантических вод на глубинах 100–280 м происходит увеличение концентраций РОУ, что обуславливает неравномерное вертикальное распределение ОБ в этом районе. Между 46° в. д. и 50° в. д. выделяется зона пониженных концентраций (менее 120 мкМ). Вероятно, осенью процессы ПП здесь минимальны, а поступление богатых ОБ арктических вод преграждается архипелагом Земля Франца-Иосифа. Однако около 58° в. д. на новоземельской банке наблюдается локальное пятно повышенных концентраций РОУ как в поверхностном, так и в придонном слое, образующееся, по-видимому, за счет вихрей, втягивающих воды Карского моря.

По распределению РОУ в поверхностных водах можно выделить три области с высоким содержанием ОБ (рис. 4.5.3).

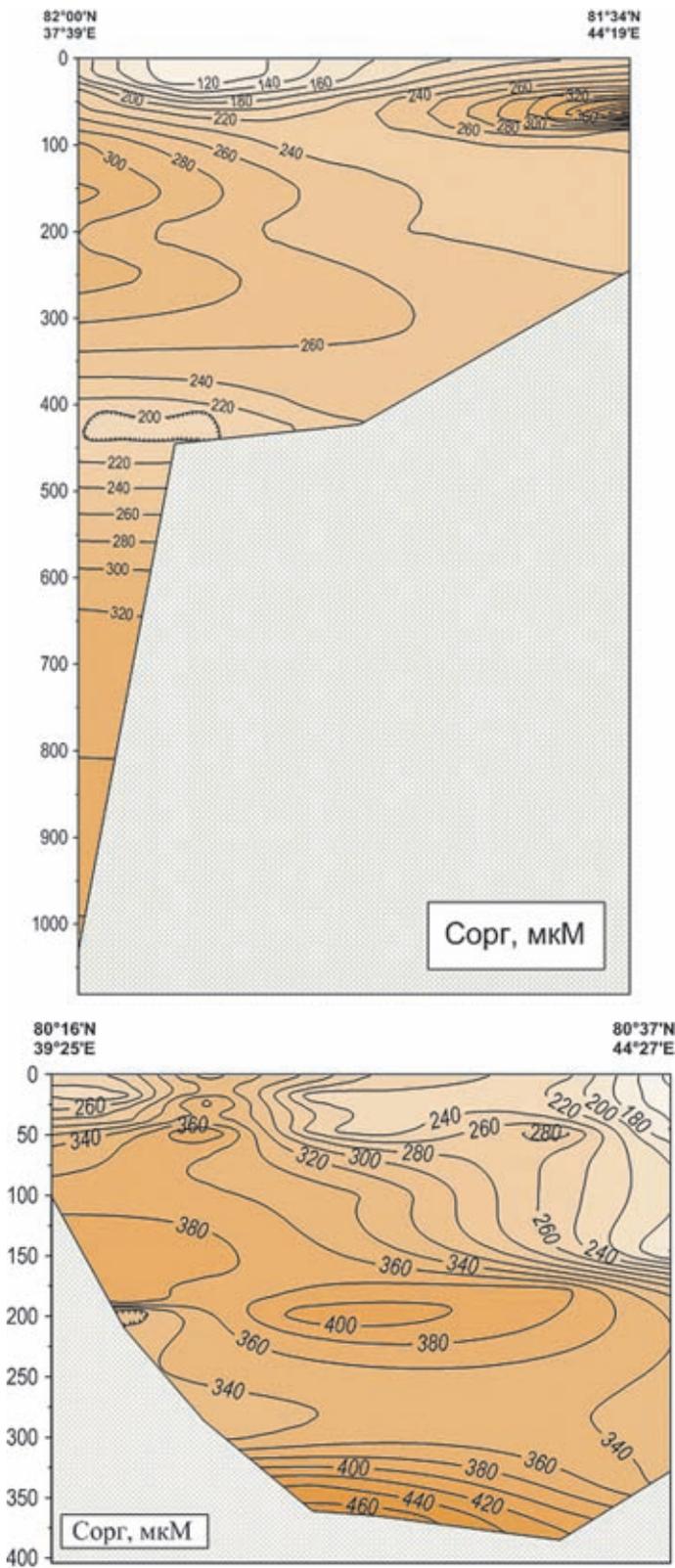


Рис. 4.5.2. Распределение РОУ (мкМ/л) на разрезах в высоких широтах Баренцева моря

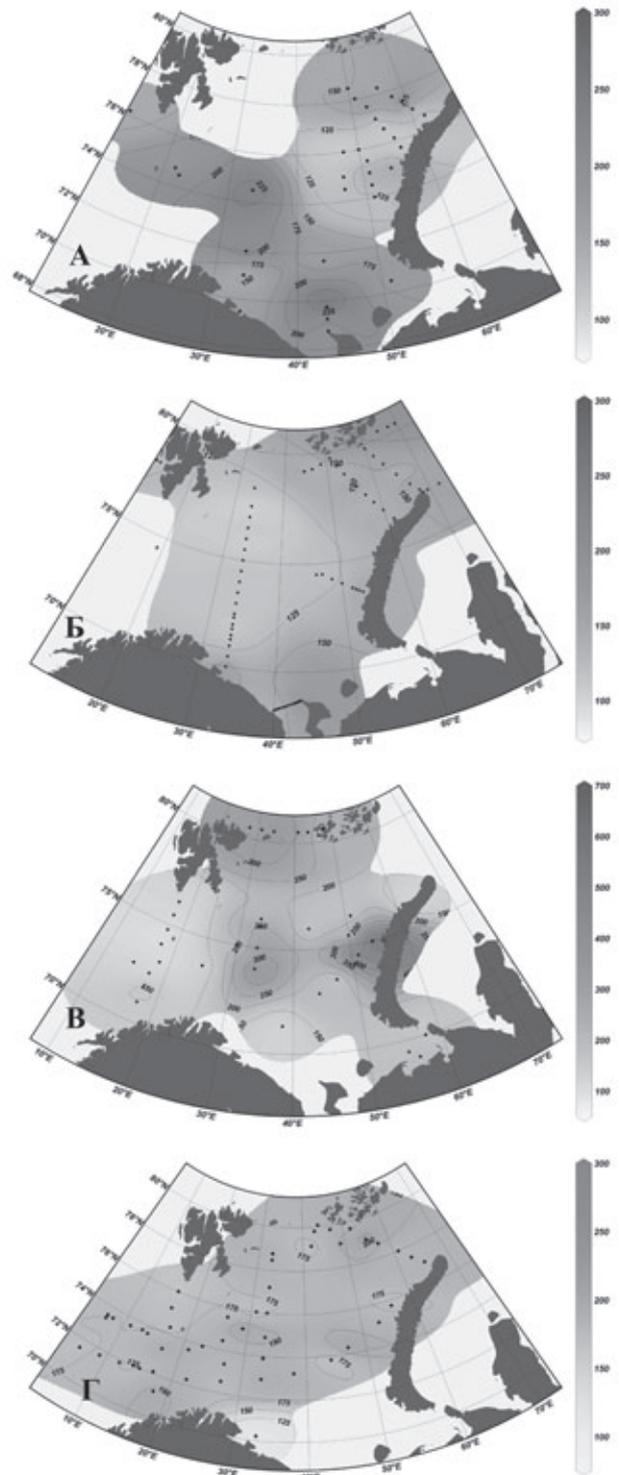


Рис. 4.5.3. Распределение растворенного органического углерода (мкМ/л) в поверхностных водах Баренцева моря: А – 2004 г.; Б – 2013 г.; В – 2016 г.; Г – 2017 г.

Таблица 4.5.1. Пределы изменения концентраций РОУ, ВОУ, $N_{орг}$, $P_{орг}$ и их средние значения, полученные в разные годы в водах Баренцева моря

| Период | РОУ мкМ/л $C_{орг}$ | | ВОУ мкМ/л $C_{орг}$ | | *** | *** |
|--------------------------------|------------------------|-----------------------|---------------------|-------------------|--------------------|-------------------|
| | Фотический слой | 60 м до дна | Фотический слой | 60 м до дна | $N_{орг}$, мкМ/л | $P_{орг}$, мкМ/л |
| 1998 г. октябрь ** | <u>136–363*</u> 248 | <u>302–482</u> 390 | 3.92–6.17 5.08 | 3.00–4.92 3.75 | 1.1–38.4 13.7 | 0.03–0.88 0.43 |
| 2004 г. август– сентябрь | <u>87–245</u> 156 | <u>91–338</u> 142 | 0.75–13.75 3.42 | 0.25–5.68 2.25 | 10.1–75.7 30.9 | 0.01–5.14 0.28 |
| 2013 г. июнь–июль | <u>82–367</u> 144 | <u>75–290</u> 128 | – | – | 0.43–38.6 11.97 | 0.11–3.37 0.51 |
| 2016 г. август– сентябрь | <u>83–664</u> 211 | <u>83–478</u> 194 | 2.00–9.00 4.92 | 1.08–5.50 2.33 | 0.3–57.7 15.15 | 0.01–0.40 0.11 |
| 2017 г. июль–август | <u>109–244</u> 177 | <u>97–256</u> 173 | | | | |

Примечание. *Над чертой – пределы значений; под чертой – среднее значение.

** Значения в 1998 г. только для широт Баренцева моря от 79°23' с. ш. до 82°25' с. ш.

***Для $N_{орг}$ и $P_{орг}$ представлены значения их концентраций от поверхностного до придонного слоев.

Первая область высоких концентраций РОУ располагается в арктическом регионе Баренцева моря между архипелагами Шпицберген и Земля Франца-Иосифа (ЗФИ). В настоящее время на ее ПП оказывает большое влияние таяние многолетних арктических льдов [Arrigo, Dijken, 2015], и она отмечается как область самой высокой валовой ПП моря [Reigstad et al., 2011]. Поэтому вполне вероятно, что высокие концентрации РОУ здесь обусловлены интенсивным продуцированием ОВ. Причем таяние арктических льдов способствует не только росту величины ПП в этом районе за счет увеличения площади свободной ото льда и количества дней открытой воды, но и усиливает динамику вод, интенсифицируя обмен вода–дно.

Вторая область повышенных концентраций РОУ – это область Полярного фронта, представляющая собой зону контакта и трансформации атлантической и арктической водных масс (рис. 4.5.3). Полярный фронт в Баренцевом море относится к северной периферии области распространения вод атлантического происхождения и никак не связан с опреснением поверхностного слоя у ледовой кромки при ее отступлении на север в теплую часть года [Ожигин и др., 2016]. Наряду с апвеллингами фронтальные зоны являются особо продуктивными зонами в морских экосистемах [Lorenzo et al., 1998]. Кроме того, в течение последних 20 лет происходит значительная «атлантификация» Баренцева моря, увеличивается поступление теплых атлантических вод, которые несут с собой повышенные концентрации биогенных

элементов, а также бореального фитопланктона и зоопланктона [Orlova et al., 2005; Dalpadado et al., 2012; Eriksen et al., 2017; Polyakov et al., 2017]. Все это способствует увеличению в этом регионе ПП и повышению концентраций ОВ.

Однако, как следует из сравнения данных, полученных в июне–июле 2013 г. и в августе–сентябре 2016 г. (рис. 4.5.3), в районе Полярного фронта в 2013 г. отсутствовал максимум концентраций РОУ, и средние значения их были в 2–2.5 раза ниже значений 2016 г. и более чем в 1.5 раза ниже значений 2004 г. Возможно, это связано с межсезонной изменчивостью продукционной активности фитопланктона [Dalpadado et al., 2014].

Большие же межгодовые изменения концентраций РОУ во всех исследованных районах моря, которые были выявлены при сравнении данных одного сезона (август–сентябрь), полученных в 2004 и 2016 гг., для области Полярного фронта, вероятно, связаны не столько с уменьшением ледового покрова, сколько с увеличением за этот период влияния вод атлантического происхождения. Так, в 2016 г. в исследуемый период над Центрально-Баренцевоморской банкой был зарегистрирован апвеллинг, который образовался в результате интенсивного проникновения в эту область теплых атлантических вод. Это вызвало значительное увеличение концентраций РОУ в столбе воды над банкой в результате интенсификации обмена вода–дно (рис. 4.5.4).

Третья область, где отмечаются высокие концентрации РОУ, – это район Печорского моря и районы

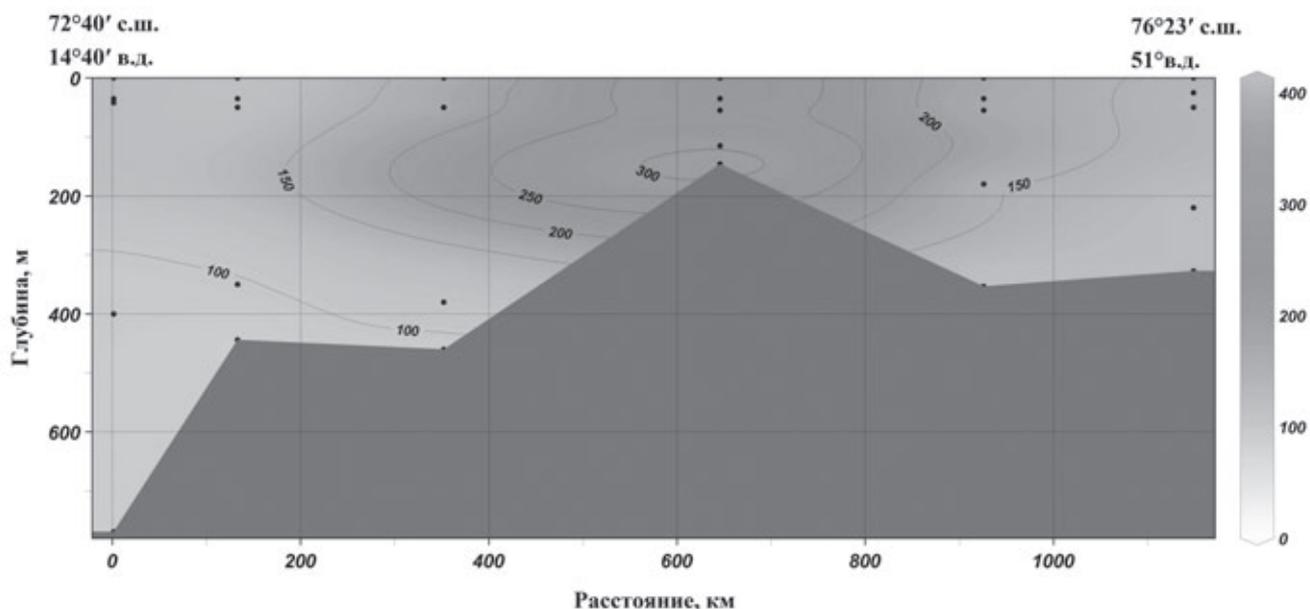


Рис. 4.5.4. Распределение РОУ (мкМ) над Центрально-Баренцевоморской банкой. Сентябрь 2016 г.

мелководий в прибрежной зоне (рис. 4.5.3). Обогащенные питательными веществами происходят за счет речного и материкового стока. Эти районы обычно характеризуются очень хорошим перемешиванием, что обеспечивает снабжение фотической зоны биогенными элементами и, как следствие, – высокую ПП.

Интересно, что влияние стока р. Печоры на распределение РОУ также в значительной степени проявляется в придонном слое. Вероятно, ОБ, поступающее с речными водами, в районе образования биогидрохимического барьера опускается на дно. На увеличение концентраций РОУ в морских водах оказывает заметное влияние и береговой сток, т.к. в районах материкового склона зафиксированы его высокие концентрации от поверхностных до придонных слоев.

В настоящее время освобождение большей части акватории от многолетнего льда привело к значительному повышению концентраций РОУ. Наиболее высокие значения во все года наблюдали на акватории между Шпицбергом и Землей Франца-Иосифа, а также в районе Полярного фронта в августе-сентябре 2004 и 2016 гг.

Следует отметить, что если в 2004 г. по всей исследованной акватории концентрации РОУ в фотическом слое находились в диапазоне 87–245 мкМ со средним значением 156 мкМ, то к 2016 г. диапазон их изменчивости значительно увеличился от 83 до 664 мкМ, а среднее значение концентраций выросло до 211 мкМ. При этом расширились области высоких концентраций РОУ.

В период наших исследований концентрации взвешенного органического углерода (ВОУ) так-

же менялись в очень широких пределах – от 0.25 до 15.17 мкМ. Его высокие концентрации были характерны для зоны интенсивного ПП у Кольского п-ова. Несмотря на осенний период, во время работ насыщение вод кислородом здесь было 102–112%. Интересно, что в местах активного ПП максимальные концентрации РОУ (до 16 мкМ) зафиксированы не на поверхности, а в слое 10–20 м. Содержание же ВОУ в придонном слое изменяется в пределах от 0.25 до 5.67 мкМ (рис. 4.5.5). Следует отметить, что минимальные концентрации $C_{\text{орг}}$ в этом слое характерны для зон интенсивного ПП. Вероятно, в первую фазу активного осеннего цветения фитопланктона количество отмерших клеток минимально и образование взвеси за счет этих клеток незначительно.

Между 34° в. д. и 46° в. д. из ледовой зоны выносятся холодные воды, обогащенные не только растворенным, но и взвешенным ОБ, которые в основном распространяются в юго-западном направлении (рис. 4.5.5). В придонном слое этот язык повышенных концентраций ВОУ не распространяется так далеко на юг, как в поверхностном слое, а значения концентраций здесь превышают 5 мкМ. Интересно, что влияние печорских вод проявляется только в придонном слое, в котором под их воздействием образуется язык концентраций ВОУ более 5 мкМ (рис. 4.5.5). Это еще раз подтверждает предположение, что ОБ, поступающее с речными водами, в результате образования биогидрохимического барьера быстро опускается на дно. Причем на частицах взвеси может сорбироваться и РОУ.

Неравномерность распределения РОУ и ВОУ по всей акватории обуславливает и довольно значитель-

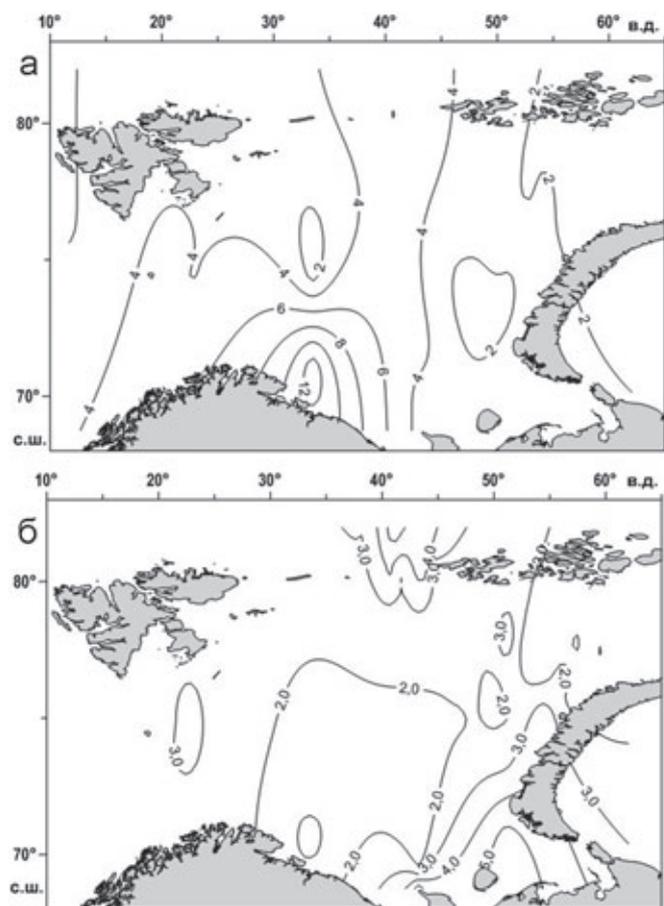


Рис. 4.5.5. Распределение ВОУ (мкМ) в Баренцевом море:
а – поверхностный слой; б – придонный слой

ные колебания во вкладе взвешенного ОВ в его общее содержание. Величины этого вклада изменяются от 0.08% до 9.42%. Как правило, ОВ фотического слоя содержит относительно больше ВОУ, чем ОВ придонного слоя. Исключение составляет район, находящийся под влиянием печорских вод. Здесь в придонном слое за счет механизмов соосаждения содержание ВОУ в общем пуле ОВ увеличивается в 2–4 раза по сравнению с поверхностным слоем (рис. 4.5.6).

К сожалению, очень большие пространственные колебания концентраций как РОУ, так и ВОУ, что в основном определяется большой вариабельностью ПП [Reigstad et al., 2011], а также сравнительно малое количество данных не могут дать четкого представления о сезонной и межгодовой изменчивости этих показателей в водах Баренцева моря. Это положение хорошо демонстрируют данные, представленные в табл. 4.5.2 и 4.5.3.

Наиболее показательным будет сравнение данных, полученных в августе–сентябре 2004 и 2016 гг., т. к. обработка и анализ проб проводились по одной методике и тем же коллективом.

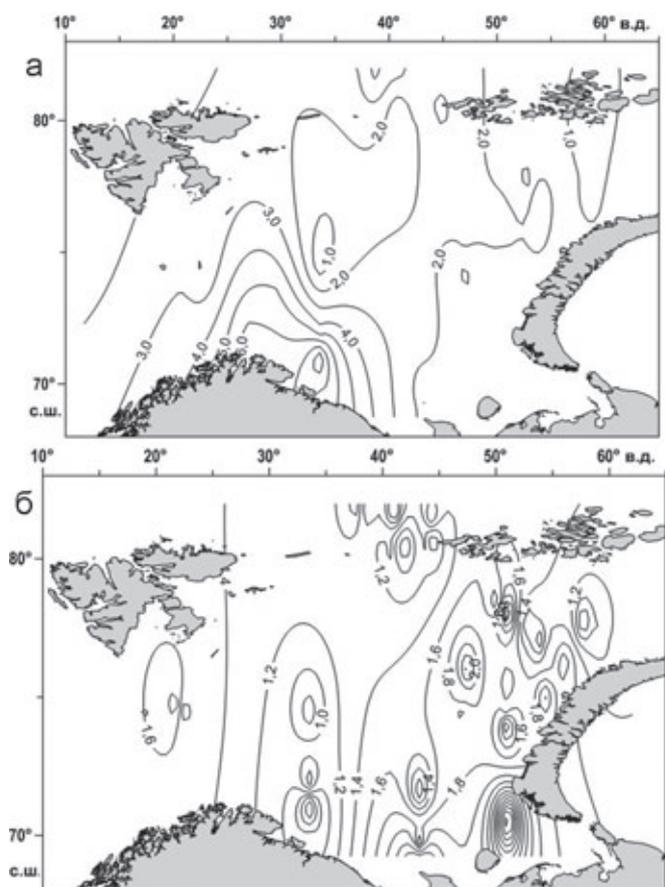


Рис. 4.5.6. Относительное содержание взвешенного органического вещества от его общего содержания (%):
а – поверхностный слой; б – придонный слой

Средние концентрации РОУ не только в фотическом слое, но и вплоть до придонного слоя, в 2004 г. были ниже более чем на 25%. В это же время в фотическом слое более чем на 30% были ниже и концентрации ВОУ, которые в глубинных слоях к 2016 г. практически не изменились. Исходя из данных американских ученых [Arrigo, Dijken, 2015], которые показали увеличение чистой ПП с 1998 по 2012 гг. в Арктическом океане вообще и в Баренцевом море в частности (на 28%), можно было предположить увеличение средних концентраций РОУ и ВОУ к 2016 г. в основном за счет увеличения ПП в высоких широтах моря. Действительно, как следует из данных таблицы 4.5.3, здесь в фотическом слое концентрации РОУ увеличились больше, чем на 40%, а ВОУ больше, чем на 50%. В глубинных слоях увеличение соответствующих показателей составило около 20%.

Таким образом, интенсификация ПП в арктических водах приводит к увеличению концентраций не только взвешенного, но и растворенного ОВ.

Органический фосфор также как и $C_{орг}$ по исследованной акватории моря распределен очень

неравномерно (рис. 4.5.7). Осенью величины его концентраций колеблются от 0.01 до 0.71 мкМ. Как правило, высокие концентрации характерны для фотического слоя, а низкие – для придонных слоев. В поверхностных водах самые высокие концентрации зафиксированы в местах интенсивного фотосинтеза и в районе влияния арктических вод. Подледные арктические воды обогащены не только $C_{орг}$, но и $P_{орг}$. Распределение $P_{орг}$ в столбе воды также

неоднородно. При общей тенденции уменьшения концентраций с глубиной в зонах проникновения Северо-Атлантической трансформированной воды наблюдаются минимальные концентрации $P_{орг}$. Это связано с тем, что при смешении вод разного генезиса происходит интенсификация биологических процессов, в частности, скорость минерализации органических фосфатов при этом возрастает в 2–3 раза [Агатова и др., 2004].

Таблица 4.5.2. Пределы изменения концентраций РОУ и ВОУ и их средние значения, полученные в разные годы в водах Баренцева моря

| Период | РОУ, мкМ | | ВОУ, мкМ | |
|----------------------------|------------------------|-----------------------|----------------------------|---------------------------|
| | Фотический слой | 60–750 м | Фотический слой | 60–750 м |
| 1976 г. август–сентябрь | <u>136–333*</u> 225 | <u>108–290</u> 152 | <u>4.20–21.33</u> 11.36 | <u>2.15–5.68</u> 3.30 |
| 1997 г. август–октябрь | – | – | <u>0.33–15.0</u> 6.17 | <u>0.83–38.08</u> 5.83 |
| 2004 г. август–сентябрь | <u>87–245</u> 156 | <u>91–338</u> 142 | <u>0.75–13.75</u> 3.42 | <u>0.25–5.68</u> 2.25 |
| 2016 г. август–сентябрь | <u>83–664</u> 211 | <u>83–478</u> 194 | <u>2.00–9.00</u> 4.92 | <u>1.08–5.50</u> 2.33 |

Примечание. * Над чертой – пределы значений; под чертой – среднее значение. Данные 1976, 1997 гг. [Романкевич, Ветров, 2001]. Данные 2004 г. [Агатова и др., 2007]. Данные 2016 гг. [Торгунова, Кодрян, в печати].

Таблица 4.5.3. Пределы изменения концентраций РОУ и ВОУ и их средние значения, полученные в разные годы, в водах высоких широт Баренцева моря от 79°23' с. ш. до 82°25' с. ш.

| Период | РОУ, мкМ | | ВОУ, мкМ | |
|----------------------------|------------------------|-----------------------|---------------------------|--------------------------|
| | Фотический слой | 60–750 м | Фотический слой | 60–750 м |
| 1976 г. август–сентябрь | <u>133–193*</u> 167 | <u>110–122</u> 118 | <u>3.33–8.08</u> 6.33 | <u>2.08–3.18</u> 2.58 |
| 1997 г. август–октябрь | – | – | <u>0.92–18.83</u> 8.75 | <u>0.33–3.00</u> 1.42 |
| 1998 г. октябрь | <u>136–363</u> 248 | <u>302–482</u> 390 | <u>3.92–6.17</u> 5.08 | <u>3.00–4.92</u> 3.75 |
| 2004 г. июль | <u>65–75</u> 71 | <u>62–71</u> 67 | – | – |
| 2004 г. август–сентябрь | <u>136–218</u> 157 | <u>132–338</u> 183 | <u>1.42–2.58</u> 2.08 | <u>1.42–3.33</u> 2.08 |
| 2016 г. август–сентябрь | <u>118–394</u> 265 | <u>118–331</u> 220 | <u>2.42–7.42</u> 4.43 | <u>1.50–5.08</u> 2.67 |

Примечание. * Над чертой – пределы значений; под чертой – среднее значение. Данные 1976, 1997 гг. [Романкевич, Ветров, 2001]. Данные 1998 г., октябрь [Агатова и др., 2001]. Данные 2004 г., июль [Gasparovic et al., 2007]. Данные 2004 г., август–сентябрь [Агатова и др., 2007]. Данные 2016 г. [Кодрян и др., 2017].

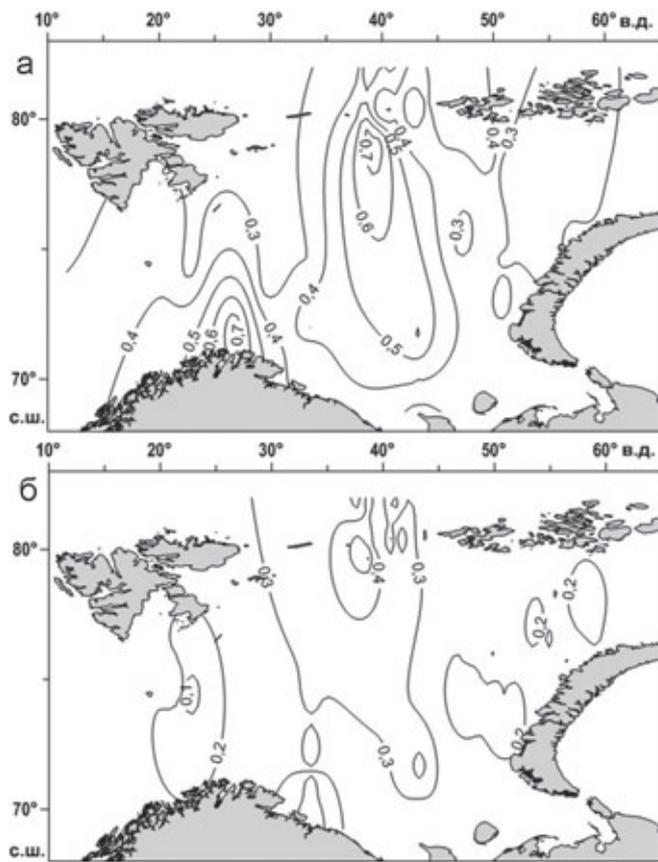


Рис. 4.5.7. Распределение органического фосфора (мкМ/л) в водах Баренцева моря:
а – поверхностный слой; б – придонный слой

Интересно, что если в поверхностных водах распределение $P_{\text{орг}}$ до некоторой степени схоже с распределением $C_{\text{орг}}$, то в придонных водах распределение этих двух элементов ОВ абсолютно не совпадает. Такое несовпадение обуславливает и очень большую неоднородность значений молярных соотношений С/Р как в поверхностных, так и в придонных водах. Как правило величины С/Р в поверхностных водах ниже, чем в придонных. Следует отметить, что вообще для вод Баренцева моря характерны высокие значения соотношений С/Р, часто намного превышающие молярные отношения этих элементов не только по Редфильду, но и значения, пересмотренные в последнее время Летчером и Муром [Letscher, Moore, 2015]. Так, в поверхностных водах величины этих соотношений изменяются от 160 до 1155, а в придонных – от 413 до 2103. Максимальные значения С/Р (более 2800) были получены нами в зонах проникновения Северо-Атлантической трансформированной воды и обусловлены как повышением концентрации $C_{\text{орг}}$, так и понижением концентрации $P_{\text{орг}}$ при смешении вод разного генезиса. В водах Северной Атлантики так-

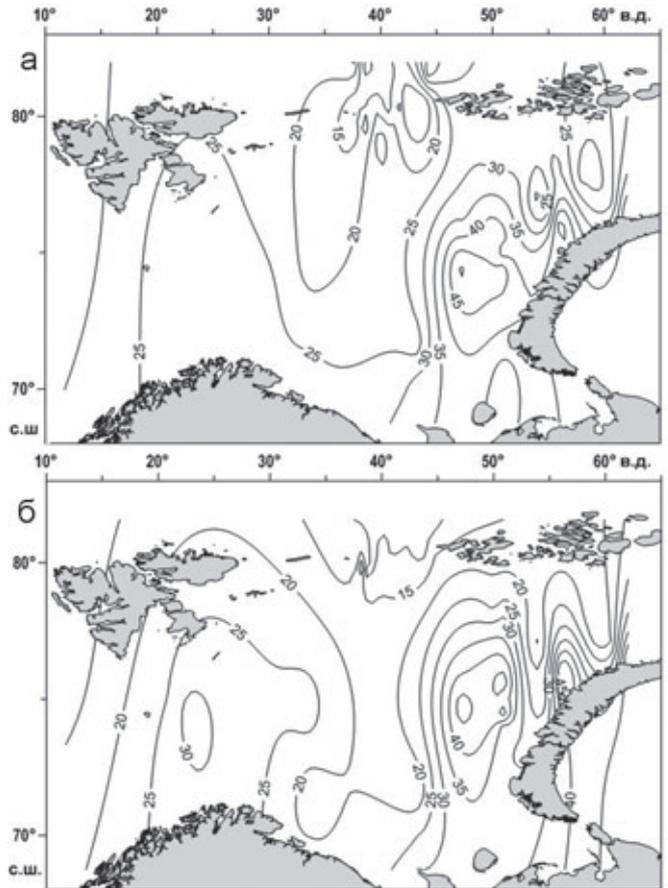


Рис. 4.5.8. Распределение органического азота (мкМ/л) в водах Баренцева моря:
а – поверхностный слой; б – придонный слой

же отмечался очень широкий диапазон величин молярных соотношений С/Р (160–4831) с максимальными значениями в глубинных водах [Агатова и др., 2008; Aminot, Kerouel, 2004; Kramer et al., 2005]. Французские исследователи полагают, что более устойчивое к бактериальному разложению ОВ обладает более высоким соотношением С/Р. Однако ими же было показано, что бактерии эффективно разлагают ОВ, обедненное как азотом, так и фосфором [Aminot, Kerouel, 2004]. Вероятно, популяции микроорганизмов различных морских экосистем приспособились к утилизации разнообразных по элементному составу ОВ, а недостаток фосфора восполняют за счет его быстрой оборачиваемости.

Подробные многолетние исследования состояния биогенных элементов в водах Баренцева моря, проводимые сотрудниками Мурманского морского биологического института (ММБИ), показали значительную межсезонную изменчивость концентраций $P_{\text{орг}}$ в фотическом слое [Матишов и др., 1997]. Интересно, что в марте–апреле $P_{\text{орг}}$ практически полностью исчезает из всей 100-метровой толщи воды и появляется

с развитием планктона, причем, осенний максимум концентрации $P_{\text{орг}}$ в фотическом слое в несколько раз выше весеннего.

Органический азот также как $C_{\text{орг}}$ и $P_{\text{орг}}$ по исследованной акватории моря распределен очень неравномерно (рис. 4.5.8). Осенью его концентрации колеблются от 5.34 до 57.77 мкМ. Следует отметить, что трансформированные арктические воды, которые обогащены $C_{\text{орг}}$ и $P_{\text{орг}}$, несут минимальные концентрации $N_{\text{орг}}$. В этих водах наиболее четко проявляется закономерность – уменьшение концентраций $N_{\text{орг}}$ от фотического слоя до дна. В районе, наиболее подверженном влиянию теплых атлантических водных масс (на юго-западе моря), распределение $N_{\text{орг}}$ довольно равномерно по всей водной толще. Как показали исследования сотрудников ММБИ РАН, с этими водами в Баренцево море из Северо-Европейского бассейна поступает ОВ, обогащенное азотом. Доля органических форм азота составляет более 60% от его валового количества [Магишов и др., 1997]. Интересно, что самые высокие концентрации $N_{\text{орг}}$ как в поверхностном, так и в придонном слое, исследователи из ВНИРО наблюдали у берегов Новой Земли, на траверзе пр. Маточкин шар (45°–52° в. д.) и в районе Печорского моря (рис. 4.5.8) не только в 2004 г., но и в 2016 г.

Неоднородность распределения концентраций $N_{\text{орг}}$ по акватории моря обуславливает и очень большую неоднородность значений молярных отношений C/N как в поверхностных, так и в придонных водах. Если, как правило, величины C/P в поверхностных водах ниже, чем в придонных, то такая закономерность для величин C/N наблюдается в районах влияния теплых атлантических вод и в районе распространения холодных арктических вод. Причем, в наиболее продуктивных водах на юго-западе моря величины этих отношений колеблются в пределах 6–10, тогда как в районе влияния арктических вод они самые высокие. Максимальные их значения в поверхностном слое достигают 30, а в придонном – даже 50. Такие большие величины молярного отношения C/N в водах высоких широт Баренцева моря обусловлены как самыми большими концентрациями растворенного $C_{\text{орг}}$, так и самыми низкими концентрациями $N_{\text{орг}}$.

Следует отметить, что самые высокие концентрации $N_{\text{орг}}$, которые зафиксированы в районе Новой Земли, находятся при сравнительно низких концентрациях $C_{\text{орг}}$ относительно других районов Баренцева моря. Поэтому для ОВ в этой акватории характерны самые низкие значения молярного отношения C/N , в некоторых случаях даже ниже 2. Из природных соединений только мочевины и производные пуриновых и пиримидиновых оснований обладают такими низ-

кими значениями молярного отношения C/N . С этой точки зрения вполне вероятно, что воды Баренцева моря здесь загрязнены азотсодержащими веществами не биологического происхождения.

В водах Баренцева моря содержание $N_{\text{орг}}$ претерпевает сезонные изменения в основном в фотическом слое. Минимальные концентрации характерны для зимних месяцев, а максимальные – для летних. К сожалению, нет работ по сезонным изменениям концентраций РОВ и ВОВ в Баренцевом море. Однако исследования изменений концентраций $C_{\text{орг}}$ и $N_{\text{орг}}$ в водах Северной Атлантики от весны к лету показали, что по мере развития цветения фитопланктона увеличивается концентрация азотсодержащих РОВ, величины молярного отношения C/N от весны к лету уменьшаются от 20 до 17 [Skoog et al., 2001]. В период же интенсивного цветения фитопланктона эти значения в РОВ равны 5–6, увеличиваясь до 10–16 по мере затухания цветения [Kortzinger et al., 2001]. Аналогичным образом изменяются молярные отношения C/N в ВОВ, возрастая от 5.8 до 8.9 к концу цветения [Mei et al., 2005]. Таким образом, значения C/N отношения 6–10, полученные на шельфе в западной части моря, скорее всего, связаны с развитием осеннего цветения фитопланктона.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ОСНОВНЫХ БИОХИМИЧЕСКИХ КОМПОНЕНТОВ РОВ И ВОВ

В отличие от южных морей и других вод Мирового океана, где основной вклад в растворенное ОВ вносят углеводы [Benner et al., 1992], основными биохимическими компонентами растворенного ОВ в арктических морях, в том числе и в Баренцевом море, являются углеводы и липиды, причем в северной части Баренцева моря концентрации растворенных липидов в среднем даже выше растворенных углеводов (табл. 4.5.4). Основным биохимическим компонентом взвешенного ОВ в Баренцевом море являются, как правило, белки, а соотношение липидов и углеводов в ВОВ зависит от преобладания гетеротрофных, либо автотрофных организмов в популяции микропланктона.

Пространственное распределение основных биохимических компонентов РОВ и ВОВ, как правило, аналогично пространственному распределению РОУ и ВОУ и в основном обусловлено интенсивностью тех или иных биологических процессов. В то же время характер их вертикального распределения так или иначе связан с особенностями гидрологической структуры вод, их взаимодействием, оказывающим заметное влияние на биологические процессы. Например, в северной части Баренцева моря распространение трансформированных вод атлантического

происхождения четко выделяется от арктических вод не только по растворенному $C_{орг}$ и $N_{орг}$, но и по растворенным углеводам, липидам и белкам, что указывает на увеличение биомассы пикопланктона в этих водах (табл. 4.5.4).

Интенсивный обмен вода–дно может отражаться на биохимическом составе ОВ придонных слоев воды в зависимости от биогеохимических процессов в осадках. Так, необычное вертикальное распределение растворенных углеводов в центре желоба Франца-Виктории (рис. 4.5.9), обусловлено наличием здесь нефтеносных слоев, из которых при интенсивном обмене вода–дно в раствор поступают углеводороды метанового ряда, которые абиотическим путем

могут превращаться в углеводоподобные соединения [Reid, Orgel, 1967].

Помимо желоба Франца-Виктории в Баренцевом море можно выделить еще три района, где концентрации растворенных углеводов значительно увеличиваются ко дну. Во-первых, это западный район моря, где концентрации углеводов в придонном слое на порядок выше поверхностных. Во-вторых, это район влияния печорских вод, которые содержат высокие концентрации углеводов, и, в-третьих, это акватория между архипелагом Земля Франца-Иосифа и о. Новая Земля около 58° в. д. Либо все эти районы являются нефтеносными, либо они все загрязнены углеводородным топливом.

Таблица 4.5.4. Средние значения концентраций РОУ, ВОУ и основных биохимических компонентов ВОВ и РОВ (мг/л) в разных типах вод Баренцева моря от $79^\circ 23'$ с. ш. до $82^\circ 25'$ с. ш.

| Показатель | Октябрь 1998 г. | | | Август–сентябрь 2016 г. | | |
|-----------------------------|--------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|-------------------------------|-------------------------------|--------------------------------|
| | Поверхн. арктические | Трансформ. атлантические | Придонные | Поверхн. арктические | Трансформ. атлантические | Придонные |
| Температура, $T^\circ C$ | $<-1.2^\circ$ | 1–2,5° | Около 0° | $<-1.2^\circ$ | 1–2.5° | Около 0° |
| РОУ | 1.69 (1.17–2.99) | 2.11 (1.22–2.63) | 2.34 (1.57–3.19) | 3.67 (1.42–5.08) | 3.09 (1.35–4.05) | 3.53 (1.58–4.96) |
| Белки раств. % от РОВ | 0.097 (0.034–0.156) 1.8% | 0.099 (0.036–0.192) 1.3% | 0.104 (0.044–0.232) 1.2% | 0.059 (0.033–0.096) 2% | 0.053 (0.024–0.108) 2% | 0.052 (0.026–0.094) 1.5% |
| Углеводы раств. % от РОВ | 1.48 (0.21–2.73) 8% | 2.46 (0.91–3.71) 32% | 3.02 (1.44–4.06) 35% | 0.478 (0.162–1.680) 13% | 0.930 (0.297–1.986) 30% | 0.958 (0.297–1.960) 27% |
| Липиды раств. % от РОВ | 0.97 (0.62–1.85) 18% | 1.12 (0.84–1.54) 15% | 0.93 (0.43–1.32) 11% | 0.647 (0.303–1.397) 18% | 0.616 (0.330–1.007) 20% | 0.583 (0.270–0.875) 16% |
| ВОУ | 0.058 (0.029–0.072) | 0.042 (0.030–0.050) | 0.047 (0.033–0.066) | 0.054 (0.026–0.089) | 0.030 (0.015–0.061) | 0.026 (0.018–0.035) |
| Белки взв. % от ВОВ | 0.039 (0.024–0.051) 34% | 0.022 (0.015–0.032) 26% | 0.026 (0.016–0.051) 28% | 0.043 (0.020–0.073) 40% | 0.013 (0.007–0.024) 30% | 0.018 (0.010–0.025) 36% |
| Углеводы взв. % от ВОВ | 0.019 (0.011–0.036) 16% | 0.015 (0.011–0.023) 18% | 0.020 (0.011–0.034) 21% | 0.020 (0.007–0.061) 19% | 0.016 (0.006–0.051) 24% | 0.012 (0.006–0.020) 21% |
| Липиды взв. % от ВОВ | 0.025 (0.007–0.060) 22% | 0.022 (0.015–0.031) 26% | 0.022 (0.011–0.047) 23% | 0.023 (0.005–0.060) 21% | 0.016 (0.005–0.052) 24% | 0.012 (0.005–0.020) 23% |
| C/N | 17 (5–40) | 25 (10–50) | 39 (20–59) | 38 (15–52) | 18 (9–25) | 21 (11–31) |
| C/P | 513 (160–960) | 1061 (516–1150) | 834 (470–2103) | – | – | – |

Примечание. В скобках – пределы изменений показателей; отношения C/N и C/P даны для суммы ВОВ и РОВ.

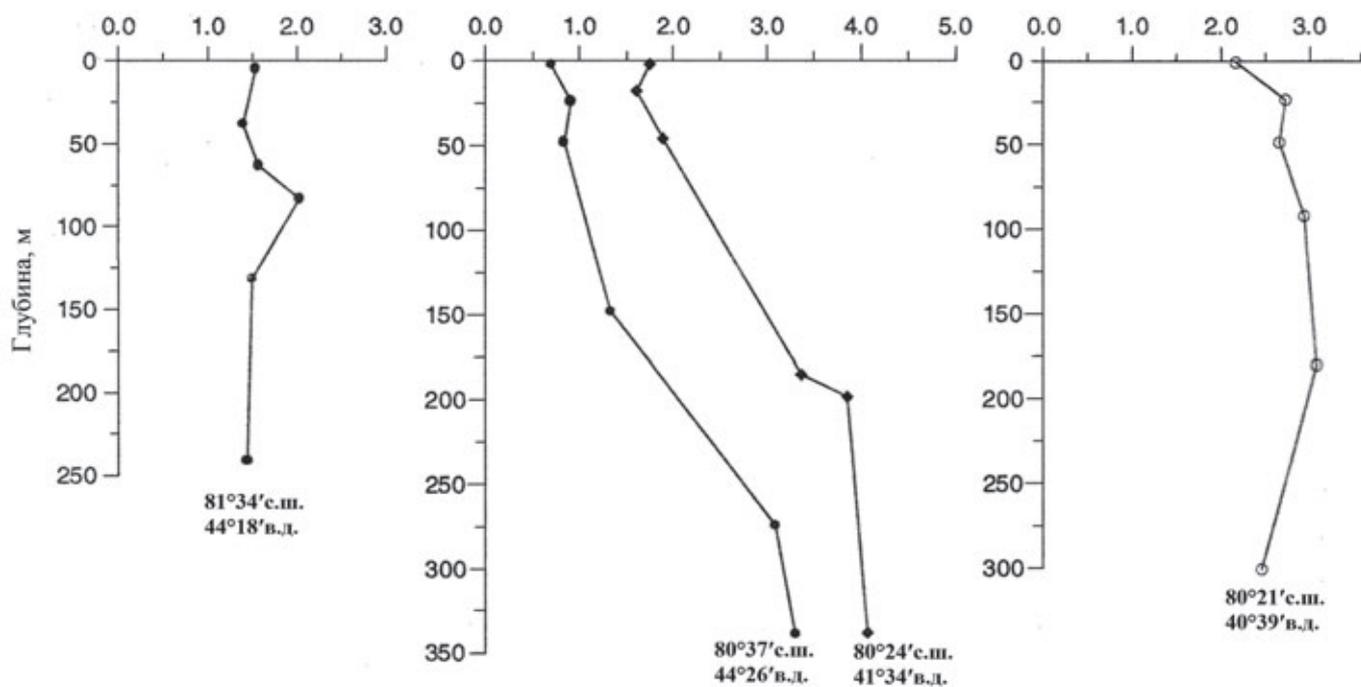


Рис. 4.5.9. Вертикальное распределение растворенных углеводов (мг/л) в Баренцевом море. Октябрь, 1998 г.

Как уже отмечалось выше, концентрации взвешенных углеводов в фотическом слое определяются интенсивностью процессов ПП, тесно связаны с распределением здесь хлорофилла и поэтому могут служить показателем биомассы фитопланктона [Marshall, Orr, 1962; Liebezeit, 1987]. Большая неоднородность интенсивности ПП в водах Баренцева моря обусловила и их значительные колебания во взвеси (от 8% до 25%).

Интересно, что основной вклад в ОВ взвеси в фотическом слое вносят белки (30–60%), что, вероятно, связано здесь с более интенсивными гетеротрофными процессами, нежели автотрофными. Вклад же углеводов и липидов сопоставим, тогда как в соседнем Норвежском море, как правило, концентрации липидов в 1.5–2.5 раза выше концентраций углеводов [Агатова и др., 2001]. В то же время растворенные углеводы здесь могут составлять до 50% РОВ, что характерно для Мирового океана [Benner, 2002]. Однако не везде в исследуемом районе Баренцева моря углеводы являются основным биохимическим компонентом растворенного ОВ. Большой вклад в РОВ вносят и липиды. Особенно эта закономерность хорошо выражена на бровке шельфа Арктического бассейна, где растворенные липиды в 1.5–3 раза превышают концентрацию растворенных углеводов. По всей исследованной акватории Баренцева моря концентрации растворенных липидов в РОВ колеблются в широких пределах от 0.40 до 1.90 мг/л [Беляева, Романкевич, 1983; Агатова и др., 2001]. Для трансфор-

мированных атлантических вод характерно большее содержание $C_{орг}$ и большее содержание липидов, чем для субарктических водных масс. К тому же вертикальное распределение липидов во взвеси носит квазиоднородный характер, а не возрастает с глубиной (табл. 4.5.4). Следует отметить, что липиды в Северном Ледовитом океане (СЛО) выше 80° с. ш. могут составлять до 60% от РОВ, причем такое обогащение липидами наблюдается не только в открытой воде, но и во льдах [Агатова, Лапина, 2001; Агатова и др., 2011].

Максимальные концентрации липидов характерны для зон активного первичного продуцирования в фотическом слое и для вод придонного слоя, в которых, как правило, значительно возрастает их процентное содержание в РОВ не только на шельфе, но и в пелагиали. Такие большие концентрации липидов можно объяснить, с одной стороны, тем, что в высоких широтах все макро- и микрообитатели обогащены жирами [Zsolnay, 1977]. В результате жизнедеятельности этих гидробионтов значительное количество липидов выделяется в воду, где долгое время может сохраняться благодаря их устойчивости к разложению. С другой стороны, нельзя исключить высачивание нефтяных углеводородов, что может увеличивать концентрацию общих липидов в водах СЛО. Может быть поэтому в распределении липидов по вертикали трудно выделить какую-либо закономерность: в некоторых случаях их концентрации могут увеличиваться от поверхности до придонного слоя в 1.5–2 раза, в некоторых – уменьшаться, а иногда они

равномерно распределены по всей толще. Однако практически во всех местах, где отмечено увеличение концентрации углеводов ко дну, происходит и увеличение концентрации липидов.

Если распределение взвешенных углеводов в фотическом слое дает представление о распределении биомассы фитопланктона, то распределение растворенных и взвешенных белков дает представление о распределении биомассы микрогетеротрофов – основных преобразователей и переносчиков ОВ в морских экосистемах. Биомасса, рассчитанная исходя из концентраций взвешенного белка, в фотическом слое Баренцева моря колеблется в широких пределах от 0.1 до 1.1 г/м³. Самая высокая биомасса микропланктона характерна для поверхностных вод южнее 80° с. ш. В желобе же Франца-Виктории эти концентрации не превышают 0.34 г/м³. Здесь основная биомасса микропланктона сосредоточена во льдах [Агатова, Лапина, 2001].

В глубинных водах биомасса микропланктона в 1.5–2 раза ниже, чем в фотическом слое, и пределы колебаний ее величин не так значительны (0.10–0.20 г/м³).

Характерной особенностью вод северной части Баренцева моря в осенний период явилось значительное количество пикопланктона, которое, как правило, в 2–5 раз превышало количество микропланктона как в фотическом слое, так и в глубинных слоях. Концентрации пикопланктона колебались в широких пределах (0.22–2.60 г/м³), причем самые высокие обнаружены в поверхностных водах южнее 81° с. ш. Ранее по изменению концентраций АТФ было показано, что зимой в динамически активных зонах Баренцева и Норвежского морей происходит увеличение концентраций пикопланктона [Бенжитский и др., 1992]. Вертикальное распределение пикопланктона довольно однородно, однако почти всегда его концентрации возрастают в зоне смешения вод разного генезиса. Как правило, при смешении вод разного генезиса происходит увеличение концентраций всех биохимических компонентов ОВ за счет наращивания биомассы микроорганизмов. Например, в Норвежском море это зарегистрировано в слое 250–400 м, где отмечена зона смешения атлантической и полярной водных масс, и в Баренцевом море во всех местах проникновения атлантических вод [Агатова и др., 2001].

Таким образом, изменчивость гидрологических условий регистрируется по биохимическим показателям не только на поверхностных горизонтах, но и в глубинных слоях.

Ледовые экосистемы. Наличие динамичного ледяного покрова является самой существенной

пространственно-временной неоднородностью Баренцева моря, которая влияет на формирование биологической структуры этой морской экосистемы и отражается как на распределении, так и на качественном составе ОВ [Агатова, Лапина, 2001].

Сравнительное исследование многолетнего и молодого льда в Баренцевом море показало, что количество РОУ во всех трех составляющих ледовой экосистемы (снег, лед, подледная вода) изменяется в пределах от 140 до 271 мкМ. Максимальные концентрации характерны для нижней части керна как молодого, так и старого льда и для снега. Концентрации ВОУ изменяются в пределах 6.33–42.75 мкМ, максимальные концентрации характерны для многолетних льдов, содержание ВОВ в которых практически в два раза выше, чем в однолетних (табл. 4.5.5).

Ледовая обстановка обуславливает большую изменчивость концентраций ОВ в поверхностных слоях. Так в водах, свободных ото льда, в поверхностном слое концентрации ВОУ минимальны, тогда как подо льдом концентрации его в этом слое увеличиваются в 2–5 раз, т. е. на границе раздела фаз интенсифицируются все жизненные процессы, что приводит к увеличению биомассы как гетеротрофного, так и автотрофного микропланктона [Айзатуллин и др., 1979; Мельников, 1989].

В верхней части керна из многолетнего льда велика доля взвешенного ОВ (27% от РОВ), тогда как в верхней части однолетнего льда резко падает содержание взвешенного ОВ (14% от РОВ). ОВ этих льдов особенно различается по биохимическому составу. Так, если в РОВ молодого льда основной вклад вносят углеводы, то в РОВ многолетнего льда возрастает доля липидов, концентрации которых сопоставимы или даже немного превышают концентрации растворенных углеводов, причем в верхней части керна концентрации взвешенных липидов сопоставимы с концентрациями взвешенного белка – основного биохимического компонента ВОВ. Такие количественные и качественные различия ОВ многолетних и однолетних льдов обусловлены как физико-химическими, так и биологическими причинами. Образование центров кристаллизации вокруг взвешенных частиц приводит к накоплению их во льду и по мере наращивания толщины льда к перемещению взвеси в верхние слои [Черепанов и др., 1997], что и обуславливает повышенные концентрации ВОВ в верхних частях керна молодого льда. Однако обогащение многолетних льдов ОВ происходит уже за счет заселения их криофлорой, активный метаболизм которой приводит к существенным различиям в биохимическом составе РОВ и ВОВ однолетних и старых льдов.

Таблица 4.5.5. Биохимический состав растворенного и взвешенного ОВ в различных ледовых образованиях

| Координаты отбора проб | Фракции | Растворенное ОВ, мг/л | | | | Взвешенное ОВ, мг/л | | | |
|---|-----------------------|-----------------------|-------|--------|------------------|---------------------|-------|--------|------------------|
| | | углево-ды | белки | липиды | C _{орг} | углево-ды | белки | липиды | C _{орг} |
| 81°51' с. ш. 38°47' в. д. | снег | 1.00 | 0.277 | 1.17 | 2.47 | 0.067 | 0.084 | 0.032 | 0.126 |
| | лед* kern верх. ч. | 0.63 | 0.276 | 0.94 | 1.87 | 1.116 | 0.324 | 0.304 | 0.513 |
| | лед* kern нижн. ч. | 1.33 | 0.188 | 1.34 | 2.94 | 0.061 | 0.280 | 0.115 | 0.315 |
| | подлед. вода | 0.63 | 0.164 | 1.08 | 1.92 | 0.175 | 0.209 | 0.179 | 0.388 |
| 81°51' с. ш. 38°18' в. д. | снег | 0.070 | 0.107 | 1.12 | 1.96 | 0.050 | 121 | 0.065 | 0.161 |
| | лед kern верх. ч. | 1.12 | 0.194 | 0.52 | 1.88 | 0.089 | 207 | 0.087 | 0.263 |
| | лед kern нижн. ч. | 1.47 | 0.056 | 0.72 | 2.31 | 0.038 | 095 | 0.040 | 0.119 |
| | подлед. вода | 0.60 | 0.172 | 1.21 | 1.99 | 0.042 | 086 | 0.058 | 0.128 |
| Открытая вода. Разрез I (82°00' с. ш.; 37°39' в. д. – 81°34' с. ш.; 44°19' в. д.) | вода | 0.90 | 0.113 | 0.82 | 1.92 | 0.025 | 0.042 | 0.022 | 0.061 |
| Открытая вода. Разрез II (80°16' с. ш.; 39°25' в. д. – 80°37' с. ш.; 44°27' в. д.) | вода | 1.64 | 0.095 | 1.16 | 3.03 | 0.018 | 0.039 | 0.026 | 0.052 |

Примечание. *Двухгодичный лед.

Величины биомассы микроорганизмов в многолетнем льду были практически в 2 раза выше, чем в однолетнем (средние значения составляли 1.84 и 0.94 г/м³ соответственно). Интересно, что в том и другом льду в отличие от снега соотношение между количеством микро- и пикоформ в биомассе микроорганизмов практически одинаково.

Следует отметить, что нижняя часть более молодого льда по концентрации и биохимическому составу ВОВ очень близка к воде из лунки в месте взятия керна, тогда как по биохимическому составу РОВ они сильно отличаются, хотя концентрации РОУ и в том, и в другом случае практически одинаковы (табл. 4.5.5). Нижняя же часть керна старого льда отличается и по концентрации, и по биохимическому составу и РОВ, и ВОВ от воды подо льдом. В тоже время концентрации РОВ и содержание в них основных биохимических компонентов практически одинаковы в обеих лунках, тогда как и по концентрации ВОВ, и по его биохимическому составу эти воды различаются. Содержание ВОВ в воде из сквозной лунки после взятия керна многолетнего льда превышало практически в четыре

раза его содержание в воде из лунки после взятия керна молодого льда, ВОВ от РОВ составляло 20% и 5% соответственно. Все эти отмеченные сходства и различия в основном отражают степень обособленности ледовой экосистемы от водной среды, из которой этот лед образовался. Так в одногодичном льду популяции микроорганизмов еще мало отличаются от популяций микропланктона в воде, что определяет количественное и качественное сходство ВОВ. Однако обитание их в твердой фазе, вероятно, изменяет их метаболизм, что отражается на биохимическом составе РОВ. Экосистема же многолетнего льда более стабильна и более обособлена от водной экосистемы, что и проявляется в количественных и качественных различиях РОВ и ВОВ.

Следует отметить, что по концентрации и биохимическому составу РОВ и ВОВ отличаются так же подледная и открытая вода (табл. 4.5.5). Как видно из таблицы, основное различие растворенного и взвешенного ОВ определяется содержанием белка, т. е. биомассой микропланктона, концентрации которого практически в два раза выше в подледной воде. По-

вышенные по сравнению с открытой водой концентрации всех биохимических компонентов (кроме растворенных углеводов) здесь могут быть обусловлены двумя причинами. С одной стороны, это может быть связано с тем, что подледная вода, просачивающаяся в лунку, в основном концентрирует в себе поверхностный микрослой, для которого характерно увеличение концентраций ОВ и соответственно концентраций его растворенных и взвешенных биохимических компонентов [Агатова и др., 1995, 1996; Henrichs, Williams, 1985]. С другой стороны, как уже упоминалось выше, в подледной воде на границе раздела фаз интенсифицируются все жизненные процессы, что приводит к увеличению биомассы микропланктона.

Количество $P_{\text{орг}}$ во всех трех составляющих ледовой экосистемы изменяется в пределах от 0.10 до 0.55 мкМ. Аналогично распределению растворенного $C_{\text{орг}}$ максимальные концентрации $P_{\text{орг}}$ характерны для нижней части керна молодого и старого льда. Следует отметить, что вода из сквозной лунки от молодого льда содержит практически столько же органических фосфатов, сколько содержится в нижней части керна, тогда как в воде под многолетним льдом содержится почти в два раза меньше $P_{\text{орг}}$, чем в нижней части ледового керна. Это указывает на то, что экосистема старого льда более обособлена от воды, чем экосистема молодого льда.

Количество $N_{\text{орг}}$ во всех трех составляющих ледовой экосистемы изменяется в пределах от 2.35 до 16.87 мкМ. В отличие от распределения $C_{\text{орг}}$ и $P_{\text{орг}}$ максимальные концентрации $N_{\text{орг}}$ характерны для подледной воды как молодого, так и старого льда. При этом в многолетнем льду $N_{\text{орг}}$ по всей толще керна распределен довольно равномерно, тогда как в молодом льду верхняя часть керна может содержать в несколько раз больше или меньше $N_{\text{орг}}$, чем нижняя. Как показали наши исследования ледовых экосистем из разных районов СЛО, концентрации $N_{\text{орг}}$ в верхней части керна тесно связаны с его концентрациями в снежном покрове годичного льда [Лапина и др., 2011].

ОВ кернов обеднено не только фосфором, но и азотом. Величины молярного отношения C/N намного превышают классические значения, изменяясь от 22 до 82 в молодом льду и от 42 до 74 – в старом. В то же время ОВ подледной воды обогащено азотом, что, вероятно, связано с интенсивными биологическими процессами, т.к. это совпадает с подповерхностным максимумом фитопланктона [Дружков и др., 2001] и максимальной активностью щелочной фосфатазы [Агатова, Лапина, 2001].

СКОРОСТИ ТРАНСФОРМАЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА И РЕГЕНЕРАЦИИ БИОГЕННЫХ ЭЛЕМЕНТОВ

Активность ферментов ЭТС. Измерения активности ферментов ЭТС позволяют судить о скоростях потребления кислорода, то есть гетеротрофной активности микропланктона. Наши оценки потенциальной скорости потребления кислорода планктонным сообществом в водах Баренцева моря, сделанные на основе измерения активности ферментов ЭТС, показали большую вариабельность этой величины от поверхности до дна по всей исследованной акватории. Значения ЭТС_{общ} изменялись в пределах 0.02–12.18 мкл O₂/лч, а ЭТС_{уд} – 1.7–290.9 мкл O₂/мг белкач (табл. 4.5.6). ЭТС_{общ} – количество O₂ (мкл), потребляемого за 1 ч или количество ОВ (мкг), окисляемого за 1 ч в 1 л морской воды, а ЭТС_{уд} показывает количество O₂ (мкл), поглощаемого за 1 ч на 1 мг белка.

Интересно, что эти пределы изменения ЭТС_{общ}, измеренные в августе–сентябре 2016 г., практически совпадают с величинами, полученными нами в Арктическом бассейне в августе–сентябре 2008 г., где в пелагиали значения ЭТС_{общ} изменялись в пределах 0.27–8.96 мкл O₂/лч, а величины ЭТС_{уд} были выше и изменялись в пределах 8.41–583 мкл O₂/мг белкач [Агатова и др., 2011].

Близки к данным значениям и величины потребления кислорода планктонным сообществом в водах пролива Фрама летом 2010 г. (1.37–7.16 мкл O₂/лч), опубликованные в работе [García-Martín et al., 2014]. В этом исследовании общее дыхание планктонного сообщества определяли скляночным методом по расходу кислорода, а бактериальное дыхание – по активности ферментов ЭТС во фракции с размером частиц 0.2–0.8 мкм. Величины потребления кислорода в этой фракции колебались от 0.25 до 1.70 мкл O₂/лч, что составляло от 5 до 61% от общего дыхания планктонного сообщества.

Авторы работы [Vaquer-Sunyer et al., 2013], изучая метаболизм арктического планктона в проливе Фрама и в водах Баренцева моря, прилегающих к архипелагу Шпицберген, показали большую изменчивость потребления кислорода планктонным сообществом в зависимости от сезона. Для мая–июня была характерна самая высокая первичная продукция (ПП) и низкое потребление кислорода. Зимой же, при практически нулевых значениях ПП, деструкционные процессы за счет окисления ОВ были довольно активны. Скорость потребления кислорода, измеренная скляночным методом, изменялась в пределах 0.02–2.39 мкл O₂/лч. Летом часто наблюдалось превышение скорости деструкционных процессов над продукционными. Было

установлено, что температура 5°C является пороговой, выше которой продукционная активность планктонного сообщества понижается, а деструкционная (гетеротрофная) увеличивается. В районе

Шпицбергена в мае–июне 2009–2011 гг. средняя скорость потребления кислорода на дыхание планктонным сообществом равнялась 4.37 мкл O₂/лч [Vaquer-Sunyer et al., 2013].

Таблица 4.5.6. Активность ферментов электрон-транспортной системы в различных регионах Баренцева моря

| Регион | Фотический слой | | | Весь столб воды | | | |
|---|-----------------|--|---|-----------------------|--|---|-----------------------|
| | T, °C | Общая активность, мкл O ₂ /лч | Удельная активность, мкл O ₂ /мг белка ч | T _{ов} , сут | Общая активность, мкл O ₂ /лч | Удельная активность, мкл O ₂ /мг белка ч | T _{ов} , сут |
| Печорское море 69.05–70.00° с. ш. 55.22–57.97° в. д. | 2.1–12.1 | <u>0.48–5.61*</u> 2.05** | <u>5.1–22.0</u> 11.1 | <u>35–264</u> 133 | <u>0.48–5.61</u> 2.05 | <u>5.1–22.0</u> 11.1 | <u>35–264</u> 133 |
| Центральный баренцевоморский 71.35–76.39° с. ш. 38.45–54.00° в. д. | 4.0–8.9 | <u>0.08–5.37</u> 1.40 | <u>1.7–157.3</u> 29.2 | <u>35–1187</u> 280 | <u>0.02–5.37</u> 1.15 | <u>1.7–157.3</u> 31.9 | <u>35–1630</u> 408 |
| Медвежинский желоб 72.67–76,38° с. ш. 14.67–33. 63° в. д. | 5.3–9.8 | <u>0.38–1.79</u> 1.18 | <u>3.3–77.4</u> 28.5 | <u>53–221</u> 122 | <u>0.28–2.10</u> 0.90 | <u>3.3–86.6</u> 33.0 | <u>53–317</u> 144 |
| Меридиональный разрез 71.00–76.17° с. ш. 17.49–17.53° в. д. | 5.3–10.6 | <u>0.63–2.98</u> 1.31 | <u>9.6–110.3</u> 33.9 | <u>33–208</u> 115 | <u>0.36–2.98</u> 1.14 | <u>9.3–141.5</u> 38.1 | <u>33–222</u> 128 |
| Кольский меридиан 74.00–76.00° с. ш. 33.50–33.50° в. д. | 3.6–7.6 | <u>0.89–12.18</u> 2.92 | <u>16.5–290.9</u> 74.2 | <u>25–383</u> 209 | <u>0.44–12.18</u> 2.03 | <u>16.5–290.9</u> 61.3 | <u>25–672</u> 256 |
| Шпицберген – ЗФИ 80.50–80.61° с. ш. 27.51–48.25° в. д. | 0.1–2.7 | <u>0.57–5.07</u> 2.01 | <u>1.1–134.3</u> 50.3 | <u>31–394</u> 162 | <u>0.56–5.07</u> 1.63 | <u>1.1–134.3</u> 50.2 | <u>31–394</u> 161 |

Примечание. *Пределы изменения величин; **средние значения.

По нашим данным 2016 г., исходя из активности ЭТС_{общ} в Баренцевом море, осенью (август–сентябрь) средняя скорость потребления кислорода микропланктоном в фотическом слое была более чем в 2 раза ниже (табл. 4.5.6). Следует отметить, что в это время влияние температуры воды на скорость деструкционных процессов было противоположно отмеченному в вышеприведенной работе [Vaquer-Sunyer et al., 2013]. Так, у архипелага Шпицберген в районе 80.5° с. ш. во время наших исследований температура воды фотического слоя изменялась в пределах 0.1–2.7°C, средняя активность ЭТС_{общ} была 1.90 мкл O₂/лч. Тогда как в районе 75.0–76.5° с. ш. температура воды была гораздо выше (5.3–8.5°C), а средняя скорость потребления кислорода практически в 2 раза ниже (0.97 мкл O₂/лч). К сожалению, у нас нет данных по соотношению скоростей про-

дукции и деструкции ОВ в это время. Исходя из содержания ОВ в этих районах во время описываемых исследований [Кодрян и др., 2017], можно предположить, что процессы ПП были так же интенсивнее в северной части моря, подверженной влиянию таяния многолетних льдов, в области более низких температур.

В октябре 1998 г. активность ферментов ЭТС в северной части Баренцева моря (выше 80° с. ш.) была значительно меньше (0.04–1.98 мкл O₂/лч) величин, полученных нами в 2016 г. [Агатова и др., 2004]. Однако, по данным работы [Martinez, 1991] в июле 1988 г. в Баренцевом море предел изменения этих значений был более широк (0.05–3.10 мкл O₂/лч). Вероятно, в 1990-е годы смена сезонов больше влияла на интенсивность потребления кислорода микрогетеротрофами, чем межгодовая изменчивость.

Для ферментов ЭТС трудно выделить какую-либо строгую закономерность и в горизонтальном, и в вертикальном распределении как ЭТС_{общ}, так и ЭТС_{уд}. Смешение трансформированных атлантических вод и арктических водных масс может приводить к интенсификации биологических процессов потребления кислорода, активности ферментов ЭТС в зоне смешения возрастают в 2–5 раз за счет увеличения их удельных величин.

Как правило, максимальные значения ЭТС_{общ} были характерны для фотического слоя (рис. 4.5.10), здесь же были отмечены и максимальные значения биохимических компонентов взвешенного ОВ – показателей биомассы автотрофного и гетеротрофного микропланктона [Кодрян и др., 2017]. После скачка плотности наблюдалось уменьшение общей активности ферментов ЭТС и часто – увеличение удельной активности. Это значит, что с глубиной в популяции микропланктона уменьшается количество организмов, обладающих такими ферментами. Однако часто в придонном слое происходит увеличение ЭТС_{общ} по сравнению с вышележащими водами и увеличение активности ЭТС_{уд}. Вероятно, это связано с интенсификацией метаболических процессов, в том числе и дыхания, на границе раздела вода–дно, где возрастает доля гетеротрофных организмов в популяции микропланктона, активно потребляющих кислород. Очень хорошей иллюстрацией к данной ситуации служит картина распределения ЭТС_{общ} и ЭТС_{уд} на северном широтном разрезе, где на свале глубин по направлению к архипелагу ЗФИ в придонном слое наблюдались повышенные величины как ЭТС_{общ}, так и ЭТС_{уд} (рис. 4.5.10).

Из всех исследованных в 2016 г. областей Баренцева моря выделяются три района с самыми высокими значениями общей активности ЭТС_{общ}. Это район Печорского моря, район Полярного фронта и высокоширотная область между архипелагами Шпицберген и Землей Франца-Иосифа (табл. 4.5.6). При этом, в районе Печорского моря интенсивное потребление кислорода происходит за счет увеличения биомассы микрогетеротрофов в зоне смешения речных и морских вод, т.к. здесь зафиксированы максимальные концентрации взвешенного белка (средняя величина 0.180 мг/л) и минимальны значения ЭТС_{уд}. Тогда как в двух других районах происходит интенсификация метаболических процессов микрогетеротрофов, на что указывает значительное повышение здесь средних величин ЭТС_{уд} (табл. 4.5.6). В области Полярного фронта это связано со смешением вод разного генезиса – арктических и атлантических. В области же выше 80° с. ш. это может быть связано с изменением популяционной структуры микропланктона в результате таяния многолетних льдов.

Интенсификация процессов метаболизма происходит не только при смешении вод разного генезиса, но и на границе раздела фаз. Это особенно хорошо выявляется при сравнении активности ферментов ЭТС во льду, в воде подо льдом и в открытой воде (табл. 4.5.7).

Микрофлора кернов отличается высокой активностью окислительно-восстановительных процессов. Причем в керне старого льда скорости окисления ОВ в 1.5–2 раза выше, чем в керне годичного льда. Большие различия в скоростях преобразования ОВ в основном обусловлены значительной разницей между льдами в биомассе микрогетеротрофов, т.к. удельные активности этих процессов в обоих ядрах практически одинаковы, а в нижней части ядра молодого льда даже выше, чем в нижней части ядра многолетнего. Величины биомассы микроорганизмов в многолетнем льду были практически в два раза выше, чем в однолетнем (средние значения составляли 1.84 и 0.94 г/м³ соответственно). Интересно, что скорости окислительно-восстановительных процессов в молодом льду в 4 раза выше этих скоростей в подледной воде, тогда как в старом льду активность ЭТС_{общ} примерно в 1.5 раза ниже, чем в его подледной воде. Причем здесь в подледной воде происходит интенсификация окислительно-восстановительных процессов, т.к. активность ЭТС_{уд} увеличивается почти в два раза. Таким образом, и по различиям в скоростях потребления кислорода популяцией микропланктона во льду и в воде под ним проявляется разная степень обособленности «молодой» и «старой» ледовых экосистем от водной среды.

Разная степень обособленности обуславливает и степень различия между интенсивностью окислительно-восстановительных процессов открытых и подледных вод этих двух экосистем. ЭТС_{общ} в подледной воде из акватории, покрытой молодым льдом, не более чем в два раза выше активности в открытых водах, тогда как в подледной воде старого льда эта активность почти в 15 раз выше активности открытых вод. Причем повышение активности в первом случае обусловлено в основном увеличением количества микрогетеротрофов, т.к. ЭТС_{уд} в той и в другой воде одинакова (10 мкл О₂/ч мг белка). Большие же различия в ЭТС_{общ} между подледной водой старого льда и открытой водой обусловлены как повышением численности микрогетеротрофов, так и интенсификацией окислительно-восстановительных процессов в подледной воде, здесь ЭТС_{уд} возрастает в 3.5 раза по сравнению с открытой водой. Следует отметить, что все вышеописанные сравнения сделаны по осредненным значениям, полученным для открытых вод как в ледовых районах, так и в районах, свободных ото

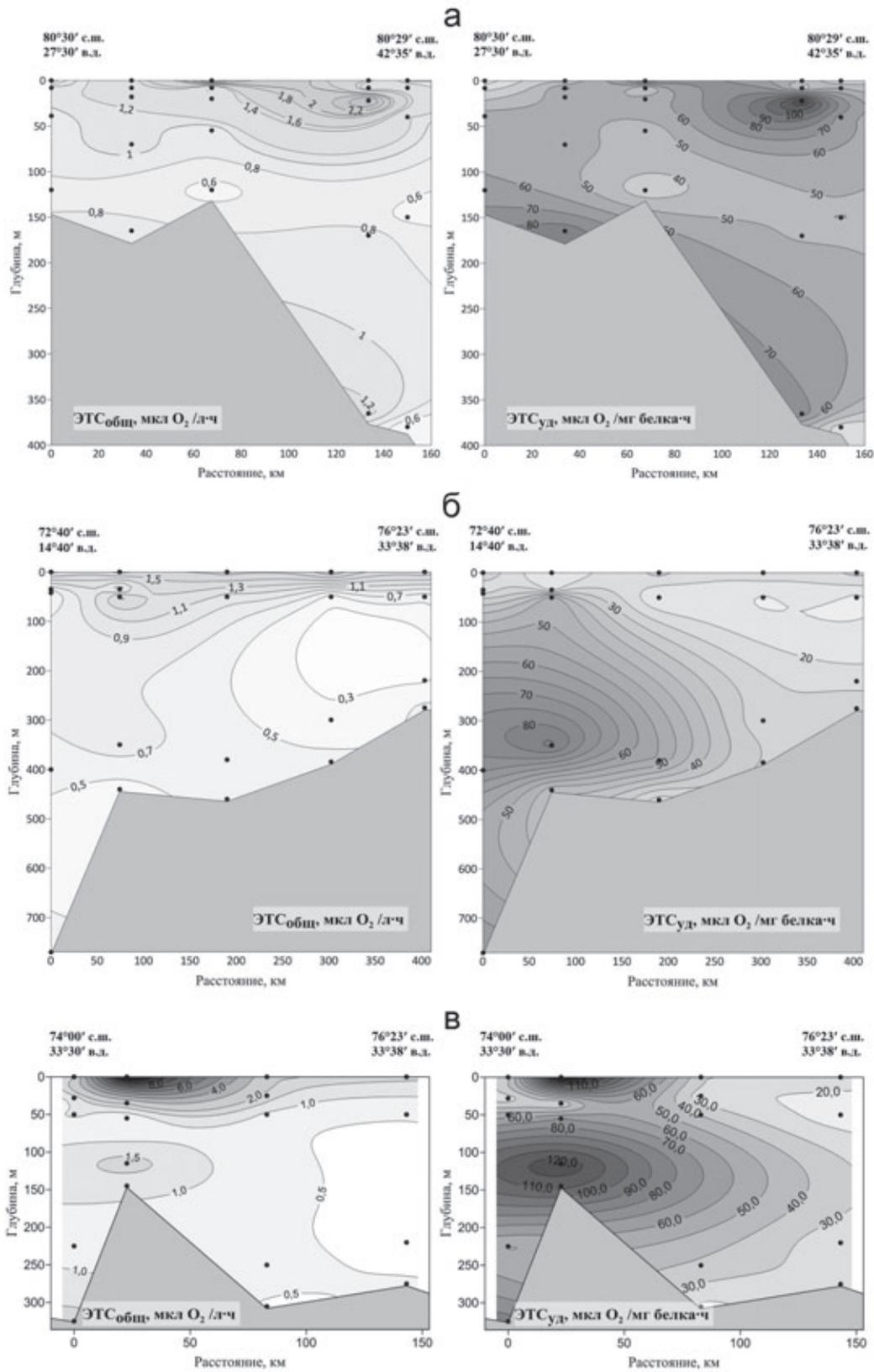


Рис. 4.5.10. Распределение общей активности ЭТС мкл O₂ /л·ч и удельной активности ЭТС мкл O₂ /мг белка·ч в августе–сентябре 2016 г.:

а – на разрезе между Шпицбергом и ЗФИ; б – в Медвежинском желобе; в – на Кольском меридиане

льда. В таблице 4.5.7 представлены данные отдельно для каждого типа открытых вод. Как видно из таблицы, ледовая обстановка в несколько раз интенсифицирует процессы метаболизма микропланктона в

открытых водах, т. к. общая и удельная активности окислительно-восстановительных процессов здесь значительно выше, чем в открытых водах районов, свободных ото льда.

Таблица 4.5.7. Результаты измерений активности ферментов на ледовом полигоне в Арктическом бассейне и на разрезах (октябрь 1998 г.)

| Координаты отбора проб | Фракции | Активность ферментов ЭТС | | Активность фосфатазы | |
|--|---------------------------|--------------------------------|---------------------------------------|----------------------|-------------------------|
| | | общая, мкл O ₂ /л×ч | удельная, мкл O ₂ /ч×мг б. | общая, мкМ P/л×ч | удельная, мкМ P/ч×мг б. |
| (81°51' с. ш.; 38°47' в. д.) | Снег (0–5 см) | 1.81 | 27.85 | 0.009 | 0.137 |
| | Снег (5–15 см) | 1.34 | 13.05 | 0.002 | 0.019 |
| | Лед керн* верхн. часть | 5.60 | 17.28 | 0.021 | 0.066 |
| | Лед керн* средн. часть | 4.29 | 13.87 | 0.009 | 0.029 |
| | Лед керн* нижн. часть | 6.17 | 24.59 | 0.011 | 0.042 |
| | Вода из сквозной лунки | 7.29 | 34.92 | 0.067 | 0.319 |
| (81°51' с. ш.; 38°18' в. д.) | Снег (0–5 см) | 1.02 | 6.25 | 0.002 | 0.010 |
| | Снег (5–15 см) | 1.06 | 5.75 | 0.001 | 0.005 |
| | Лед керн* верхн. часть | 3,58 | 17,29 | 0,011 | 0,055 |
| | Лед керн* нижн. часть | 3.70 | 38.92 | 0.006 | 0.063 |
| | Вода из сквозной лунки | 0.90 | 10.50 | 0.013 | 0.148 |
| Открытая вода. Разрез I (82°00' с. ш.; 37°39' в. д. – 81°34' с. ш.; 44°19' в. д.) | вода | 0.77 | 18.9 | 0.014 | 0.302 |
| Открытая вода. Разрез II (80°16' с. ш.; 39°25' в. д. – 80°37' с. ш.; 44°27' в. д.) | вода | 0.25 | 6.78 | 0.001 | 0.025 |
| Открытая вода. Сентябрь 2016 г. (80°30' с. ш.; 27°30' в. д. – 80°37' с. ш.; 48°15' в. д.) | вода | 2.72 | 72 | 0.097 | 2.335 |

Интересно, что значительное освобождение СЛО ото льда в результате потепления привело к интенсификации окислительно-восстановительных процессов и в открытых водах Баренцева моря выше 79° с. ш. Так, в сентябре 2016 г. в фотическом слое средние значения ЭТС_{общ} возросли почти в 5 раз по сравнению с октябрём 1998 г. за счет такого же уве-

личения ЭТС_{уд}, достигнув величин, характерных для ледовых экосистем.

Определение скоростей окислительно-восстановительных реакций, катализируемых ферментами ЭТС, и концентраций растворенного и взвешенного органического углерода (C_{орг}) [Кодряна и др., 2017] позволило оценить время полного окисления ОВ (T_{ОВ}).

Как правило, высокие активности ЭТС_{общ} в фотическом слое обуславливают и минимальное время минерализации ОВ, несмотря на его повышенные концентрации здесь (табл. 4.5.6). Большие пределы колебаний значений $T_{ОВ}$ как по горизонтали, так и по вертикали в основном связаны с большими колебаниями интенсивности потребления кислорода микрорегетотрофами, а не с изменением концентраций $C_{орг}$ в водах Баренцева моря.

Определение скоростей потребления кислорода и окисления ОВ, исходя из активности ферментов ЭТС, дает возможность рассчитать величину вертикальных потоков $C_{орг}$ из фотического слоя ко дну [Packard, Christensen, 2004]. Значительные колебания скоростей окисления ОВ в различных регионах Баренцева моря обусловили и значительные колебания величин вертикального потока углерода из фотического слоя. По всей исследованной акватории эти значения колебались в пределах 250–2150 г $C_{орг}$ /год·м². Как правило, минимальные значения характерны для высокоширотной части моря, а максимальные – для пограничных районов проникновения атлантических вод. Следует отметить, что эти величины превышают величины потоков ОВ, полученные нами в глубоководных районах Арктического бассейна в 2008 г. Тогда эти значения колебались в пределах 220–600 г $C_{орг}$ /год·м² [Агатова и др., 2011].

Однако эти оценки очень приблизительны, потому что, как правило, нет строгого уменьшения интенсивности дыхания с увеличением глубины. В ряде случаев происходит увеличение активности ферментов ЭТС, например, в придонном слое или при смешении вод разного генезиса (рис. 4.5.10). Такая неравномерность в вертикальном распределении дает большую ошибку при интегрировании кривой зависимости дыхание – глубина, по которой рассчитывается поток углерода.

Таким образом, большие изменения потенциальной дыхательной активности микроорганизмов по всей исследованной акватории Баренцева моря обусловили значительные колебания величин (почти на порядок) вертикальных потоков $C_{орг}$ в этих водах от фотического до придонного слоя.

Активность щелочной фосфатазы. Скорости отщепления минерального фосфора от фосфорорганических соединений в фотическом слое в основном определяются уровнем неорганического фосфора в среде, недостаток которого индуцирует фермент щелочную фосфатазу в клетках фито- и микропланктона [Aaronson, Patni, 1976; Rivkin, Swift, 1980]. Концентрации в фотическом слое минерального фосфора в пределах 0.2–0.3 мкМ в зависимости от региона являются пороговыми, ниже которых на-

блюдается обратная корреляция между активностью фосфатазы и содержанием в воде минерального фосфора [Агатова, 2017; Cotner et al., 2000].

Однако в ряде случаев ниже фотического слоя наблюдается увеличение активности этого фермента с глубиной при увеличении концентрации минерального фосфора [Davis, Mahaffey, 2017]. По предположению авторов цитируемой статьи это может быть связано либо со скоплением бактерий на частичках опускающейся взвеси, которые выделяют гидролитические экзоферменты, либо с выделением зоопланктоном фекальных пеллет, содержащих различные щелочные фосфатазы.

В период наших исследований в 2016 г. величины общей активности фосфатазы ($\Phi_{общ}$) в фотическом слое Баренцева моря варьировали от 0.001 до 0.289 мкМ Р/лч, а удельной активности – от 0.009 до 6.626 мкМ Р/мг белка·ч (табл. 4.5.8). При этом концентрации минерального фосфора в фотическом слое различных районов были довольно низкими и изменялись в пределах 0.001–0.322 мкМ Р. $\Phi_{общ}$ определяет количество фосфора (мкМ), минерализованного фракцией взвеси в 1 л морской воды за 1 ч, а $\Phi_{уд}$ показывает, какое количество фосфора (мкМ) отщепляется за 1 ч в расчете на 1 мг белка взвеси.

Высокие величины $\Phi_{общ}$ при максимальных значениях $\Phi_{уд}$ были зафиксированы в 2016 г. в фотическом слое в северной части Баренцева моря на акватории между архипелагами Шпицберген и Землей Франца-Иосифа (табл. 4.5.8), при этом концентрации минерального фосфора здесь не превышали 0.116 мкМ Р, т. е. при недостатке минерального фосфора микроорганизмы, включая и фитопланктон, интенсифицировали активность щелочной фосфатазы для ПП. Это приводит к тому, что в фотическом слое по всей исследованной акватории среднее время минерализации фосфатов ($T_{ф}$) было в 1.5–2 раза меньше, чем в столбе воды от поверхности до придонного слоя. Такая быстрая регенерация минерального фосфора из фосфорорганических соединений указывает на то, что в этот период исследований интенсивный синтез ОВ здесь происходил в основном на рециклинге фосфатов. Максимальные величины $\Phi_{общ}$ и минимальные значения $T_{ф}$ также были характерны и для акватории Печорского моря, однако причиной этого было увеличение биомассы микропланктона в зоне смешения речных и морских вод, величины $\Phi_{уд}$ при этом небольшие.

Для вертикального распределения фосфатазной активности можно отметить ее уменьшение с глубиной при одновременном увеличении концентраций минерального фосфора (рис. 4.5.11).

Таблица 4.5.8. Активность щелочной фосфатазы в различных регионах Баренцева моря в августе–сентябре 2016 г.

| Регион | Фотический слой | | | Весь столб воды | | |
|--|--------------------------------|---------------------------------------|-------------------------|-----------------------------|---------------------------------------|-------------------------|
| | Общая активность, мкМ Р/лч | Удельная активность, мкМ Р/мг белка·ч | T_{ϕ} , час | Общая активность, мкМ Р/лч | Удельная активность, мкМ Р/мг белка·ч | T_{ϕ} , час |
| Печорское море 69.05–70.00°с. ш. 55.22–57.97° в. д. | <u>0.022–0.289*</u> 0.131** | <u>0.187–1.098</u> 0.775 | <u>0.1–4.4</u> 1.3 | <u>0.022–0.289</u> 0.131 | <u>0.187–1.098</u> 0.775 | <u>0.1–4.4</u> 1.3 |
| Центральный баренцевоморский 71.35–76.39°с. ш. 38.45–54.00° в. д. | <u>0.001–0.120</u> 0.023 | <u>0.009–4.159</u> 0.792 | <u>1.1–79.9</u> 19.4 | <u>0.001–0.120</u> 0.017 | <u>0.001–4.159</u> 0.569 | <u>0.5–125</u> 25.1 |
| Медвежинский желоб 72.67–76.38°с. ш. 14.67–33.63° в. д. | <u>0.003–0.042</u> 0.020 | <u>0.083–0.937</u> 0.381 | <u>3.0–30.6</u> 11.0 | <u>0.001–0.042</u> 0.015 | <u>0.037–1.515</u> 0.548 | <u>0.4–152</u> 22.9 |
| Меридиональный разрез 71.00–76.17°с. ш. 17.49–17.53° в. д. | <u>0.001–0.035</u> 0.014 | <u>0.014–0.804</u> 0.301 | <u>2.2–341</u> 45.5 | <u>0.001–0.150</u> 0.010 | <u>0.014–0.804</u> 0.228 | <u>2.2–402</u> 72.6 |
| Кольский меридиан 74.00–76.00°с. ш. 33.50–33.50° в. д. | <u>0.001–0.040</u> 0.018 | <u>0.026–0.960</u> 0.417 | <u>0.1–38.0</u> 13.5 | <u>0.001–0.040</u> 0.013 | <u>0.026–2.135</u> 0.542 | <u>0.1–86.1</u> 17.7 |
| Шпицберген – ЗФИ 80.50–80.61°с. ш. 27.51–48.25° в. д. | <u>0.006–0.174</u> 0.071 | <u>0.465–6.626</u> 2.303 | <u>0.1–10.9</u> 2.6 | <u>0.001–0.174</u> 0.050 | <u>0.050–6.626</u> 1.358 | <u>0.1–28.2</u> 5.2 |

Примечание. *Пределы изменения величин; **средние значения.

Следует отметить, что в августе–сентябре 2008 г. во время 28 рейса НЭС «Академик Федоров» в водах арктических морей с глубиной $\Phi_{\text{общ}}$ также уменьшалась, однако $\Phi_{\text{уд}}$ увеличивалась, достигая максимальных значений в галоклине и в слое трансформированных атлантических вод. В этих водах в популяции микропланктона либо происходила интенсификация процессов минерализации органических фосфатов, либо в белках-ферментах, сорбированных на взвеси, увеличивалась доля данного фермента [Агатова и др., 2011].

Исходя из активности щелочной фосфатазы и концентраций органического фосфора, можно рассчитать не только время его оборота в продукционно-деструкционном цикле (T_{ϕ}), но и оценить вклад рециклинга фосфатов в создании первичного ОВ [Агатова и др., 1985]. При больших скоростях синтеза первичного ОВ и минимальных концентрациях неорганических фосфатов время рециклинга последних составляет 10–15 ч, в то время как в низкопродуктивных районах оно не менее 3 суток. В высоких широтах Баренцева моря очень низкие активности этого фермента в поверхностных водных массах от

0.000 до 0.076 мкМР/часл отражают не только угасание автотрофной активности в период исследования, но и достаточную обеспеченность фитопланктона $P_{\text{мин}}$, концентрации которого были не ниже 0.4 мкМ [Мордасова и др., 2001].

Интересно, что в октябре 1998 г. в высоких широтах Баренцева моря (севернее 80° с. ш.) мы наблюдали очень низкую $\Phi_{\text{общ}}$ (0.000–0.004 мкМ Р/лч), что отражало угасание автотрофной активности в этот период. В то же время на бровке материкового склона арктического бассейна (81°34'–82°00' с. ш.) величины $\Phi_{\text{общ}}$ и $\Phi_{\text{уд}}$ были на порядок больше, что было связано с довольно интенсивными процессами первичного продуцирования на рециклинге фосфатов, T_{ϕ} которого здесь в это время не превышал 15 ч [Агатова и др., 2004].

Как правило, ниже фотического слоя с глубиной наблюдается максимальное время минерализации фосфора (T_{ϕ}), иногда уменьшаясь в придонном слое, вероятно, за счет поступления сюда внеклеточных ферментов бентосных микроорганизмов. Увеличение значения T_{ϕ} происходит в основном за счет уменьше-

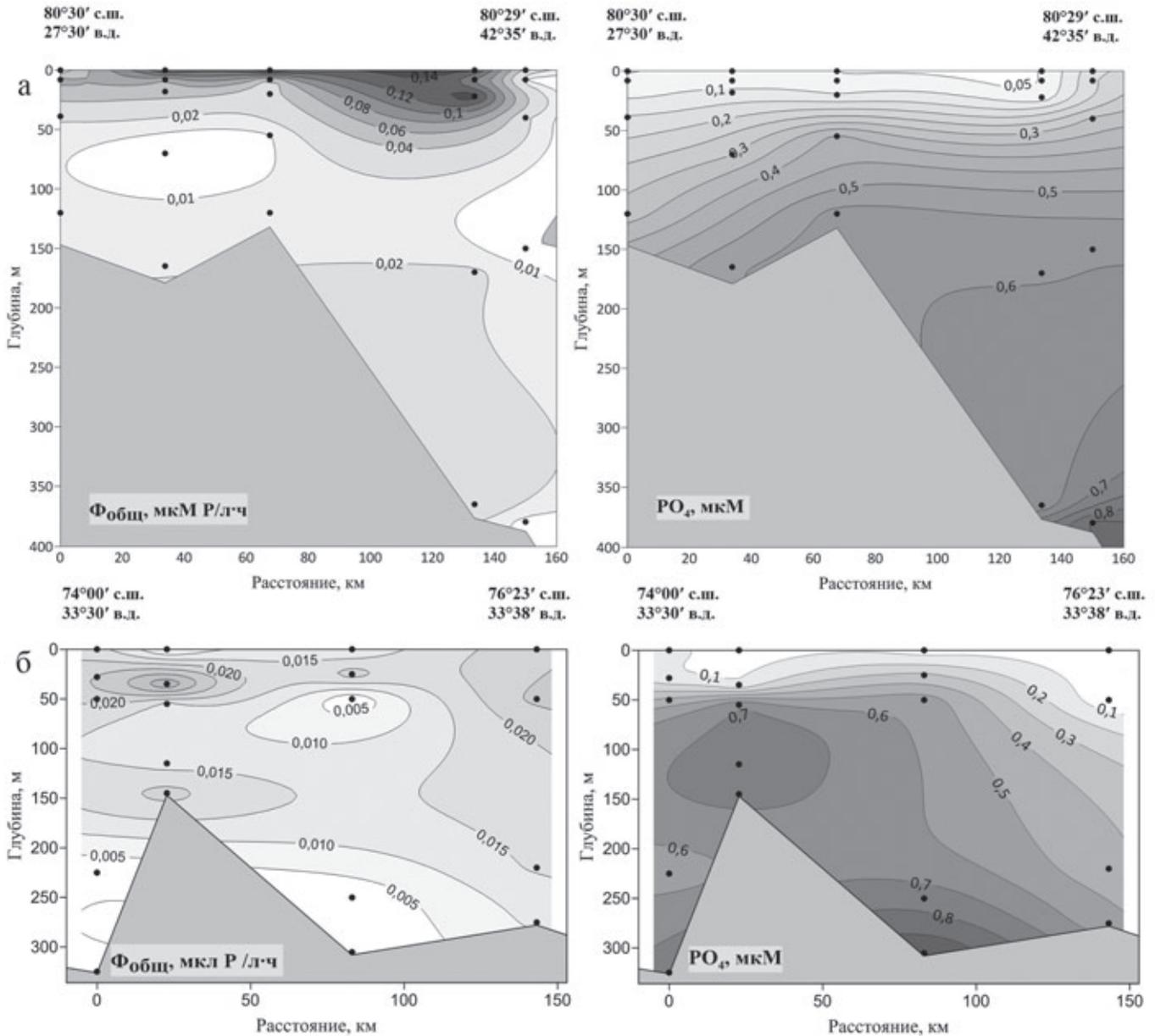


Рис. 4.5.11. Распределение общей активности фосфатазы мкМ Р/л·ч и минерального фосфора (PO_4) мкМ: а – на разрезе между Шпицбергом и ЗФИ; б – на Кольском меридиане

ния $\Phi_{\text{общ}}$ здесь. Однако в области Полярного фронта встречаются районы, в которых максимальные значения $T_{\text{ф}}$ были зарегистрированы в фотическом слое за счет значительного падения активности фермента. Вероятно, интенсивное перемешивание в этих районах способствует переносу микроорганизмов и простейших, обладающих фосфатазной активностью, в более глубокие слои.

Сравнивая скорости реакций, катализируемых ферментами ЭТС и щелочной фосфатазы в поверхностном слое, можно видеть, что здесь интенсивность деструкционных процессов значительно выше продукционных. Однако на бровке материкового склона Арктического бассейна на порядок большие

величины общей и удельной активности фосфатазы предполагают довольно интенсивные процессы первичного продуцирования на рециклинге фосфатов. Здесь в это же время отмечено и пересыщение вод кислородом [Мордасова и др., 2001].

Высока активность фосфатазы, особенно в верхней части старого и молодого льда, что обеспечивает быструю регенерацию минерального фосфора из фосфорорганических соединений ледовых образований. Однако если рециклинг фосфатов в этом слое многолетнего льда происходит за пять ч, то в молодом льду – за 33 ч. В нижней части кернов эти времена возрастают до 49 и 92 ч соответственно. Так, в подледной воде скорости гидролитического рас-

щепления фосфорорганических соединений гораздо выше, чем в открытой воде, и в 2–5 раз выше, чем в самом льду. Увеличение скоростей происходит в основном за счет интенсификации этих процессов, т. к. удельная активность фосфатазы в подледной воде в 5–6 раз выше ее удельной активности как во льду, так и в открытой воде (табл. 4.5.7).

Следует отметить, что значительное освобождение СЛО ото льда в результате потепления привело к повышению активности в открытых водах Баренцева моря выше 79° с. ш. и активности щелочной фосфатазы. Скорости отщепления минерального фосфора от фосфорорганических соединений в сентябре 2016 г. возросли практически на порядок по сравнению с октябрем 1998 г., сократив время рециклинга фосфатов в этих водах тоже на порядок.

Измерения в популяциях микропланктона Баренцева моря скоростей окислительно-восстановительных реакций и реакций гидролитического отщепления фосфора от фосфорорганических соединений при разных температурах показали, что, также как в Белом и Норвежском морях, скорости этих реакций, как правило, не подчиняются закону Вант-Гоффа ($Q_{10}=2$). В узком диапазоне температур (0–5°C) эти реакции могут даже ингибироваться более высокими температурами. Это обусловлено низкими энергиями активации процессов окисления и гидролитического расщепления ОВ как у психрофильных, так и криофильных микроорганизмов. Энергии активации для реакций ЭТС изменяются в основном в пределах 2–9 ккал/моль, а для фосфатазы – 3–7 ккал/моль. Такие низкие энергии активации обеспечивают интенсивный метаболизм организмов в условиях низких температур. Интересно, что в зонах смешения теплых и холодных вод преобладание тепло- или холодолюбивой популяции в планктоне отражалось на величинах энергий активации соответствующих реакций [Агатова и др., 2004].

Микробиологические исследования вод Баренцева моря в различные сезоны показали высокую биохимическую активность сапрофитных бактерий в условиях низких температур [Мишустина, Батурина, 1984] и возрастание роли психрофильных форм в трансформации ОВ в зимний период [Теплинская, 1985]. Температуры ниже 0°C (до –1.9°C) активируют бактериальный рост и снижают время их генерации до 1 сут [Thingstad, Martinussen, 1991].

Как и в случае с микропланктоном, обитающим в водах высоких широт, оказалось, что скорости реакций, катализируемые ферментами ЭТС и щелочной фосфатазой, у криофильных микроорганизмов также не подчиняются закону Вант-Гоффа в диапазоне температур 1–4°C, а температура выше 3°C в ряде

случаев даже ингибирует эти реакции. Расчет энергий активации этих реакций показал, что у криофильных обитателей льда процессы окисления и гидролитического расщепления ОВ обладают низкими энергиями активаций (3–6 ккал/М), благодаря чему организмы поддерживают интенсивный метаболизм в условиях низких температур.

Исследования скоростей потребления кислорода, денитрификации и сульфатредукции микробентосом в морских осадках на побережье Северо-Восточной Гренландии, в которых постоянно сохраняются низкие температуры (от –1.2 до –1.8°C), показали также сопоставимость скоростей этих процессов со скоростями, наблюдаемыми в морских осадках умеренных и тропических широт [Rysgaard et al., 1998].

Таким образом, ледовые экосистемы вносят значительный вклад в общий пул органического углерода Баренцева моря и играют большую роль в процессах преобразования ОВ.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для Баренцева моря характерна большая вариабельность концентраций РОВ и ВОВ как в поверхностных, так и в глубинных водах. Наибольшие концентрации выделяются в фотическом слое в зоне интенсивного ПП и в подледной воде. Осенью из ледовой зоны выносятся холодные арктические воды, обогащенные ОВ, и распространяются в основном в юго-западном направлении, внося значительный вклад в общий пул $C_{орг}$.

Неравномерность распределения РОВ и ВОВ по всей акватории обуславливает довольно значительные колебания во вкладе ВОВ в общее содержание ОВ. Величины этого вклада изменяются от 0.08% до 9.42%. Воды фотического слоя содержат больше взвешенного $C_{орг}$, чем придонного. Исключение составляет район Печорского моря, находящийся под влиянием речных вод. Здесь в придонном слое содержание ВОВ в общем пуле ОВ увеличивается в 2–4 раза по сравнению с поверхностным слоем.

Наличие динамичного ледяного покрова отражается как на распределении, так и на качественном составе ОВ. Максимальные концентрации РОВ и ВОВ характерны для старых льдов. В водах, свободных ото льда, в поверхностном слое концентрации взвешенного $C_{орг}$ минимальны, тогда как подо льдом увеличиваются в 2–5 раз.

Высокие концентрации $P_{орг}$ характерны для фотического слоя, а низкие – для придонного. В поверхностных водах самые высокие концентрации зафиксированы в местах интенсивного фотосинтеза и в районе влияния арктических вод. При общей

тенденции уменьшения концентраций с глубиной в зонах проникновения Северо-Атлантической трансформированной воды наблюдаются минимальные концентрации $P_{\text{орг}}$. Для вод Баренцева моря характерны высокие значения отношений C/P , намного превышающие молярные отношения этих элементов по Редфелду. Неоднородность распределения концентраций $C_{\text{орг}}$ и $P_{\text{орг}}$ обуславливает и очень большую неоднородность значений молярных отношений C/P как в поверхностных, так и в придонных водах. Как правило величины C/P в поверхностных водах ниже, чем в придонных.

$N_{\text{орг}}$ также распределен очень неравномерно. Трансформированные арктические воды, обогащенные $C_{\text{орг}}$ и $P_{\text{орг}}$, несут минимальные концентрации $N_{\text{орг}}$. В этих водах наиболее четко проявляется закономерность – уменьшение концентраций $N_{\text{орг}}$ от фотического слоя до дна. В районе, подверженном влиянию теплых атлантических водных масс (на юго-западе моря), распределение $N_{\text{орг}}$ довольно равномерно по всей водной толще. В наиболее продуктивных водах величины C/N близки к отношениям по Редфелду (6–10), тогда как в районе влияния арктических вод они самые высокие. Максимальные их значения в поверхностном слое достигают 30, а в придонном – даже 50. Такие большие величины молярного отношения C/N в водах высоких широт Баренцева моря обусловлены как самыми большими концентрациями растворенного $C_{\text{орг}}$, так и самыми низкими здесь концентрациями $N_{\text{орг}}$. Для ОВ в районе Новой Земли характерны самые низкие значения молярного отношения C/N , в некоторых случаях даже ниже 2, что указывает на наличие здесь больших концентраций азотсодержащих веществ не биологического происхождения.

В море выделены 4 района, где концентрации растворенных углеводов увеличиваются ко дну, что указывает на поступление сюда углеводов метанового ряда.

В связи со значительным сокращением ледового покрова и усилением притока атлантических вод произошла интенсификация окислительно-восстановительных и гидролитических процессов в высокоширотной части Баренцева моря (выше 80° с. ш.). Здесь в сентябре 2016 г. в фотическом слое скорости потребления кислорода микрогетеротрофами по сравнению с октябрём 1998 г. возросли почти в 5 раз, а скорости отщепления минерального фосфора от фосфорорганических соединений возросли почти на порядок, сократив время рециклинга фосфатов в этих водах тоже на порядок.

Большие изменения потенциальной дыхательной активности микроорганизмов по всей исследованной акватории Баренцева моря обусловили значительные колебания величин (почти на порядок) вертикальных потоков $C_{\text{орг}}$ в этих водах от фотического до придонного слоя: вертикальные потоки органического углерода из фотического слоя, рассчитанные по активности ферментов ЭТС, составляли от 250–2150 г $C_{\text{орг}}$ /год m^2 .

Активность фосфатазы, особенно в фотическом слое, обратно пропорциональна концентрации минерального фосфора. При зафиксированных низких концентрациях минерального фосфора (меньше 0.2 мкМ) основная часть первичной продукции в Баренцевом море создавалась за счет рециклинга. Время минерализации ОВ, рассчитанное по ЭТС $_{\text{общ}}$, и время рециклинга фосфатов, рассчитанное по $\Phi_{\text{общ}}$, были минимальны в районе Печорского моря в зоне смешения речных и морских вод.