

FEDERAL AGENCY FOR FISHERY

FEDERAL STATE BUDGETARY SCIENTIFIC INSTITUTION  
«RUSSIAN FEDERAL RESEARCH INSTITUTE OF FISHERIES  
AND OCEANOGRAPHY»  
(FSBSI «VNIRO»)

ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО ПО РЫБОЛОВСТВУ

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ НАУЧНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ  
«ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ  
РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА И ОКЕАНОГРАФИИ»  
(ФГБНУ «ВНИРО»)

**A.I. AGATOVA**

**ORGANIC MATTER IN THE SEAS OF RUSSIA**

Moscow  
VNIRO Publishing  
2017

**А.И. АГАТОВА**

**ОРГАНИЧЕСКОЕ ВЕЩЕСТВО В МОРЯХ РОССИИ**

Москва  
Издательство ВНИРО  
2017

УДК 551.464.7(470)

A23

Редакционный совет ФГБНУ «ВНИРО»:

*К.В. Колончин, В.А. Бизиков, О.А. Булатов, И.В. Бурлаченко,  
А.И. Глубоков, М.К. Глубоковский, Б.Н. Котенев,  
А.М. Орлов, М.В. Сытова, В.В. Тончу, Е.Н. Харенко*

**Агатова А.И.**

A23 Органическое вещество в морях России. – М.: Издательство ВНИРО, 2017. – 260.

В монографии обобщены собственные и литературные данные по содержанию, элементному и биохимическому составу растворенного и взвешенного органического вещества в северных (Белое, Баренцево, Берингово, Охотское) и южных (Черное, Азовское, Каспийское) морях России.

В начале рассматриваются общие закономерности поступления и распределения органического вещества в море и методы его определения, распределение его основных биохимических компонентов – углеводов, белков и свободных аминокислот, нуклеиновых кислот и азотистых оснований, липидов. Особое внимание уделяется круговороту органического вещества в морских экосистемах.

При описании всех вышеназванных процессов, происходящих в северных морях, приводятся данные не только для водных, но и для ледовых экосистем.

На основании сравнительного анализа данных выявлены основные сходства и различия между показателями в экосистемах северных и южных морей, определяющими их продуктивность.

Исходя из активности гидролитических и окислительно-восстановительных ферментов, показана большая роль микробиологической петли в создании первопищи для гидробионтов высших трофических уровней. Оценена первичная продукция, создаваемая на рециклинге биогенных элементов.

Проанализированы возможные причины изменения биопродуктивности изученных морских экосистем за последние 10-15 лет, включая рыбопродуктивность.

Книга может быть интересна широкому кругу исследователей: специалистам в области рыбохозяйственной науки, морским экологам, биогеохимикам, морским биологам и геологам, а также студентам, интересующимся вопросами биологической океанографии.

79 рисунков; 42 таблицы.

**Agatova A.I.**

Organic Matter in the Seas of Russia. – М.: VNIRO Publishing, 2017. – 260.

The monograph includes my own data and data from literature about the concentrations and the element and biochemical make-up of the dissolved and particulate organic matter in the northern (White, Barents, Bering, Okhotsk) and southern (Black, Azov, Caspian) seas of Russia.

The beginning examines the general patterns of entry and distribution of the organic matter in the sea and the methods of identifying it and the distribution of its main biochemical components: carbohydrates, proteins, free amino acids, nucleic acids, and lipids. Special attention is given to the cycle of organic matter in ecosystems of the sea.

During the description of the aforementioned processes, which occur in northern seas, data is provided for not only aquatic ecosystems, but also for ecosystems of the ice.

The comparative analysis of the data is able to reveal the main similarities and differences between the results of the ecosystems of the northern and southern seas, which determine their productivity.

Based on the activity of the hydrolytic and redox enzymes, the important role of the microbiological loop is shown in the creation of nourishment for the hydrobionts of the higher trophic levels. The primary production is evaluated, which is created in the recycling of the nutrients.

The possible reasons for the change in the biological productivity of the ecosystems in the last 10-15 years of the studied seas were analyzed, including the fish production.

This book can be interesting to a wide circle of researchers: experts in the sphere of fishery sciences, marine ecologists, biohydrochemists, sea biologists and geologists, and also students, who are interested in the issues of biological oceanography.

79 figures, 42 tables.

© А.И. Агатова, 2017

© Издательство ВНИРО, 2017

© A.I. Agatova

© VNIRO Publishing, 2017

ISBN 978-5-85382-458-4

## Оглавление

Введение .....	7
Глава I. Поступление и распределение органического вещества в море .....	
Пути поступления органического вещества в море .....	9
Методы определения органического вещества .....	12
Распределение органического вещества в море .....	15
Глава II. Биохимический состав органического вещества в море .....	
Углеводы .....	20
Белок и свободные аминокислоты .....	21
Нуклеиновые кислоты и азотистые основания .....	23
Липиды .....	23
Другие биохимические соединения, создающиеся в море .....	26
Глава III. Круговорот органического вещества в море .....	
Потоки органического вещества в морских экосистемах .....	28
Скорости преобразования органического вещества .....	34
Глава IV. Органическое вещество арктических и субарктических морей .....	
Белое море .....	38
Баренцево море .....	85
Берингово море .....	114
Охотское море .....	137
Глава V. Органическое вещество Южных морей .....	
Черное море .....	170
Азовское море .....	195
Каспийское море .....	202
Заключение .....	222
Благодарности .....	227
Список специальных аббревиатур и сокращений .....	228
Приложение .....	229
Литература .....	236

## CONTENTS

Introduction .....	7
Chapter I. Contribute and distribution of organic matter in the seas .....	
The paths of organic matter contribute in the seas .....	9
The methods of organic matter measurement .....	12
The distribution of organic matter in the seas.....	15
Chapter II. Biochemical composition of organic matter in the seas	
Carbohydrates.....	20
Proteins and free amino acids.....	21
Nucleic acids and nitrogenous bases.....	23
Lipids.....	23
Other biochemical matters have been produced in the sea .....	26
Chapter III. The recycle of organic matter in the seas	
The flows of organic matter in the marine ecosystems .....	28
The rates of organic matter transformation .....	34
Chapter IV. The organic matter in Arctic and Subarctic Seas	
The White Sea.....	38
The Barents Sea.....	85
The Bering Sea .....	114
The Okhotsk Sea.....	137
Chapter V. The organic matter in South Seas	
The Black Sea.....	170
The Azov Sea.....	195
The Caspian Sea.....	202
Conclusion.....	222
Words of gratitude .....	227
List of special abbreviations .....	228
Appendix.....	229
References.....	236

## ВВЕДЕНИЕ

Россия имеет выход к 13 морям, причем, 4 из них полностью находятся на ее территории. Общая площадь территориальных вод составляет около 7 000 000 км<sup>2</sup>. Богатейшие водные пространства неравномерно распределены по стране, большие площади характерны для северных районов. Такие северные моря как Баренцево, Берингово и Охотское относятся к наиболее рыбопродуктивным морям в мире. Экосистемы как северных, так и южных морей подвергаются мощному воздействию человека. С одной стороны – это эксплуатация морских биологических ресурсов, а с другой – загрязнение морей в результате добычи нефти и газа на их шельфе, интенсивного судоходства и антропогенного загрязнения рек, впадающих в эти моря.

Любое воздействие на морскую среду отражается на количестве и качестве органического вещества (ОВ). ОВ в море – это интегральный показатель, величина которого в основном зависит от трофности вод, от соотношения скоростей продукционно-деструкционных процессов и от величины стока. Количественное и качественное изучение растворенного (РОВ) и взвешенного (ВОВ) органического вещества, изменчивость его концентраций, элементного и биохимического состава во времени и пространстве, а также скоростей его преобразования необходимо для понимания процессов, формирующих и поддерживающих функционирование и продуктивность морской экосистемы на всех трофических уровнях.

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

Элементный и биохимический состав ОВ меняется в зависимости, как от интенсивности первичного продуцирования (ПП), так и от интенсивности преобразования ОВ вторичными продуцентами. Влияние физических и биологических изменений на метаболизм экосистемы легче проследить и оценить по индивидуальным биохимическим компонентам. Например, основным продуктом ПП являются углеводы, которые затем преобразуются как в результате клеточного метаболизма, так и метаболизма всей экосистемы. Во всех морях отмечена высокая корреляция между количеством взвешенных углеводов и биомассой фитопланктона [Marshall, Orr, 1962; Liebezeit, 1987; Агатова и др., 2001], а также между интенсивностью ПП и количеством растворенных углеводов [Sellner, 1981; Johnson, Sieburth, 1977; Агатова и др., 1998, 2001]. Концентрация взвешенного белка дает представление о количестве гетеротрофных микроорганизмов, которые являются основными трансформаторами как автохтонного, так и аллохтонного ОВ [Cho, Azam, 1990]. В содержание взвешенного и растворенного органического азота и фосфора большой вклад вносят азотистые основания и нуклеиновые кислоты (НК).

Липиды, благодаря своей большой химической устойчивости могут служить не только маркерами эволюции и преобразования ОВ в морской экосистеме, но и трассерами поступления ОВ в данную акваторию и распространения в ней [Conte et al., 1995]. Кроме того, высокие концентрации растворенных и взвешенных НК и липидов находятся в тесной связи с наличием скоплений рыбы и зоопланктона.

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 ОВ осуществляется главным образом с помощью ферментов – белковых катализаторов, обладающих высокой каталитической активностью и специфичностью. Ферменты катализируют специфические реакции, идущие в популяциях планктона, во фракции взвеси (микропланктон и ферменты, сорбированные на детрите), а также в осадке. Измерение активности соответствующих ферментов катаболизма во взвеси и осадке дает возможность сравнить скорости и пути преобразования ОВ, скорости регенерации биогенных элементов и их оборачиваемость в продукционно-деструкционном цикле, а также оценить полноту использования вещества и энергии в метаболизме данной экосистемы.

Главными процессами, определяющими цикл ОВ в море, являются процессы его: поступления, трансформации и выхода из круговорота. Поэтому ОВ каждого описываемого в книге моря рассматривается в основном с этих позиций.

Такой подход позволил не только получить данные о запасах и основных закономерностях распределения ОВ в морях России, оценить их продуктивность и скорости регенерации биогенных элементов, но и оценить возможные нормы изъятия морских биологических ресурсов без нарушения равновесного состояния экосистемы. Помимо этого удалось проследить, каким образом климатические изменения и интенсивное антропогенное воздействие могут нарушить естественные экологические процессы и привести к необратимым изменениям морских экосистем.



# ГЛАВА I

## ПОСТУПЛЕНИЕ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В МОРЕ

### Пути поступления ОВ в море

**Первичное продуцирование.** Основным источником ОВ в океане является ПП, при которой благодаря фотосинтетическим процессам в фотическом слое из  $\text{CO}_2$  синтезируются органические соединения. Этот процесс определяет включение углерода и других биогенных элементов в биохимические циклы различных морских экосистем. Первичное продуцирование обуславливает интенсивность обмена  $\text{CO}_2$  и  $\text{O}_2$  между океаном и атмосферой, оказывая воздействие на климат планеты. Поток ОВ в глубины океана и в осадки зависит от структуры сообщества фотического слоя и величины ПП в этом сообществе. Как показали работы, проводимые под руководством академика М.Е. Виноградова, оценка глобальной величины ПП в Мировом океане имеет тенденцию возрастать по мере совершенствования методик определений от значений  $(12-15) \times 10^9$  т С/год, измеряемых в 50-е гг., до  $(80-103) \times 10^9$  т С/год в настоящее время [Виноградов М.Е. и др., 1996; Quay et al., 2010]. Основные ошибки в оценках ПП связаны не только с методическими трудностями ее определения, но и с ошибками в оценках водных площадей разной продуктивности и с учетом временной изменчивости их продуктивности. Наиболее продуктивным в океане является шельф, который, составляя по площади приблизительно 8% от его поверхности, дает около 30% океанской ПП [Wollast, 1991.]. Количество ОВ, поступающее с шельфа в глубины открытого океана, может быть на порядок больше, чем количество ОВ, поступающее из фотического слоя [Bauer, Druffel, 1998]. В арктических и антарктических морях особо продуктивными являются зоны у кромки льдов, а также вносит ощутимый вклад в продуктивность их ледовая флора и обрастания нижней поверхности льда [Виноградов, Шушкина, 2001; Дружков и др., 2001; Романкевич, Ветров, 2001; Кузнецов, Шошина, 2003; Boyd et al., 1995; Ishii et al., 2002; Smith et al., 1997]. Особо продуктивными в океане являются также зоны апвеллингов, зоны смешения вод разного генезиса и вихревые образования [Joint et al., 1998; Lorenzo et al., 1998; Aufdenkampe, Murray, 2002]. Исключая тропические воды, ПП в океане также подвержена и большой сезонной изменчивости, которая в несколько раз может превосходить межгодовую изменчивость [Marty, Chiaverini, 1995]. На весь океан можно распространить представление Трегуера и Жакью об Южном океане как о мозаичной системе с чередующимися включениями ареалов высокой и низкой продуктивности [Treguer, Jacques, 1992]. Однако, как показал М.Е. Виноградов [1996], существует квазиперманентность величины ПП в течение всех фенологических сезонов, которая связана с тем, что океан как бы «дышит», и основная часть ПП образуется то в более высокоширотных, то в более низкоширотных районах.

Таким образом, ежегодно в океане в результате первичного продуцирования образуется около  $100 \times 10^9$  т  $\text{C}_{\text{орг}}$ . Наиболее важным является вопрос, какую долю из этой продукции составляет так называемая новая или экс-

портная продукция, создаваемая за счет запаса биогенов, а какую – продукция на рециклинге этих биогенов. Экспертная продукция ответственна за снабжение пищевыми ресурсами сообществ глубинных слоев и дна океана, определяя уровень развития донной фауны и захоронение  $C_{орг}$  в осадках. В разных морях соотношение между этими двумя компонентами ПП различно. В зонах интенсивного цветения новая продукция может составлять более 90% общей ПП, тогда как в олиготрофных районах тропического океана она не превышает 5% [Виноградов и др., 1996, 2000; Кузнецов, Виноградов, 2001; Ploug et al., 1999; Aufdenkampe et al., 2002].

Небольшой вклад в новообразованное ОВ океана дает продукция хемосинтеза, которая составляет примерно 1% от ПП фитопланктона [Виноградов и др., 1992; Лейн и др., 1993]. Однако в некоторых регионах наблюдали значимый вклад хемосинтеза в общую ПП. Например, величина продукции ОВ в процессе хемосинтеза в районе гидротермальных полей Срединно-Атлантического хребта сопоставима с фотосинтетической продукцией здесь [Лейн и др., 1997]. А продукция хемолитоавтотрофных прокариотов во впадинах Готланд и Лендсорт Балтийского моря составляет около 30% ПП фотосинтеза [Detmer et al., 1993; Jost et al., 2008]. В зоне же впадины Кариак (Карибский бассейн) хемосинтез является значительным источником первичнопродуцируемого ОВ – в зависимости от сезона здесь за счет хемосинтеза создается от 10 до 333% ПП [Taylor et al., 2001].

Как было показано на примере Канадского залива и Чукотского моря, активными хемосинтетиками являются не только бактерии, но и археи, в частности, *Crenarchaeota* [Kirchman et al., 2007].

**Поступление со стоком рек.** В настоящее время годовую ПП суши оценивают примерно в  $180 \times 10^9$  т  $C_{орг}$  [Muneni, Los, 1995], т.е. приблизительно в два раза больше, чем ПП океана. Основным путем поступления терригенного ОВ в океан является сток рек и золотый вынос. По оценкам Каве и Салиота ежегодно со стоком рек сюда поступает до  $40 \times 10^7$  т растворенного и взвешенного  $C_{орг}$  (РОУ и ВОУ, соответственно). Причем, на ВОУ приходится более 40% [Cauwet, Saliot, 1994; Cauwet, 2002]. Романкевич предельную цифру дает немного выше –  $74 \times 10^7$  т  $C_{орг}$  [Romankevich et al., 1999]. Таким образом, сток с суши ежегодно добавляет около 0,75% ОВ к ПП океана. В зависимости от климата, состава почвы, по которой протекает река, и ее водности меняется не только количество сбрасываемого ОВ, его биохимический состав и дальность его распространения, но значительно меняется и соотношение его растворенных и взвешенных форм [Romankevich et al., 1999; Cauwet, 2002; Dagg et al., 2004]. Если в океане, как правило, содержание ВОВ от РОВ составляет 1–10%, то в речных водах концентрация ВОВ может в 2–4 раза превышать концентрацию РОВ. Поступающее со стоком рек ОВ основное влияние оказывает на экосистему шельфа. Причем, в эстуариях с незначительной силой прилива, где реки образуют дельты, большая часть принесенного взвешенного вещества осаждается в устье, тогда как в системах со значительной приливно-отливной силой происходит взмучивание осадков, и под действием приливных течений ВОВ может переноситься вдоль шельфа на большие расстояния. РОВ, поступающее с реками, частично преобразуется и

осаждается при смешении пресных и соленых вод, однако всегда концентрации РОУ выше в эстуариях и примыкающих к ним прибрежных водах, чем в пелагиали. Проследить за распространением речного ОВ по акватории моря довольно трудно, т.к. оно сразу же видоизменяется под воздействием целого ряда физических, химических и биологических факторов [Лисицын, 1994; Cauwet, Saliot, 1994; McCallister et al., 2006; Gordeev et al., 2007].

Некоторое представление о его распространении может дать определение так называемых маркеров (для ОВ суши одним из основных маркеров являются фенолы лигнина), которые мало изменяются в процессе преобразования ОВ в морской экосистеме. Например, с помощью этого метода показано, что в поверхностных водах моря Лаптевых около 60% РОВ терригенного происхождения, поступающего со стоком р. Лена [Kattner et al., 1999], а запасы  $C_{орг}$  вдоль морского побережья Северной Бразилии в основном пополняются за счет поступления его из мангровых зарослей, а не за счет стока рек [Dittmar et al., 2001]. Здесь стоит также отметить большую роль прибрежных заливов и лагун в поставке свежесинтезированного ОВ в экосистемы шельфа [Minor et al., 2006].

Тщательный анализ путей переноса и трансформации терригенного ОВ в море, проделанный американскими исследователями, привел их к выводу, что основная масса и РОВ, и ВОВ, поступающего с суши, должна очень быстро перерабатываться морской экосистемой, т.к. только следовые количества его можно обнаружить в растворенной и осажденной фракции ОВ [Hedges et al., 1997].

Изучение процессов распределения и изменения изотопного и элементного состава ОВ, поступающего с реками в приливно-отливные эстуарии Европейского побережья Атлантики, выявило, что речное ОВ интенсивно перерабатывается в этих эстуариях, прежде чем поступить в море [Middelburg, Nerman, 2007]. Недавние исследования РОУ, который приносится реками Аляски в Арктический океан, показали, что в зависимости от сезона значительно меняется его лабильность. Так, во время весеннего паводка, который поставляется основную массу годового терригенного ОВ, в арктические моря поступает  $C_{орг}$ , окисляющийся с большей легкостью, чем  $C_{орг}$ , поступающий в летние месяцы [Holmes et al., 2008].

Таким образом, ОВ, приносимое реками, оказывает большое влияние на метаболизм экосистемы шельфа и круговорот углерода, азота и фосфора.

**Золотой вынос.** В результате ветрового переноса за год в океан поступает около  $17 \times 10^7$  т взвешенного  $C_{орг}$ , что в 3–4 раза ниже вклада речного стока. Однако, если ОВ поступившее со стоком рек, в основном обогащает шельфовые воды и перерабатывается микропланктоном, то ОВ, принесенное ветром, в основном накапливается в глубоководных районах океана, где до 50% его поступает в осадки [Romankevich et al., 1999].

Золотая пыль может переноситься на многие тысячи километров (тропосферный перенос). Например, содержание двухосновных жирных кислот  $C_{20}$ – $C_{26}$  ряда в аэрозолях Арктики аналогично распределению этих кислот в частичках лесса азиатских пустынь, т.е. ветер перенес эти частицы на 3–5 тыс. км на север [Kawamura et al., 1996]. С золотой пылью в моря посту-

пает как органический, так и неорганический углерод. Однако, как правило,  $C_{\text{орг}}$  в них является доминирующей фракцией углерода, на долю которой может приходиться более 50% [Шевченко и др., 1999].

Таким образом, ежегодно экосистемой океана перерабатывается и усваивается более  $110 \times 10^9$  т  $C_{\text{орг}}$ . Незначительная доля, менее 0,35%, непосредственно поступает в осадки, практически не участвуя в круговороте.

## Методы определения органического вещества

Многообразие состава и свойств ОВ, незначительная концентрация и сложность определения обуславливают недостаточную изученность распределения его в природных водах. Значение исследований различных форм ОВ (растворенное, взвешенное и осажденное) еще больше возросло в последнее время в связи с растущим антропогенным эвтрофированием водоемов, которое наблюдается сейчас в большинстве высокоразвитых стран.

Для того, чтобы оценивать распределение и потоки ОВ в море необходимо репрезентативно определять количество органического углерода ( $C_{\text{орг}}$ ), азота ( $N_{\text{орг}}$ ) и фосфора ( $P_{\text{орг}}$ ) в растворе, во взвеси и в осадках, что является одной из острейших проблем морской химии.

Наиболее точным показателем содержания РОВ, ВОВ и осажденного ОВ являются концентрации  $C_{\text{орг}}$  в воде, во взвеси и в осадках, соответственно. Для репрезентативного определения концентраций всех форм ОВ необходимо весь содержащийся в них  $C_{\text{орг}}$  полностью окислить до  $\text{CO}_2$ , предварительно удалив имеющийся в соответствующих пробах неорганический углерод.

За последние 30 лет отечественными и зарубежными авторами было предложено большое количество методов окисления  $C_{\text{орг}}$ , которые условно можно разделить на три типа: метод сухого сжигания, метод мокрого сжигания и метод фотоокисления. По всем типам методов разработаны установки определения  $C_{\text{орг}}$ , различающиеся по чувствительности, степени автоматизации, продолжительности определения и т. д. Многие из них выпускаются промышленностью.

До сих пор нет однозначного ответа на преимущество того или иного метода определения РОУ в морской воде. К началу 90-х гг. конкурентоспособными были признаны методы мокрого сжигания ОВ с помощью персульфата, УФ, или персульфата и УФ вместе, и методы высокотемпературного каталитического сжигания (ВТКС) ОВ в токе кислорода [Hedges, Lee, 1993]. В последующее десятилетие и до сих пор идет активное сравнение этих двух подходов в основном для определения растворенного  $C_{\text{орг}}$ . Результаты некоторых работ показывают предпочтительность метода ВТКС методам мокрого сжигания ОВ [Агатова и др. 1996а, б; Agatova et al., 1999; Chen, Wangersky, 1993; Martin, Fitzwater, 1992]; других – одинаковость результатов, получаемых методом ВТКС и методами мокрого сжигания [Jiangtao et al., 1999; Sharp et al., 1995; Sharp, 1997; Sharp et al., 2002]. Ранее в работе [Агатова и др., 1996] было показано, что в сложных смесях, какой является и морская вода, определение РОУ методом окисления персульфатом и УФ может давать по сравнению с методом ВТКС значительное занижение концентраций его в

зависимости от состава и физико-химических свойств этих сложных растворов. Механизм этого занижения заключается в способности различных соединений, растворенных в морской воде, при облучении УФ образовывать свободные радикалы, которые могут далее инициировать полимеризацию входящих в эту смесь простых веществ [Peyton, 1993]. Исследования Ридала и Мура [Ridal, Moore, 1993] показали, что от 5 до 18% РОУ, выделяемого при культивировании некоторых видов морского фитопланктона, устойчиво к окислению персульфатом и от 15 до 27% устойчиво к окислению УФ. Авторы указывают, что этими методами в морской воде могут недооцениваться концентрации не только высокомолекулярных соединений, но и низкомолекулярных. Очень важно, что в зависимости от стадии роста водорослей меняется степень устойчивости выделяемого РОУ к окислению. Определение растворенного  $C_{орг}$  в среде, в которой культивируются водоросли, методом ВТКС дает более высокие результаты, чем определение методом мокрого сжигания с УФ. Причем степень различия зависит как от вида культивируемых организмов, так и от их физиологического состояния [Chen, Wangersky, 1993]. Это значит, что физиологическое состояние популяции фитопланктона в данном регионе и в данное время будет влиять на значения концентраций РОУ, получаемых в результате окисления его персульфатом и УФ.

Метод ВТКС является более универсальным. На значения, получаемые методом мокрого сжигания влияет слишком много факторов, главные из которых – строение и состав ОБ, его физико-химическое состояние и среда, способствующая или ингибирующая развитие свободно-радикальных реакций. К тому же было показано, что в морской воде высокие концентрации хлоридов могут ингибировать окисление ОБ персульфатом, что может значимо занижать концентрации РОУ [McKenna, Doering, 1995]. Тогда как основным фактором, влияющим на репрезентативность данных, получаемых методом ВТКС, является получение бланковой воды с минимальным содержанием растворенного  $C_{орг}$  и точное установление его остаточной концентрации в ней, а также вклад в РОВ легколетучих веществ.

Начиная с 1997 г. в течение пяти лет, под руководством профессора Шарпа из США проводилась интеркалибрация между различными лабораториями мира по определению растворенного  $C_{орг}$ . В интеркалибрации участвовало 62 лаборатории из 17 стран. Показательно, что только в шести лабораториях применяли методы мокрого сжигания ОБ, в остальных 56 использовали метод ВТКС [Sharp et al., 2002]. Таким образом, к концу 90-х гг. основная масса исследователей ОБ для более репрезентативного определения концентраций РОУ выбрала метод ВТКС.

Аналогично интеркалибрации методов определения РОУ под руководством профессора Дж. Шарпа была проведена интеркалибрация методов определения растворенного  $N_{орг}$  [Sharp et al., 2002b]. В интеркалибрации участвовало 29 лабораторий из разных стран. В семи лабораториях для сжигания азотсодержащих ОБ применяли УФ, в 13 персульфат и в девяти метод высокотемпературного сжигания. Результаты показали, что определение  $N_{орг}$  всеми тремя вышеуказанными методами остается мало удовлет-

ворительным в основном из-за больших ошибок при определении неорганических форм азота. Дело в том, что в отличие от определения  $C_{\text{орг}}$ , когда из пробы предварительно удаляется весь неорганический углерод, содержание  $N_{\text{орг}}$  в пробе вычисляется по разности между валовым содержанием азота ( $N_{\text{вал}}$ ) и суммой всех неорганических форм азота ( $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{NO}_2^-$  и  $\text{NH}_4^+$ ), которые определяются в соответствующих аликвотах этой же пробы.

Интересные результаты были получены американскими исследователями при сравнении методов сожжения азотсодержащих ОВ персульфатом, УФ и ВТКС, как в стандартных растворах, так и в морских водах различной солености [Bronk et al., 2000]. Они пришли к выводу, что наиболее подходящими методами для определения растворенного  $N_{\text{орг}}$  являются метод окисления персульфатом и метод ВТКС, результаты которых не только хорошо воспроизводимы, но и хорошо согласуются друг с другом. Метод же окисления УФ либо совместно с перекисью водорода, либо с персульфатом дает не только плохо воспроизводимые результаты, но и может занижать значения концентраций на 5 – 40% по сравнению с двумя вышеупомянутыми методами. Занижение концентраций растворенного  $N_{\text{орг}}$  при воздействии на него УФ также можно объяснить способностью ароматических аминокислот при облучении образовывать свободные радикалы, которые далее инициируют полимеризацию входящих в анализируемую воду простых ОВ.

При определении растворенного  $P_{\text{орг}}$  также существует целый ряд аналитических проблем [Sharp, 2002]. Во-первых, содержание  $P_{\text{орг}}$  в пробе тоже вычисляется по разности между валовым содержанием фосфора ( $P_{\text{вал}}$ ) и концентрацией неорганического фосфата, который определяют в соответствующих аликвотах этой же пробы. Во-вторых, при определении минерального фосфата в кислой среде от фосфоорганических соединений может отщепляться легкогидролизуемый фосфат, который соответственно завышает концентрацию минерального фосфата в пробе. В-третьих, многие фосфоэфирные связи трудно поддаются расщеплению и для этого требуются такие жесткие методы их окисления, как метод ВТКС [Monaghan, Ruttenberg, 1999].

Однако часто для рутинных анализов, особенно на борту судна, применяется метод окисления ОВ персульфатом для одновременного определения  $C_{\text{орг}}$ ,  $N_{\text{орг}}$  и  $P_{\text{орг}}$  [Raimbault et al., 1999].

При определении  $\text{POB}$  особо остро встает вопрос о фильтрации. Во-первых, очень важно, на фильтр с каким размером пор будет собрана взвесь, а во-вторых, какой объем воды будет пропущен через этот фильтр. Например, было показано, что сбор взвеси на стекловолокнистые фильтры GF/F с размером пор 0,5– 0,7 мкм занижает концентрации взвешенного  $N_{\text{орг}}$  на 20–90% по сравнению со значениями концентраций  $N_{\text{орг}}$ , получающимися при сборе взвеси на фильтры с размером пор 0,2 мкм [Libby, Wheeler, 1994; Pujo-Pay et al., 1997]. Оказалось, что при фильтрации довольно значительные количества  $\text{POB}$  (5–10% растворенного  $C_{\text{орг}}$  и 2–10% растворенного  $N_{\text{орг}}$ ) могут сорбироваться на фильтрах, искажая истинные концентрации  $\text{POB}$  особенно в олиготрофных водах [Moran et al., 1994; Turnewitsch et al., 2007]. Эту ошибку можно устранить двумя методами, либо фильтровать очень большие объемы (100–600 л), либо для каждой пробы воды устанавливать свой бланк по сорбированию  $\text{POB}$  [Moran et al., 1999].

В собранной на соответствующий фильтр взвеси определяют взвешенный  $C_{\text{орг}}$  и  $N_{\text{орг}}$ , либо, после высокотемпературного сжигания образца на С/Н-анализаторе, либо методом ВТКС. Сопоставление этого метода с методом окисления ВОВ персульфатом для получения соответствующих окислов углерода и азота показало равнозначность этих методов. Это позволило не только из одной пробы взвеси, собранной на фильтр, определять взвешенный  $N_{\text{орг}}$  и  $P_{\text{орг}}$ , но и разработать метод одновременного определения  $C_{\text{орг}}$ ,  $N_{\text{орг}}$  и  $P_{\text{орг}}$  [Raimbault et al., 1999]. Однако все те недостатки метода мокрого сжигания ОВ по сравнению с методом ВТКС, которые указывались выше при разборе методов определения растворенного  $C_{\text{орг}}$ , остаются в силе и при определении концентраций взвешенного  $C_{\text{орг}}$ .

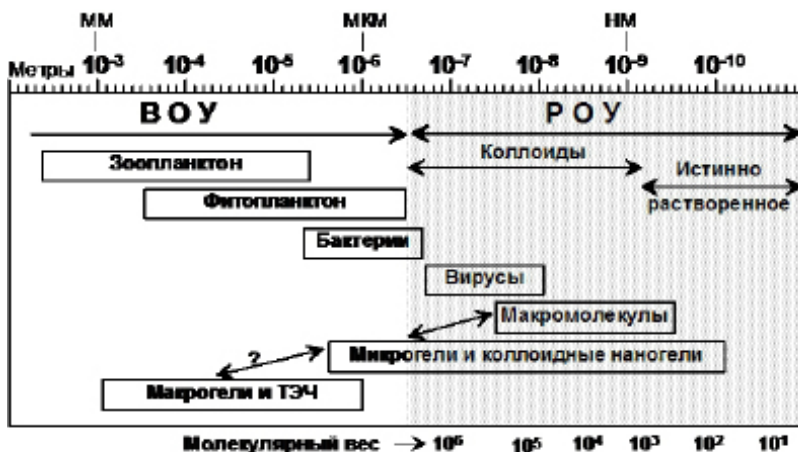
В донных осадках содержание  $C_{\text{орг}}$ , как правило, определяют методом высокотемпературного (900–950°) сжигания образца в токе кислорода. За последнее десятилетие все чаще применяется метод высокотемпературного каталитического сжигания осажденного ОВ. В качестве катализатора используют смесь окиси кобальта и платины [Stein, 1996]. Иногда проводят одновременное определение осажденного  $C_{\text{орг}}$  и  $N_{\text{орг}}$  на С/Н анализаторах [Rysgaard et al., 1998].

Таким образом, для определения концентраций и растворенного, и взвешенного, и осажденного ОВ в море все-таки предпочтительнее метод ВТКС, жесткие условия которого позволяют полностью разложить ОВ практически любой сложности до соответствующих окислов составляющих его основных элементов  $C_{\text{орг}}$ ,  $N_{\text{орг}}$  и  $P_{\text{орг}}$ .

## Распределение органического вещества в море

**Растворенное и взвешенное ОВ.** Основная масса ОВ в море находится в растворенной форме. По разным оценкам во всем океане содержится от 0,6 до  $2 \times 10^{12}$  т растворенного  $C_{\text{орг}}$ , тогда как содержание взвешенного  $C_{\text{орг}}$  не превышает  $30 \times 10^9$  т  $C_{\text{орг}}$ , а вся океанская биота содержит в 200 раз меньше  $C_{\text{орг}}$ , [Hedges, Lee, 1993; Romankevich et al., 1999; Hedges, 2002; Hansell, 2013].

Под фракцией ВОВ подразумевается фракция, которая не проходит через фильтр с размерами пор 0,5–1,0 мкм (как правило, для получения ВОВ воду фильтруют через стекловолокнистые фильтры GF/F). ВОВ формируется из автотрофных и гетеротрофных клеток микропланктона, клеточных остатков фито- и зоопланктона, фекальных пеллет, приносится с терригенным стоком, а также образуется в результате сорбции РОВ на взвешенных минеральных частицах. Оставшееся после фильтрации через фильтры с такими размерами пор ОВ в растворе не является истинно растворенным веществом, т.к. в его состав входит фракция гетеротрофного и автотрофного пикопланктона, а также коллоидные формы ОВ. В последние 10–20 лет на коллоидные формы, вклад которых в РОВ может достигать 50%, обращается особое внимание при изучении путей трансформации и переноса ОВ [Керкау, 1994; Buffle, Leppard, 1995; Leppard et al., 1997; Verdugo et al., 2004]. Считается, что коллоиды и образованные ими гели различной степени сложности являются переходным состоянием ОВ между растворенной и взвешенной формами.



Примечание: ТЭЧ – прозрачные экзополимерные частицы (TEP).

Рис. 1. Формы ОВ в морской воде по [Verdugo et al. 2004]

На рис. 1 схематично представлен такой переход от истинно растворенного ОВ до ВОВ.

Исследования пространственно-временной изменчивости концентраций РОВ и ВОВ в океане показали очень большую неравномерность их распределения как по горизонтали, так и по вертикали. Однако можно выделить несколько основных закономерностей в распределении ОВ, которые прослеживаются во всех изученных областях Мирового океана. 1. Средние концентрации ОВ на шельфе выше, чем в пелагиали. 2. Сезонные изменения концентраций ОВ происходят не только в фотическом слое, но и в глубинных слоях. 3. Для вертикального распределения и РОВ и ВОВ характерны максимальные концентрации в фотическом слое, в слое скачка плотности (особенно для ВОВ) и в придонном слое. 4. Профили вертикального распределения  $C_{орг}$ ,  $N_{орг}$  и  $P_{орг}$  не обязательно совпадают, что зависит от биохимического состава ОВ. 5. Количественная и качественная изменчивость распределения ОВ определяется гидрологическими особенностями региона и биологической активностью его экосистем. В среднем по Мировому океану наибольшая изменчивость концентраций растворенного  $C_{орг}$ ,  $N_{орг}$  и  $P_{орг}$  в пелагиали характерна для верхних 200 м (от 45 до 225 мкМ/л  $C_{орг}$ ; 3,5–10,5 мкМ/л  $N_{орг}$ ; 0,1–0,4 мкМ/л  $P_{орг}$ , соответственно), после 500 м и вплоть до больших глубин эти концентрации, как правило, уменьшаются и варьируют в более узких пределах (30–112 мкМ/л  $C_{орг}$ ; 1,5–8,0 мкМ/л  $N_{орг}$ ; 0,02–0,15 мкМ/л  $P_{орг}$ , соответственно) [Bussmann, Kattner, 2000; Hansell, Carlson, 2002; Benner, 2002; Bronk, 2002; Karl, Bjorkman, 2002].

В СЛО и в Тихом океане самые большие пределы колебаний концентраций РОУ. Так, в верхнем деятельном слое центральной части СЛО концентрации изменяются от 43 до 250 мкМ/л, а в глубоководных слоях от 29 до 250 мкМ/л [Агатова и др., 2001а; Wheeler et al., 1997; Bussmann, Kattner, 2000]. Большие запасы ОВ находятся и во льдах. В зависимости от местоположения и возраста



ледового покрова концентрации  $C_{орг}$  во льду меняются от 125 до 333 мкМ/л [Мельников, 1989; Агатова, Лапина, 2001; Krembs et al., 2002]. В Северной Пацифике концентрации изменяются от 50 до 268 мкМ/л в верхнем слое, а в глубоководных слоях от 38 до 133 мкМ/л [Tanoue, 1992, 1993; Williams, Druffel, 1987]. В Южной Пацифике средние значения этих концентраций значительно меньше и изменяются они в более узких пределах – от 81 до 85 мкМ/л в верхнем 100-метровом слое и от 42 до 65 мкМ/л в глубоководных слоях [Doval, Hansell, 2000]. Для Северной Атлантики большая неоднородность распределения концентраций  $C_{орг}$  характерна не только для верхнего 200-метрового слоя, но и для глубинных слоев. Здесь в верхних слоях значения концентраций  $C_{орг}$  изменяются от 50 до 207 мкМ/л, а в нижних – от 41 до 270 мкМ/л [Агатова и др., 2008; Ducklow et al., 1995; Aminot, Kerouel, 2004; Kramer et al., 2005; Hernes, Benner, 2006]. Это объясняется большой гидрологической неоднородностью Северной Атлантики [Агатова и др., 2008]. В Центральной и Южной Атлантике пределы изменения концентраций  $C_{орг}$  намного меньше, как в поверхностных, так и в глубинных водах. В верхнем 200-метровом слое значения этих концентраций изменяются от 70 до 105 мкМ/л, а в глубинных водах – от 55 до 60 мкМ/л [Alvarez-Salgado et al., 2001], т.е. величины сопоставимы с величинами, наблюдаемыми в водах Южной Пацифики.

Самые низкие пределы колебаний характерны для Индийского океана. В верхних слоях концентрации  $C_{орг}$  находятся в пределах 68–73 мкМ/л, а в нижних в пределах 42–43 мкМ/л [Hansell, Peltzer, 1998; Doval, Hansell, 2000]. Для Южного океана также отмечены низкие концентрации  $C_{орг}$  и небольшие пределы их колебаний. В верхних слоях концентрации изменяются от 45 до 102 мкМ/л, в нижних – от 25 до 52 мкМ/л [Ogawa et al., 1999; Doval et al., 2002].

По имеющимся данным трудно выделить какой-либо океан как по содержанию в его водах  $N_{орг}$  и  $P_{орг}$ , так и по пределам колебаний их концентраций. В основном от фотического слоя ко дну ПОВ обедняется в 2–5 раз азотом и в 3–10 раз фосфором [Bronk, 2002; Karl, Bjorkman, 2002].

В шельфовых зонах и во внутриконтинентальных морях, как правило, наблюдаются более высокие концентрации и растворенного и взвешенного  $C_{орг}$ ,  $N_{орг}$  и  $P_{орг}$  (особенно в верхнем 200-метровом слое), распределение которых часто не подчиняется закономерностям, установленным для глубоководной части океана. Практически для всех исследованных морей предельно высокие концентрации ОВ характерны в основном для эстуарий [Zweifel, 1995; Pettine et al., 1999; Hill, Wheeler, 2002].

Повышенные концентрации ОВ, особенно ВОВ, также отмечены в маргинальных ледовых зонах океана [Andreassen, Wassmann, 1998; Романкевич, Ветров, 2001; Агатова, Лапина, 2001б].

Вертикальное распределение  $C_{орг}$ ,  $N_{орг}$  и  $P_{орг}$  разнообразно, однако можно выделить два основных типа этого распределения: равномерное уменьшение концентраций с глубиной и значительные колебания этих концентраций в столбе воды. Для второго типа распределения ОВ характерно наличие двух максимумов в верхних слоях, второй, как правило, находится на гра-

нице фотического слоя, и одного или двух максимумов в слое 200–600 м, а также в придонном слое. Максимальные содержания и ВОВ, и РОВ в фотическом слое совпадают с максимумами содержания хлорофилла, тогда как глубинные максимумы содержания ОВ обусловлены, вероятно, скоплением бактеропланктона [Агатова и др., 2001в; Романкевич и др., 2000; Azam, 1998; Nagata et al., 2000; Doval et al., 2002]. Вертикальные профили  $C_{орг}$ ,  $N_{орг}$  и  $P_{орг}$  не всегда совпадают. Особенно большие различия характерны для шельфовых вод со значительной антропогенной нагрузкой. Например, в Ботническом заливе была отмечена обратная корреляция между содержанием  $C_{орг}$  и  $P_{орг}$  [Zweifel et al., 1995].

Неоднородное и часто находящееся в противофазе распределение  $C_{орг}$ ,  $N_{орг}$  и  $P_{орг}$  обуславливает и очень большие колебания в величинах молярных отношений С/Н и С/Р. Как правило, для ВОВ значения этих отношений практически равны классическому отношению Редфильда – 106С:16N:1Р, тогда как для РОВ эти величины колеблются в очень широких пределах [Kahler, Koeve, 2001], особенно величины С/Р отношения, которые могут различаться больше, чем на порядок. Если акватория не испытывает большой антропогенной нагрузки, то в фотическом слое при интенсивном первичном продуцировании значения С/Н и С/Р близки к классическим значениям. По мере потребления и преобразования при погружении в более глубокие слои это первичнопродуцированное ОВ обедняется и азотом, и фосфором (особенно фосфором), что приводит к значительному росту величин как С/Н, так и С/Р. Считается, что по величине этих отношений можно судить об устойчивости ОВ к бактериальному разложению. Для стойкого вещества значения С/Н отношений изменяются в пределе 14–20, а величины С/Р отношений превышают 400 [Ogawa et al., 1999, 2001; Bronk, 2002; Carlson, 2002]. Однако многолетние наблюдения за изменением элементного состава РОВ в фотическом слое в районе Гавайских островов на станции АЛОХА показали, что за период 1993–1999 гг. значительно выросли концентрации растворенного  $C_{орг}$  и  $N_{орг}$ , при этом концентрации растворенного  $P_{орг}$  остались неизменными. Это привело к большим отклонениям величин С:N:P отношений от классического, и в 1999 г. эта величина равнялась 478:29:1. Такие изменения в РОВ авторы связывают с изменением структуры планктонного сообщества в результате климатических колебаний здесь [Church et al., 2002]. Эксперименты, проведенные в мезокосмах в Норвежском фьорде, подтвердили, что и в новосинтезированном РОВ значения С/Н могут колебаться от 40 до 100, а С/Р превышать 500, в зависимости от состава популяции фитопланктона и обеспеченности ее при фотосинтезе азотом и фосфором [Conan et al., 2007].

Американские ученые [Letscher and Moore, 2015], анализируя данные по величинам молярных отношений С:N:P в РОВ для всего Мирового океана, пришли к заключению, что в настоящее время средние значения для лабильного РОВ равны 317:39:1, а для устойчивого – 810:48:1. Причем, минерализация фосфора из фосфоорганических соединений происходит со скоростью более чем в 2 раза превышающей скорость минерализации азота.

**Органическое вещество в морских осадках.** Ежегодно около 3% поступающего в океан разными путями ОВ достигает его дна. Однако захоранивается в осадках, т.е. выходит из круговорота, приблизительно десятая часть поступившего  $C_{\text{орг}}$ . Причем, в пелагиали захоранивается в 10–20 раз меньше ОВ, чем в шельфовой зоне [Hedges, Keil, 1995; Romankevich et al., 1999]. Таким образом, основная масса поступившего на дно вещества служит источником энергии для бентосных организмов, перерабатывается в процессе метаболизма донных сообществ, и интенсивность этого метаболизма определяет интенсивность обмена вода – дно и обратного потока биогенных элементов уже в основном в минеральной форме. Важную роль в этом процессе играет РОВ поровых вод. Как правило, концентрация  $C_{\text{орг}}$  и  $N_{\text{орг}}$  в поровых водах на порядок выше концентрации органических форм этих элементов в придонной воде. Процесс накопления  $C_{\text{орг}}$  в осадках зависит от сочетания многообразных факторов, основными из которых являются интенсивность первичного продуцирования в регионе, терригенные поступления, глубина залегания осадка, его структура, интенсивность потребления ОВ в столбе воды на разных трофических уровнях и интенсивность метаболизма донных сообществ [McCave, 1995; Hartnett et al., 1998; Burdige, 2002].

Ветров А.А. и Романкевич Е.А. с помощью разработанной ими компьютерной программы, учитывающей гранулометрический тип осадка, принадлежность к мегофациям и широтную зональность, создали новые карты распределения  $C_{\text{орг}}$  в донных осадках Мирового океана и распределения абсолютных масс  $C_{\text{орг}}$  на их поверхности [Романкевич, Ветров, 2001]. Интересно, что при одинаковой средней скорости накопления  $C_{\text{орг}}$  в пелагиали Тихий океан по абсолютной массе  $C_{\text{орг}}$  в осадках практически в 2,5 раза беднее Атлантического и в 1,5 раза беднее Индийского, хотя скорости поступления  $C_{\text{орг}}$  на дно последнего раза в 1,5 ниже.

Самые большие концентрации ОВ, более 2%  $C_{\text{орг}}$  на сухое вещество осадка, характерны для осадков приконтинентальных шельфов и внутренних морей.

## **ГЛАВА II БИОХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В МОРЕ**

Биохимический состав ОВ позволяет судить о происхождении этого вещества и о его трансформации в морских экосистемах. К настоящему времени известны тысячи различных соединений, образующих морское ОВ. В морских биохимических исследованиях, с одной стороны, особое внимание уделяется так называемым основным биохимическим компонентам, к которым относятся углеводы, белки, липиды и нуклеиновые кислоты [McCarthy et al., 1996; Aluwihare, Repeta, 1999; Benner, 2002], а с другой – биомаркерам, веществам, которые вырабатываются только определенной группой организмов и по которым можно проследить за судьбой ОВ в процессе его метаболизма в морской экосистеме [Conte et al., 1995].

### **Углеводы**

Углеводы являются основным продуктом первичного продуцирования ОВ, которые затем преобразуются в результате клеточного метаболизма фитопланктона и метаболизма всей морской экосистемы в другие биохимические компоненты [Muklestad, Borsheim, 2007; Amon, Benner, 2003]. Отмечена сильная корреляция между количеством взвешенных углеводов и биомассой фитопланктона, а также между интенсивностью ПП и количеством растворенных углеводов [Агатова и др., 1998, 2001, 2012;]. Поэтому количественное изучение распределения углеводов во времени и пространстве дает представление об интенсивности первичного продуцирования и изменении запасов вещества и энергии в процессе трансформации ОВ в океане.

Как правило, основным компонентом РОВ, особенно в фотическом слое, являются углеводы, как свободные (моносахара), так и связанные (полисахариды и олигосахара), концентрации которых подвержены довольно значительным сезонным колебаниям, составляя от 10 до 70% растворенного ОВ [Агатова 1998, 2000, 2012; Aluwihare, Repeta, 1999; Biddanda et al., 1997; Benner, 2002; Rich et al., 1996; Boersheim et al., 1999; Murrell, Hollibaugh, 2000]. В зонах интенсивного первичного продуцирования углеводы находятся главным образом в форме полисахаридов (70–94%), богатых галактозой и дезоксисахарами [McCarthy et al., 1996; Biersmith, Benner, 1998; Benner, 2002]. Однако в зависимости от состава популяции фитопланктона в экссудатах могут преобладать кислые полисахариды, устойчивые к бактериальному разложению [Aluwihare, Repeta, 1999]. В эстуариях были выделены полимеры углеводов разнообразных размерных групп. Причем большие по размеру были обогащены аминсахарами, дезоксисахарами и метилированными сахарами, тогда как основной составляющей более мелких были гексозы. В свою очередь полимеры гексоз различались и по размеру и по распределению в столбе воды [Minor et al., 2002].

На изменение концентраций углеводов по вертикали влияет интенсивность продукционных и деструкционных процессов в столбе воды. И в ра-

ботах 80-х, и в работах 90-х гг. в основном показано, что концентрации их в глубинных водах в 2–3 раза ниже, чем в фотическом слое [McCarthy et al., 1996; Woersheim et al., 1999]. Однако для некоторых районов Индийского океана и Берингова моря было отмечено увеличение растворенных углеводов с глубиной в 1,5–3 раза. Аналогичные результаты нами были получены не только для Берингова, но и для некоторых районов Охотского и Баренцева морей [Агатова и др., 1995, 1998, 2001]. Общим для этих вод было то, что они находились непосредственно в газо-нефтеносных районах или подвергались их влиянию, и наблюдаемые высокие концентрации растворенных углеводов в глубинных слоях (до 6 мг/л) связано с распространением здесь углеводоподобных полимеров альдегидов и кетонов метанового ряда. Таким образом, если в фотическом слое концентрация углеводов в РОВ главным образом зависит от интенсивности ПП, то в глубинных слоях высокие значения концентраций могут указывать на наличие газонефтеносных районов в данной акватории.

Интенсивность продукционно-деструкционных процессов влияет и на соотношение между растворенными и взвешенными углеводами. Так в местах интенсивного фотосинтеза и большой биомассы микрофитопланктона концентрации взвешенных углеводов составляют 10–30% от концентрации растворенных. Когда же скорость деструкции превышает скорость ПП, а также в глубинных водах, концентрации взвешенных углеводов составляют 0,5–2% от концентраций растворенных [Агатова и др., 1998; Murrell, Hollibaugh, 2000]. Взвешенные углеводы в фотическом слое могут увеличиваться не только за счет увеличения биомассы автотрофного микропланктона во время цветения, но также могут образовываться в результате интенсивного перемешивания из растворенных полимеров сахаров, выделяемых при фотосинтезе [Zhou et al., 1998].

Главным поставщиком углеводов из фотического слоя в глубинные слои и в осадок является фракция взвеси [Namanaka et al., 2002]. Наибольшей сорбционной способностью и способностью к коагуляции обладают кислые полисахариды, поэтому одной из основных форм углеводов в осадках могут быть их ацильные производные [Guo et al., 2002]. Как правило, наряду с белком, углеводы составляют основную долю в осажденном ОВ [Агатова и др., 2012; Fabiano, Danovaro, 1998; Arnosti, Holmer, 2000]. Их содержание в ОВ осадка может изменяться от 85 до 25%. Причем вклад углеводов в осажденное ОВ равномерно уменьшается от поверхности осадка до слоя 25 см. Эта закономерность проявляется в той или иной мере в осадках как шельфа, так и пелагиали на всех широтах и, по-видимому, связана с разными скоростями потребления углеводов микробентосом в придонной воде, на поверхности и в более глубоких слоях осадка [Агатова и др., 2012; Bauerfeind et al., 1994; Colombo et al., 1996].

## **Белок и свободные аминокислоты**

Белок и свободные аминокислоты (АК) являются соединениями, определяющими запасы  $N_{орг}$  в морской экосистеме. Основным компонентом (65%) средней фракции морского планктона является белок [Hedges et al., 2002; McCarthy et al., 2004]. Поэтому концентрация белка может дать представле-

ние о количестве гетеротрофных организмов – главных трансформаторах как автохтонного, так и аллохтонного ОВ [Агатова и др., 2001; Таное, 1995]. Например, для различных вод Черного моря (пелагиаль, шельф, континентальный склон, фотический слой) отмечена сильная положительная корреляция между содержанием взвешенного белка и биомассой микропланктона, также как между содержанием растворенного белка и биомассой пикопланктона [Агатова и др., 2001].

Если основным биохимическим компонентом РОВ являются углеводы, то белок является основным биохимическим компонентом ВОВ. Правда, при интенсивном первичном продуцировании доля углеводов во взвеси возрастает и становится соизмеримой с белком. Максимальные концентрации взвешенного белка характерны для поверхностных вод, а также для вод в слое пикноклина и в зоне шельфа, где не только интенсивно ПП, но и развивается много микрогетеротрофов на аллохтонном ОВ. Как правило, в этих водах отмечаются и увеличенные концентрации растворенного белка, связанные, скорее с увеличением биомассы пикопланктона, а не с увеличением количества истинно растворенного белка [Таное, 1995].

Свежесинтезированное РОВ быстро утилизируется гетеротрофным бактериопланктоном, что приводит к изменению биохимического состава этого РОВ, не только за счет потребления легкоусвояемых нейтральных сахаров, но и за счет потребления глутаминовой кислоты и глутатиона. Поэтому по относительному количеству нейтральных сахаров и по аминокислотному составу РОВ (увеличение вклада свободных аминокислот вообще и D-аминокислот в частности) можно судить о степени трансформированности ОВ [Pantoja, Lee, 1994; Le Gall, Van Den Berg, 1998; Amon et al., 2001; Simon, Rosenstock, 2007].

В поверхностных водах обнаружен еще один механизм накопления белка. При сильной радиации высокомолекулярные ОВ распадаются на более простые соединения, которые быстро усваиваются бактериопланктоном, способствуя увеличению его биомассы и численности, что приводит к повышению концентраций как взвешенного, так и растворенного белка. Особенно этот механизм важен в прибрежных водах при усвоении экосистемой аллохтонного ОВ [Wetzel et al., 1995; Mopper, Kieber, 2002]. Однако в целом ряде случаев сильная радиация может подавлять жизнедеятельность популяции бактериопланктона в поверхностных морских водах.

Белки, полипептиды и аминокислоты являются главными поставщиками  $N_{орг}$  для бентоса. Их вклад в общий пул  $C_{орг}$  и  $N_{орг}$  мало изменяется от поверхности до дна [Kiriakoulakis et al., 2001].

Белки и полиаминокислоты легко и прочно сорбируются на глинистых частицах и на поверхности осадков. Интересно, что основные полиаминокислоты обладают более высоким коэффициентом адсорбции, чем кислые полимеры [Ding, Henrichs, 2002]. Наряду с углеводами белки составляют основную долю ОВ в осадках, причем, в отличие от углеводов, вклад белка в ОВ практически равномерно увеличивается от поверхности осадка до слоя 25 см (в среднем от 20 до 40%) [Агатова и др., 2012; Fabiano, Danovaro, 1998]. Такое увеличение может быть связано как с накоплением биомас-

сы мейо- и микробентоса в толще осадка, так и с интенсивным гидролизом белков и полипептидов на границе вода – дно, что обуславливает большую скорость противотока растворенного  $N_{орг}$ , т.е. удаление его с поверхности осадка [Lomstein et al., 1998].

## **Нуклеиновые кислоты и азотистые основания**

Нуклеиновые кислоты и азотистые основания (НК) типа пуринов и пиримидинов, помимо белка и аминокислот, вносят большой вклад в содержание взвешенного и растворенного  $N_{орг}$ . НК – важный поставщик не только  $N_{орг}$ , но и  $P_{орг}$ . Оборота НК в экосистеме водоема происходит очень быстро (в течение 3–6 ч), поэтому даже при небольшом относительном содержании в ОВ их вклад в круговорот азота и фосфора очень велик [Jones et al., 1995]. На примере экосистем Берингова и Охотского морей было показано, что высокое содержание растворенных и взвешенных НК (10–18% от ОВ), превышающее содержание белка, характерно для мест интенсивного нереста гидробионтов [Агатова и др., 1998]. Аналогичную картину наблюдали в Северном и Среднем Каспии, а также на шельфе Черного моря [Agatova, Sapozhnikov, 1998]. В пелагиали Черного моря только в переходной зоне от кислорода к сероводороду концентрации растворенного белка становятся ниже, чем концентрации НК. Это указывает на скопление в данной зоне микропланктона и предполагает его активное размножение, поскольку при размножении бактериальных клеток значительно увеличивается доля НК в РОВ и ВОВ [Bailiff, Karl, 1991].

По соотношению РНК:ДНК оценивают метаболическую активность микропланктона и микробентоса [Jeffrey et al., 1996; Dell'Anno et al., 1998], т.к. считается, что вне клетки НК быстро распадаются. Однако было показано, что в популяции пелагического бактериопланктона нет сильной корреляции между этим соотношением и другими показателями ее метаболизма или роста [Jeffrey et al., 1996]. На основании этого было предположено, что НК могут сорбироваться на взвеси и поступать в глубинные воды и в осадок, где и были обнаружены относительно высокие концентрации внеклеточной ДНК, которые усваиваются глубоководными микроорганизмами [Dell'Anno et al., 1998; Vanucci et al., 2001].

Концентрации НК в осадках отражают их концентрации в столбе воды. Как правило, наибольшие концентрации характерны для верхнего деятельного слоя осадка [Агатова и др., 2012].

## **Липиды**

Липиды – самый разнообразный по структуре и функциям класс биохимических соединений. Существует более 10 типов липидов, различающихся по своему химическому строению. Наиболее широко распространенными являются триацилглицеролы, воска, фосфоглицериды, стеролы и их эфиры с жирными кислотами. К фракции липидов относят и разнообразные углеводороды. Такой широкий спектр химических соединений объединяет одно

общее свойство – они не растворимы в воде, а растворимы только в полярных растворителях. В морской среде обнаружены практически все типы липидов как биотического, так и абиотического происхождения [Gerin, Goutx, 1994; Gerwic, 1996; Nordback et al., 1998]. Липиды благодаря большой химической устойчивости своей основной структуры могут служить не только маркерами эволюции и преобразования ОВ в морской экосистеме, но и трасерами поступления и распространения аллохтонного ОВ [Cauwet, Saliot, 1994; Conte et al., 1995]. В последние десятилетия прошлого века усовершенствовались методы разделения и определения различных классов липидов [Ackman et al., 1990; Saliot et al., 1991], что позволило выделить индивидуальные липиды, характерные для фито-, зоо-, бактеропланктона и рыб. При анализе распределения липидов в морской среде это дает возможность не только проследить за ролью тех или иных биологических процессов в формировании ОВ, но и оценить роль динамически активных зон в распределении этого ОВ [Goutx, 1993; Goutx, et al., 1994].

Общие липиды, наряду с углеводами, вносят большой вклад в РОВ (до 20%). Особенно это характерно для ОВ полярных морей. На бровке шельфа Арктического бассейна осенью в фотическом слое концентрация растворенных липидов в 1,5–3 раза превышала концентрацию растворенных углеводов. Здесь же и в БОВ содержание липидов сопоставимо с содержанием белка [Агатова и др., 2001]. Большой вклад липидов в ОВ высоких широт можно объяснить тем, что на этих широтах все макро- и микрообитатели обогащены жирами по сравнению с обитателями умеренных широт. В результате жизнедеятельности этих гидробионтов значительное количество липидов выделяется в воду, где долгое время может сохраняться, благодаря устойчивости к разложению. Например, в Норвежском море повышенные концентрации липидов зарегистрированы в зоне мезомасштабных вихрей, где наблюдаются большие скопления скумбрии и идет ее интенсивный промысел [Агатова и др., 2001]. С другой стороны, в Черном море большая антропогенная нагрузка на шельф Болгарии приводит к тому, что доля липидов также превышает долю углеводов в РОВ, и резко увеличивается их концентрация в БОВ [Агатова, Sapozhnikov, 1998]. Вертикальное распределение общих липидов очень разнообразно как в пределах одной акватории, так и по океану в целом. Оно подвержено большому сезонному влиянию [Bodineau et al., 1999; Wakehem et al., 2002]. Отмечается и довольно большая межгодовая изменчивость не только абсолютных и относительных концентраций липидов в ОВ, но и их вертикальных профилей [Агатова и др., 1998; Skerratt et al., 1995]. Это связано с сезонными изменениями интенсивности продукционных и деструкционных процессов, с изменением структуры сообщества, что определяет преимущественный синтез тех или иных классов липидов и скорости их утилизации на разных трофических уровнях морской экосистемы. Например, многолетние исследования сезонной изменчивости разных классов липидов в Антарктике показало, что во время интенсивного цветения диатомового фитопланктона в фотическом слое преобладают полярные липиды, большой вклад в которые вносят полиненасыщенные жирные кислоты. По мере затухания цветения диатомовых и развития бактеропланкто-



на возрастает концентрация  $C_{30}$  – стеролов [Skerratt et al., 1995]. Интенсивное цветение водорослей в маргинальных ледовых зонах арктических морей приводит к накоплению триглицеридов в ВОВ [Александрова и др., 2000]. Японские исследователи установили, что «индекс полиненасыщенности»  $C_{16}$  – жирных кислот может служить хорошим показателем экофизиологического состояния морского фитопланктона, т.к. новообразованные клетки имеют низкую величину отношения 16:1/16:0, которая возрастает по мере старения и отмирания клетки, а также по мере смешивания этих клеток с бактерио- и зоопланктоном. Наивысший «индекс полиненасыщенности» был характерен для сестона на глубине 100 м [Shin et al., 2000].

Концентрация и состав липидов в клетке меняется не только в зависимости от ее физиологического состояния, но и от внешних условий, главными из которых является температура и освещенность. При изменении этих условий в среде обитания меняется не только количество и качество внутриклеточных липидов, но изменяются концентрации и состав липидов в клеточных экссудатах [Parrish et al., 1994]. В водах с низким содержанием кислорода и в анаэробных водах особое значение приобретают низкомолекулярные жирные кислоты, такие как уксусная, пропионовая и масляная, которые являются основными продуктами анаэробного разложения ОВ. Концентрации их могут значительно изменяться в зависимости от насыщенности вод кислородом [Wu, Scranton, 1994]. Таким образом, фракция общих липидов в столбе воды может претерпевать большие количественные и качественные изменения.

Синтезированные фитопланктоном полярные липиды вместе с полисахаридами легко образуют коллоидные мицеллы, липидная фракция в которых в основном состоит из свободных жирных кислот, фосфолипидов и углеводов [Liu et al., 1998]. Свободные жирные кислоты образуются в результате микробиологического разложения более сложных липидов, фосфолипиды являются остатками клеточных мембран, а углеводороды сорбируются коллоидами из раствора. Липиды-биомаркеры, синтезированные фитопланктоном, дают возможность не только проследить за трансформацией ОВ в столбе воды, но и выявить основные звенья передачи новообразованного вещества на высшие трофические уровни морской экосистемы. Например, *Euphasia pacifica*, поедая диатомовый фитопланктон, может избирательно накапливать n-3-полиненасыщенные жирные кислоты, высокополимерная форма которых (22:6n-3) затем была обнаружена в целом ряде пелагических рыб, неспособных к синтезу этих полимеров [Saliot et al., 1991; Saito, Kotani, 2000; Saito et al., 2002].

Фракции общих липидов в пелагиали, на шельфе и в эстуариях очень различаются по составу, т.к. на шельфе и в эстуариях большую роль играют липиды, поступающие с материковым стоком. Вообще липиды являются основными трассерами не только автохтонного, но и аллохтонного ОВ [Bouloubassi, Saliot, 1993; Cauwet, Saliot, 1994; Conte et al., 1995]. Например, насыщенные жирные кислоты, содержащие четное число от 24 до 36 атомов углерода, указывают на поступление речного детрита; ситостерол, стигмастерол и кампестерол могут поступить только с остатками высших расте-

ний; ОВ материкового стока содержит большие концентрации n-алканов с нечетным от 23 до 35 числом углеродных атомов и пентациклические три-терпены, которые также являются основными компонентами восков высших растений.

Таким образом, количество и состав липидов, поступающих в осадки, будет зависеть от их происхождения, от сезона, от времени нахождения и интенсивности трансформации ОВ в столбе воды, а также на границе вода – дно [Немировская, 2004; Ynker et al., 1995; Nordback et al., 1998; Pinturier-Geiss et al., 2001; Wakehem et al., 2002]. Как показал анализ липидной фракции во взвеси, собранной в ловушки, помимо липидов – биомаркеров фито- и зоопланктона эта фракция содержит сложный, трудноидентифицируемый комплекс липидов. Липиды, поступившие на дно, в свою очередь подвергаются значительной трансформации в результате жизнедеятельности микро- и макробентоса. На примере хлорофилла «а» и фиопигментов было показано, что поступающее в осадок ОВ очень быстро разлагается в верхнем 1,5 см слое осадка (4–120 дней) и в десятки раз медленнее в более глубоких слоях осадка [Stephens et al., 1997].

### **Другие биохимические соединения, создающиеся в море**

РОВ в море содержит целый ряд низкомолекулярных органических соединений (спирты, альдегиды, кетоны, кислоты, основания), которые образуются как в результате биологической деятельности, так и в результате физико-химических преобразований ОВ. Например, было показано, что в эстуариях и на шельфе во время активного фотосинтеза популяция планктона продуцирует и такие низкомолекулярные соединения, как формальдегид, ацетальдегид, пропанал, глиоксаль [Jalliffier-Merlon et al., 1991; Nuccio et al., 1995] и другие легкие углеводороды не метанового ряда [McKay et al., 1996]. В свою очередь при недостатке кислорода бактерии разлагают сложные органические молекулы до низкомолекулярных альдегидов и кетонов [Sunda, Kieber, 1994; Wu, Scranton, 1994]. Морские *Vibrio* в процессе метаболизма разлагают лейцин до ацетона [Nemecsek-Marshall et al., 1995]. С другой стороны, под действием солнечной радиации в результате фотолиза сложных органических молекул образуется целый ряд низкомолекулярных соединений, среди которых в значительном количестве присутствуют легкие алкены, ацетаты, формиаты, цитраты, пируваты и левулинаты, и которые очень легко усваиваются бактериями [Wetzel et al., 1995; Moran, Zepp, 1997; Ratte et al., 1998].

Нарушение озонового слоя в стратосфере привело к увеличению УФ-радиации в области 280–315 нм (UV-B), и фотосинтезирующие организмы выработали механизмы, которые противостоят этой радиации. Одной из защитных реакций морского фитопланктона является выработка не только внутриклеточных но и внеклеточных веществ, которые поглощают это излучение. К таким веществам относятся водорастворимые комплексы каротиноидов с белком [Wilson et al., 2006], микоспоринподобные аминокислоты, средний молекулярный вес которых 300, и пигменты сцитонемины.

Все эти вещества в основном вырабатываются сине-зелеными водорослями. Морские бактерии в качестве защитного вещества против этого излучения вырабатывают циклобутаны [Hader et al., 1998; Sinha et al., 1998; Yakovleva et al., 2004].

Таким образом, пул ОВ в море создается различными путями, и это ОВ состоит из разнообразнейших веществ, как по своему строению, так и по своим свойствам и реакционной способности. Каким образом и автохтонное и аллохтонное ОВ усваивается и преобразуется морской экосистемой – тема следующей главы.

## ГЛАВА III КРУГОВОРОТ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В МОРЕ

### Потоки органического вещества в морских экосистемах

Оценка потока ОВ из фотического слоя на дно позволяет судить о том, какая доля экспортной продукции ответственна за снабжение пищевыми ресурсами сообществ морских глубинных слоев и дна, и определить уровень развития донной фауны и захоронение  $C_{орг}$  в осадках. Оценка же путей и скоростей преобразования ОВ позволяет судить о полноте использования вещества и энергии морской экосистемой.

Одним из основных методов оценки потоков ОВ из фотического слоя в более глубокие слои и на дно является постановка седиментационных ловушек, в которых за определенный период времени накапливается ВОВ, представляющее собой остатки отмершего планктона, личинок шкурков, фекальные пеллеты, молекулы ОВ, сорбированные на минеральных частицах, а также коллоиды крупных размеров. Установка вертикальной гирлянды седиментационных ловушек позволяет оценить содержание ВОВ на разных горизонтах и изменение величины и состава потока ОВ с глубиной [Лисицын и др., 1994; Виноградов и др., 2000; Loh, Bauer, 2000; Boyd, Stevens, 2002].

Постановка седиментационных ловушек в различных акваториях и на разных широтах дала возможность выявить основные закономерности распределения и поставки ОВ из верхних слоев в глубинные и в осадки в эстуариях, на шельфе и в пелагиали. Основным недостатком оценки потоков ОВ из фотического слоя в глубинные слои океана с помощью седиментационных ловушек является то, что этот метод дает представление только о потоке ВОВ и совершенно не учитывает роли мелкодисперсного ОВ и РОВ в переносе вещества и энергии. К тому же, особенно в придонных слоях, результаты могут искажаться из-за существования противопотоков и латеральных потоков. Другими, альтернативными методами определения потоков ОВ является метод использования короткоживущих изотопов тория  $^{234}\text{Th}$  и  $^{238}\text{Th}$  в качестве показателя распределения ОВ в различных слоях моря, и метода математического моделирования потока детрита на основе алгоритмов расчета параметров функционирования морского сообщества. У российских исследователей была возможность сопоставить эти три метода при изучении потоков ОВ в Карском море [Купцов и др., 1994; Лебедева, Шушкина, 1994; Лисицын и др., 1994]. Два последних метода дают значительно большие, иногда в десятки раз, близкие между собой, результаты величины потоков, чем метод седиментационных ловушек.

Ториевый метод позволяет не только оценить роль мелкодисперсной взвеси в передаче вещества из фотического слоя в нижележащие слои, но и проследить за судьбой высокополимерного РОВ в процессе этой передачи [Niven et al., 1995; Guo et al., 2002].

Метод математического моделирования потоков ОВ в различных морских экосистемах позволяет не только рассчитать эти потоки в момент наблюдения, но и оценить их годовую величину, что особенно важно для экосистем

умеренных и высоких широт. К тому же, благодаря этому методу, можно количественно оценить вклад РОВ в величину потока ОВ из фотического слоя в глубинные слои и на дно [Лебедева и др., 1994; Лебедева, Шушкина, 1994; Леонов, Стыгар, 2001].

За последние 20–25 лет, благодаря усовершенствованию методов определения РОВ и его разделения по молекулярному весу, появляется все больше доказательств главенствующей роли растворенного и коллоидного вещества в круговороте ОВ в Океане [Amon, Benner, 1994; Ducklow et al., 1995; Laodong et al., 1995; Cherrier et al., 1996; Fasham et al., 1999; Carlson, 2002].

В низких широтах особенно в пелагиали вертикальные потоки ОВ в основном зависят от интенсивности ПП и довольно постоянны [Hansell, 2002]. Интересно, что на экваторе во время Эль-Ниньо в районе образования вихрей поток ВОВ из поверхностных вод на глубину 100 м более чем в 4 раза выше потока в спокойных водах (17,0 и 4,1 мМ  $C_{\text{орг}}/м^2/сут$ , соответственно). В динамически активном районе почти 80% ВОВ минерализуется в водной массе между 100 и 200 м, и к 300 м величины потоков в обоих районах выравнивались до 3,7 и 3,6 мМ  $C_{\text{орг}}/м^2/сут$ , соответственно, поставляя на дно около 50% ПП [Rodier, Borgne, 1997]. Однако, как показано на примере центральной экваториальной зоны Тихого океана скорости продукции и потребления РОВ здесь очень близки, что приводит к незначительному накоплению и экспорту первично продуцируемого растворенного  $C_{\text{орг}}$  [Carlson, Ducklow, 1992]. В этом случае, по-видимому, основная масса РОВ за счет активного потребления его гетеротрофным бактеропланктоном еще в фотическом слое переходит в ВОВ, которое и осуществляет дальнейший транспорт ОВ в глубинные слои [Carlson, 2002]. Расчет баланса углерода в экваториальной зоне Тихого океана показал, что более 70%  $C_{\text{орг}}$ , поступающего из фотического слоя, находится во взвешенной форме [Quay, 1997]. Оценка потоков  $C_{\text{орг}}$ ,  $N_{\text{орг}}$  и  $P_{\text{орг}}$  в малопродуктивных и продуктивных (Африканский апвеллинг) тропических районах Северной Атлантики выявила принципиальную разницу в этих потоках. Так в малопродуктивных районах в популяции планктона доминирует гетеротрофный планктон, потребление ОВ которым превышает его продукцию фитопланктоном, и поток ОВ в глубинные слои осуществляется в основном за счет РОВ. В продуктивных районах основной поток идет через трансформацию ВОВ микропланктоном [Agusti et al., 2001].

В умеренных широтах величина потока ОВ очень меняется в зависимости от сезона, т.к. в этих широтах в зависимости от сезона сильно меняется величина ПП. В пелагиали эти изменения, как правило, также связаны с изменением интенсивности ПП [Carlson et al., 1994; Vezina et al., 2000], которая, как считает Банзе, в большой степени контролируется здесь физиологическим состоянием зоопланктона [Banse, 1995]. Активное выедание фитопланктона может приводить к тому, что потребители водорослей продуцируют в 4–6 раз больше РОВ, чем фитопланктон [Strom et al., 1997]. Анализ сезонного цикла растворенного и взвешенного  $C_{\text{орг}}$  и  $N_{\text{орг}}$  в этих водах показал, что РОВ является основной формой экспорта ОВ из верхних слоев океана [Williams, 1995]. На примере северо-западного района Средиземного моря было показано, что в афотическом слое (200–1000 м) ВОУ составляет только 20% от обще-

го пула минерализованного в этом слое ОВ [Lefevre et al., 1996]. Интересно, что в субарктическом районе Тихого океана бактерии потребляют в среднем 51% ВОВ, опускающегося в глубинные воды, тогда как в субтропическом районе только 23% [Nagata et al., 2000]. Для пелагических экосистем в процессе передачи ОВ из фотического слоя в глубинные слои большое значение имеют коллоидные частицы, образованные из высокополимерных соединений, выделяемых фитопланктоном во время цветения [Mari, Kiorboe, 1996]. Коллоидный  $C_{орг}$  может составлять до 50% общего РОУ [Laodong et al., 1995]. РОВ, выделяемое фитопланктоном, утилизируется бактеропланктоном в считанные часы [Chen, Wangersky, 1996; Malinsky-Rushansky, Legrand, 1996]. Следует отметить, что океанические бактерии, как было показано специальными исследованиями, способны усваивать не только вновь синтезированное, но и более старое РОВ [Cherrier et al., 1999]. Большое значение в вертикальном переносе ОВ играют бактериальные агрегаты морского снега, величина молярного С/Н отношения в которых тем больше, чем больше размер агрегата, т.е. чем он старше [Alldredge, 1998]. Эти агрегаты являются переносчиками не только ВОВ, но и РОВ. Концентрации РОУ внутри таких агрегатов могут превышать 30% от общего содержания ОВ в нем [Alldredge, 2000]. Большое значение в вертикальном переносе органических частиц играет и их коагуляция, которая во много раз увеличивает скорость опускания образующихся конгломератов [Jackson, 2001].

В динамически активных зонах умеренных широт, например, в зоне апвеллинга, помимо сезонности на потоки ОВ влияет изменение ПП в зависимости от активного подъема или опускания вод [Doval et al., 1998; Alvarez-Salgado et al., 1999; Barbosa et al., 2001], а также величина потока минеральных частиц [Thunell et al., 2007]. В прибрежных экосистемах также помимо сезонного изменения ПП на величину потока ОВ большое влияние оказывает сезонное изменение поступления ОВ со стоком рек и паводковыми водами [Zweifel et al., 1995]. Здесь особое значение приобретает приносимое РОВ, которое через микробиологическую пищевую цепь на разных трофических уровнях усваивается прибрежной экосистемой, включая экосистемы сублиторали [Пропп, Пропп, 2001; Hullah et al., 1996; Moran et al., 1999].

В высоких широтах, в морях покрывающихся льдом, развитие фитопланктона имеет импульсный характер, что сказывается и на характере потоков ВОВ на дно [Виноградов и др., 2000]. Например, в арктических морях всплеск развития водорослей и потока  $C_{орг}$  приходится на весенне-летний период, а максимум седиментационных потоков сдвинут относительно пика развития фитопланктона в результате запаздывания развития зоопланктона [Ramseir et al., 1997].

При исследовании потоков  $C_{орг}$  в арктических морях сотрудниками ИО РАН широко применяются седиментационные ловушки [Лисицын и др., 1994; Шевченко и др., 1998]. На основании этих данных оценены скорости потоков и состав ВОВ в глубоководной части Карского и Баренцева морей и в эстуариях рек Оби и Енисея. Показано, что в эстуариях потоки осадочного вещества на два – три порядка выше, чем в открытой части моря. В составе осадочного вещества в открытых частях моря преобладают фекальные пел-

леты и «морской снег», тогда как в эстуариях – вещество терригенного происхождения, богато заселенное бактериями.

Вообще величины потоков  $C_{орг}$  в арктических морях изменяются в очень широком диапазоне (от 0,15 до 1200 мг  $C_{орг}/м^2/сут$ ). Наиболее высокие значения наблюдали во время максимума цветения фитопланктона в центральной части Баренцева моря в районе Полярного фронта [Wassmann, Slagstadt, 1993]. Обычно же величины потоков взвешенного  $C_{орг}$  в летние месяцы составляют несколько десятков мг  $C_{орг}/м^2/сут$  для центральной и несколько мг  $C_{орг}/м^2/сут$  для северной части Баренцева моря и Карского моря [Виноградов и др., 2000]. Невысокие потоки ВОВ в летние месяцы наблюдали и в Гренландском море от 5 до 20 мг  $C_{орг}/м^2/сут$  [Bauerfeind et al., 1994; Ramseir et al., 1997]. Интересно, что в местах круглогодичного ледяного покрова существует слабая седиментация ВОВ, интенсивность которой зависит от сезона. Минимальные значения – 0,15 мг  $C_{орг}/м^2/сут$  были зафиксированы на северном шельфе Канады в декабре, максимальные 0,9 мг  $C_{орг}/м^2/сут$  – в августе – сентябре [Hargrave et al., 1994]. В Арктике основным источником ОВ, осаждающегося из поверхностных горизонтов в водную толщу, является криофильная флора. Отмечена ярко выраженная сезонная изменчивость вертикального потока микроводорослей. В период максимальной солнечной радиации (июль – сентябрь) этот поток в несколько сот раз превышает величину потока в другие сезоны. Активное развитие подледных водорослей приводит не только к увеличению потока ВОВ, но и РОВ [Smith et al., 1997; Vernet et al., 1998], которое только на 20% потребляется микрогетеротрофами, что указывает на незначительную роль в круговороте РОВ криомикроорганизмов [Vezina et al., 1997]. С другой стороны, было показано, что значительная часть РОВ здесь образуется за счет выедания фитопланктона и детрита [Thomas et al., 1995].

В морях Антарктики ледовая флора также является определяющим компонентом потоков ОВ [Carlson et al., 2000; Michels et al., 2008].

Романкевич Е.А. и Ветров А.А. сделали оценку общего суммарного потока ОВ в морях Российской Арктики и показали, что из фотического слоя дна достигает от 28 до 60% ОВ фитопланктона и ледовой флоры. Столь большой поток обусловлен комплексом условий, характерных для этих морей. Определяющими являются: мелководность, большой сток терригенного вещества и короткие трофические цепи. Однако большая часть поступившего на дно  $C_{орг}$  (до 89%) минерализуется на поверхности осадка. И тем не менее здесь в год накапливается около  $9 \cdot 10^6$  т  $C_{орг}$ , т.е. примерно столько же, сколько в пелагиали всего Мирового океана [2001].

Интенсивность потоков ОВ из фотического слоя в глубинные слои в морях Антарктики также зависит от сезона и от величины ПП. Здесь тоже, как в арктических морях, всплеск развития водорослей и потока  $C_{орг}$  приходится на весенне-летний период, а максимум седиментационных потоков сдвинут относительно пика развития фитопланктона в результате запаздывания развития зоопланктона. Поток  $C_{орг}$ , переносимый фекальными пеллетами и трупами мезопланктонных животных, изменяется в течение года пропорционально биомассе мезопланктона. Значения суммарного потока в течение

года могут изменяться почти в пять раз [Цейтлин, 2000]. Величина среднего годового потока  $C_{\text{орг}}$  из фотического слоя в глубинные слои колеблется в пределах от 0,05 г  $C_{\text{орг}}/\text{м}^2/\text{год}$  (море Уэдделла) до 5 г  $C_{\text{орг}}/\text{м}^2/\text{год}$  (море Росса) [Dunbar et al., 1998]. В высокопродуктивном районе пролива Джерлаша эта величина может достигать 23 г  $C_{\text{орг}}/\text{м}^2/\text{год}$  [Isla et al., 2002]. На примере моря Росса было показано, что в период интенсивного продуцирования основная масса ОВ находится во взвешенной форме [Carlson et al., 1998], поэтому в экспорте  $C_{\text{орг}}$  РОВ играет незначительную роль [Carlson et al., 2000]. Однако по другим данным [Loh, Bauer, 2000] в Южном океане от 28 до 63% общего потока ОВ составляет РОВ, на ВОВ же приходится от 28 до 52% общего потока, т.е. по существу их вклад в перенос ОВ одинаков и, вероятно, преобладание той или иной формы  $C_{\text{орг}}$  при этом переносе мало зависит от сезона [Kaehler et al., 1997].

ОВ, поступившее в придонные слои и на дно, подвергается дальнейшей трансформации и разложению в результате жизнедеятельности бентосных организмов. Главную роль в этом преобразовании играют процессы, происходящие в пограничных зонах, таких как жидкий ил и активный слой осадка – это особая биогеохимическая зона между взвешенным, растворенным и осажденным веществом [Агатова и др., 2002; Thomsen et al., 2002]. Здесь возникает противопоток как  $\text{CO}_2$ , так и преобразованного ОВ. Интенсивность последнего будет зависеть не только от интенсивности минерализации поступающего ОВ, но и от степени его усвоения экосистемой осадка и степени захоронения в осадке [Epping et al., 2002]. ВОВ в основном сорбируется на поверхности осадка, и бентос усваивает всего 3–4% поступившего ВОУ [Alperin et al., 1999]. РОВ же частично может сорбироваться твердой фазой осадка, но главным образом поступает в поровые воды осадка. Как правило, концентрация РОВ в осадках на порядок больше, чем в придонной воде. Такой большой концентрационный градиент создает условия для образования противопотока ОВ [Otto, Balzer, 1998; Papadimitriou et al., 2002]. Например, распределение РОВ по колонке в осадках Северной Атлантики, отобранных с глубины 1000, 2000 и 3500 м, тесно связано с распределением дыхательной активности микроорганизмов в данной колонке. Концентрация РОВ в слое активного потребления кислорода увеличивается по сравнению с концентрацией последнего в придонной воде, создается равновесный диффузный поток ОВ из осадка «бентосный поток», величина которого колеблется в пределах 0,25–0,44 мМ  $C_{\text{орг}}/\text{м}^2/\text{сут}$ . Интересно, что в осадках с глубины 1000 и 2000 м величина этого потока составляет 14% от общего количества  $C_{\text{орг}}$ , потребленного микробентосом на дыхание, тогда как в осадках с глубины 3500 м она составляет 36% [Papadimitriou et al., 2002]. В осадках Калифорнийского континентального склона бентосный противопоток только на 10% меньше, чем скорость окисления  $C_{\text{орг}}$  в осадках [Burdige et al., 1999], тогда как в зоне Мексиканского зал. он составляет 8% от поступившего  $C_{\text{орг}}$  [Holcombe et al., 2001], а в районе континентального склона Северной Каролины он составляет всего 2% от поступившего на дно РОВ [Alperin et al., 1999]. Таким образом, для качественной и количественной оценки круговорота ОВ в океане необходимо знать величину и судьбу противопотока ОВ из осадков.



Особую роль в преобразовании как автохтонного так и аллохтонного ОВ играют эстуарии и прибрежные приливно-отливные зоны. В эстуариях большое значение приобретают так называемые маргинальные фильтры, которые возникают в зонах смешения речных и морских вод. Эти области, занимающие менее 10% поверхности океана и менее 0,5% по объему, забирают в результате сорбции, коагуляции и флокуляции около 90% осадочного вещества, металлов и солей, поступающих с суши. На них приходится более 30% первичной продукции [Лисицын, 1994]. Здесь создается биогеохимический барьер, который способствует быстрому усвоению и преобразованию поступающего ОВ экосистемой эстуария. Особое значение приобретают коллоидные формы ОВ, которые в распресненных водах могут составлять более 30% РОВ и служат переходной формой между истинно растворенным и взвешенным ОВ [Dai et al., 2000; Cauwet, 2002]. В эстуариях большой вклад в первично продуцируемое ОВ вносят бентосные автотрофы. Так в лагуне Мадре в Мексиканском зал. в весенне-летний период была установлена сильная связь между первичной продукцией бентоса, которая обеспечивала значительный бентосный поток РОВ в воды лагуны, и активностью бактеропланктона в столбе воды, который усваивал более 50% продукции бентоса [Ziegler, Benner, 1999]. На примере метаболизма экосистемы зал. Сан-Франциско было показано, что здесь весной преобладают автотрофные процессы, в периоды затухания цветения – гетеротрофные процессы, а в целом система сбалансирована по продуцированию и потреблению ОВ [Caffrey et al., 1998]. Однако не во всех эстуариях экосистемы обладают сбалансированным метаболизмом. Так эстуарии, в которые поступает со стоком много биогенных элементов, являются автотрофными, т.к. в них процессы продуцирования ОВ более активны, чем процессы его полного окисления до  $\text{CO}_2$ , а эстуарии, в которые привносится много ОВ, являются гетеротрофными [Kemp et al., 1997; Smith, Hollibaugh, 1997]. В гетеротрофных эстуариях бактериальная продукция выше продукции фитопланктона за счет ОВ терригенного происхождения [Giresse, Cahet, 1997; Goosen et al., 1997; Yogo, 1997]. С этой точки зрения очень интересными являются эстуарии арктических морей, речной сток в которые ОВ и биогенных элементов может различаться на порядок [Романкевич, Ветров, 2001]. По характеру формирования биопродуктивности и особенностям круговорота углерода в них эти моря делят на две группы. К первой группе относятся моря с высокой ПП (Баренцево, Чукотское), для которых основную роль в поддержании такой продуктивности играет приток морских вод, создающих фронтальные зоны. Ко второй группе относят моря с огромным приносом с речным стоком не только биогенных элементов, но и ОВ (Карское, Лаптевых, Восточно-Сибирское), что приводит и к низкой ПП, и к низкой общей продуктивности [Виноградов и др., 2000]. По ПП могут различаться не только моря, но и эстуарии одного и того же моря. Так в Карском море воды Енисейского зал. почти в пять раз продуктивнее вод Обской губы, несмотря на высокое содержание хлорофилла в последней [Ведерников и др., 1994].

В эстуариях в передаче и трансформации ОВ большую роль играют агрегаты сестона размером более 0,5мм [Kerner, Edelkraut, 1995; Ploug et al., 1999].

Эти образования более плотно заселены микроорганизмами, чем окружающая их вода, и в основном они контролируют реминерализацию ВОВ. На этих агрегатах происходят не только аэробные процессы (с потреблением  $O_2$ ), но и анаэробные процессы разложения ОВ. В результате последних образуются глиоксалат и гликолевый альдегид, концентрации которых могут служить индикатором интенсивности анаэробных процессов разложения ОВ. Процессы трансформации ОВ на таких погружающихся частицах происходят довольно быстро за счет внутриклеточных и внеклеточных ферментов, сорбированных на взвеси.

### **Скорости преобразования органического вещества**

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. Преобразование ОВ осуществляется главным образом с помощью ферментов – белковых катализаторов, обладающих высокой каталитической активностью и специфичностью. Ферменты катализируют специфические реакции, идущие в популяциях планктона и во фракции взвеси (микропланктон и ферменты, сорбированные на детрите). Измерение активности соответствующих ферментов катаболизма во взвеси дает возможность сравнить скорости и пути преобразования ОВ, скорости регенерации биогенных элементов и их оборачиваемость в продукционно-деструкционном цикле, а также оценить полноту использования вещества и энергии в метаболизме данной морской экосистемы.

Исследуются различные классы ферментов, но особое значение имеют гидролитические ферменты, которые расщепляют разнообразные полимеры до низкомолекулярных органических же соединений, и окислительно-восстановительные ферменты, которые окисляют  $C_{орг}$ ,  $N_{орг}$  и  $P_{орг}$  до простых окислов и тем самым выводят их из круговорота.

Энзиматическое расщепление биополимеров – белков, глюкпротеидов, полисахаридов, фосфоорганических соединений и т.п., осуществляется соответствующими гидролитическими ферментами (глюкозидазами, протеазами, липазами, фосфатазами и т.д.), а окисление ОВ – соответствующими оксидазами. В морской экосистеме эти процессы наиболее активно происходят на границе раздела фаз – вода:воздух, вода:взвесь, вода:осадок. На границе раздела активности соответствующих ферментов могут различаться на порядок [Агатова, Лапина, 1994, 1995; Агатова и др., 2001б, Turley et al., 1995; Kuznetsova, Lee, 2001]. Бактерии, заселяющие разнообразные агрегаты ВОВ, в процессе их опускания из фотического слоя на дно выделяют целый ряд гидролитических ферментов, которые гидролизуют ВОВ до РОВ, часть образовавшихся низкомолекулярных ОВ (углеводов, олигопептидов, аминокислот и т.п.) диффундируют в окружающую их воду и усваиваются свободноживущими бактериями [Kerner, Edelkraut, 1995; Smith et al., 1992; Turley et al., 1995; Ploug et al., 1999; Obayashi, Suzuki, 2005; Misic et al., 2006]. Активности гидролитических ферментов (глюкозидазы, аминопептидазы),

выделяемых бактериями, заселяющими морской снег, намного выше, чем активности этих ферментов, выделяемых свободноживущими бактериями [Karner, Herndl, 1992].

Преобразование ОВ может осуществляться и свободными ферментами, сорбированными на разнообразных частицах взвеси. При этом не только значительно увеличивается активное время жизни сорбированного фермента, но и возрастает возможность в большем объеме осуществлять ту или иную реакцию разложения ОВ [Ziervogel et al., 2007]. Целый ряд гидролитических ферментов может переносить на себе фекальные пеллеты. Например, было показано, что свежие фекальные пеллеты *Calanus pacificus* обладают высокой аминопептидазной активностью за счет ферментов, которые были включены в пеллеты при их образовании в кишечнике зоопланктона [Lawrence et al., 1993]. ВОВ, достигшее дна, находится в той или иной степени преобразованности по сравнению с ВОВ фотического слоя в зависимости от времени пребывания в водной толще. Здесь оно подвергается дальнейшей трансформации уже за счет ферментов мезо- и микробентоса. Наиболее интенсивно эти процессы идут в придонном слое и на поверхности осадка [Корнеева и др., 2001; Агатова и др., 2012; Turley et al., 1995; Dell'Anno et al., 1998].

Большинство гидролитических ферментов являются индуцибельными ферментами, т.е. ферментами, которые синтезируются клеткой в зависимости от наличия того или иного субстрата. Это позволяет микроорганизмам очень быстро перестраивать свой метаболизм и усваивать практически любое ОВ, в процессе ресинтеза, обогащая его и азотом и фосфором [Deming, Baross, 1993; Moran, Hodson, 1994; Turley et al., 1995; Lamy et al., 1999].

Интересен еще один аспект роли гидролитических бактериальных эктоферментов в метаболизме планктонного сообщества. На примере мезококосма было показано, что при интенсивном цветении диатомовых бактериальные гидролазы растворяют слизи, выделяемые фитопланктоном, тем самым предотвращая слипание автотрофных клеток и способствуя более длительному их фотосинтезу [Smith et al., 1995].

Гидролитические ферменты могут влиять на интенсивность фотосинтеза в сообществе и другим путем, обеспечивая фитопланктон такими важными биогенными элементами как азот и фосфор за счет гидролитического отщепления их окислов от соответствующих органических соединений. По активности фосфатазы (фермента, катализирующего отщепление минерального фосфата от фосфоорганических соединений), например, можно оценить вклад в ПП продукции на рециклинге фосфатов. [Агатова и др., 1991; Агатова, Лапина, 1994; Ильин, 1993]. Для зон активного первичного продуцирования характерны высокие скорости регенерации фосфатов. Среднее время полной регенерации в эвфотическом слое равно приблизительно 24 ч. При низких концентрациях минерального фосфора до 80% ПП может создаваться за счет его рециклинга. Концентрация в фотическом слое неорганических фосфатов в пределах 0,2–0,3 мкМ/л в зависимости от региона является пороговой, ниже которой наблюдается обратная корреляция между активностью фосфатазы и содержанием в воде минерального

фосфора [Агатова, Лапина, 1994, 1995, 1997; Агатова и др., 2001, 2012; Cotner et al., 2000; Dyhrman, Ruttenberg, 2006].

Таким образом, активность соответствующих гидролитических ферментов регулирует не только расщепление тех или иных органических молекул, переход ВОВ в РОВ, образование агрегатов и поток ОВ, но и влияет на интенсивность и продолжительность фотосинтеза в сообществе.

За минерализацией ОВ в фотическом слое, в процессе его погружения на дно и в осадках можно проследить, измеряя активность таких окислительно-восстановительных ферментов, как ферменты цепи переноса электронов или электрон-транспортной системы (ЭТС). Ферменты ЭТС отражают дыхательную активность гетеротрофов [Агатова, Лапина, 1994; Агатова и др., 2001, 2012; Agatova, Sapozhnikov, 1998; Aristegue et al., 2002]. Зная концентрации ОВ в столбе воды и в осадке и скорости его минерализации, можно рассчитать времена оборота  $C_{\text{орг}}$  в той или иной морской экосистеме. Исследования различных морей России, проводимые во ВНИРО, показали что минимальные времена оборота (5–30 сут) характерны для эстуарий, прибрежных вод и динамически активных зон, в районе материкового склона эти времена составляют 60–100 сут, максимальные времена оборота в пелагиали, и их значения колеблются в пределах 150–500 сут [Агатова, Лапина, 1994; Агатова и др. 2001, 2012; Agatova, Sapozhnikov, 1998]. Измерение активности ЭТС в Индоокеанском секторе Антарктики позволило оценить величину экспортной продукции, которая во время весеннего цветения здесь составила 25% от общей продукции [Aristegue et al., 2002].

В плохо аэрируемых зонах и в осадках окисление ОВ происходит не только за счет кислорода, но и за счет других окислителей, таких как окислы азота, серы и металлы переменной валентности. Эти реакции катализируются уже другими ферментами, как-то нитратредуктазы, сульфатредуктазы и т.п. В результате этих реакций  $C_{\text{орг}}$  не всегда полностью минерализуется до  $\text{CO}_2$ , а образует лишь более окисленные органические же продукты. Поэтому, например, в поровых водах аэробных осадков, концентрации ОВ меньше, чем в поровых водах анаэробных [Holmer, 1999]. В осадках преимущественная роль тех или иных процессов окисления ОВ зависит не только от доступности  $\text{O}_2$ , но и от способности микрогетеротрофов использовать то или иное соединение в качестве окислителя. Так, в осадках на шельфе Гренландии за счет кислорода окисляется 38% от всего окисленного ОВ, за счет сульфатредукции – 33%, денитрификации – 25% и восстановления железа – 4% [Rysgaard et al., 1998]. А в осадках на шельфе Норвегии доминирует сульфатредукция (58–92%), затем восстановление железа (10–26%), окисление за счет  $\text{O}_2$  (5–14%) и нитратредукция (2–3%) [Kostka et al., 1999].

Существует еще один важный аспект, который нельзя не учитывать при оценке скоростей трансформации ОВ в морской экосистеме, это – роль температуры. Большинство морских исследователей считает, что в холодных водах скорости биологических процессов замедлены по сравнению с водами умеренных и теплых широт. Однако за последние 20–25 лет появляется все больше работ, которые опровергают это представление [Агатова, Лапина, 1994; 1997; 2001; Агатова и др., 2001б; Nedwell et al., 1993; Rysgaard et al.,

1998, 1999; Kostka et al., 1999; Boersheim, 2000; Pomeroy, Wiebe, 2001; Pedros-Alio et al., 2002]. Показано, что гетеротрофный планктон и микробентос арктических и антарктических морей гидролизует и окисляет ОВ со скоростями сопоставимыми со скоростями умеренных и тропических широт. Превышение температуры в 2–3 раза относительно температуры *in situ* либо не изменяет этих скоростей, либо даже ингибирует скорости исследуемых процессов. Мезо- и микрообитатели холодных вод поддерживают интенсивный обмен при низких температурах с помощью ферментов, способных резко снижать энергии активации катализируемых ими реакций. Например, энергии активации целого ряда гидролитических и окислительно-восстановительных реакций микро- и зоопланктона в водах Арктики и Антарктики находятся в пределах 3–6 ккал/моль, тогда как в умеренных широтах величина этих значений составляет не менее, чем 14 ккал/моль [Агатова, Лапина, 1994; 2001; Dittrich, 1992; Pedros-Alio et al., 2002].

Повидимому температура не является основным регулирующим фактором трансформации ОВ в морской экосистеме. Однако на примере простейших было показано, что в холодных водах изменение температуры может в разной степени влиять на изменение скорости роста в зависимости от их физиологической принадлежности. Так, понижение температуры в большей степени замедляло рост гетеротрофных простейших, чем автотрофных. При этом скорость роста простейших, выедающих фитопланктон, была значительно ниже, чем скорость роста у простейших, выедающих бактеропланктон. Такое соотношение скоростей роста в популяции планктона холодных вод дает возможность популяции долгое время сохранять значительную биомассу автотрофов, а следовательно, способность к первичному продуцированию ОВ [Rose, Caron, 2007].

Таким образом, скорости трансформации регулируются совокупностью целого ряда условий, главными из которых являются физиологическое состояние популяции планктона и бентоса и доступность того или иного ОВ в качестве субстрата.

## ГЛАВА IV ОРГАНИЧЕСКОЕ ВЕЩЕСТВО АРКТИЧЕСКИХ И СУБАРКТИЧЕСКИХ МОРЕЙ

Все арктические моря, за исключением Белого моря, относятся к морям открытого типа – между ними и СЛО существует свободный водообмен. Эти моря расположены на шельфе материка и поэтому они мелководны. Берингово и Охотское море – это полузамкнутые субарктические моря, у которых водообмен с Тихим океаном осуществляется через многочисленные проливы.

Характерной особенностью, объединяющей арктические и субарктические моря, является наличие динамичного ледяного покрова. Сезонные изменения ледяного покрова существенно влияют на формирование как биотической, так и абиотической структуры их экосистем.

### Белое море

Белое море – внутренний арктический континентальный водоем, обмен с водами СЛО у которого осуществляется через Баренцево море. Значительная протяженность Белого моря с севера на юг (более 500 км), а также большая его расчлененность, при которой каждая часть имеет свою морфометрию и неравномерность распределения речного стока, обуславливают пространственную изменчивость гидрологических, гидрохимических и гидробиологических параметров, т.е. образование своих обособленных в основном эстуарных экосистем [Pantyulin, 2003].

Белое море подвержено значительной антропогенной нагрузке в результате мощного материкового стока за счет впадения большого количества рек. Такие многоводные реки, как Кемь, Онега и Северная Двина, оказывают определяющее влияние на гидролого-биогеохимический режим Онежского и Двинского заливов, соответственно. Тогда как интенсивный водообмен с Баренцевым морем влияет на биогеохимический режим Горла, Бассейна и даже Кандалакшского зал. [Бабков, 1998; Брызгалов, Иванов, 2002; Бергер, 2007]. Количество и качество поступающего в море вещества зависит от величины водосбора и от мощности бионасосов и интенсивности биотранспорта вещества в водосборе [Лисицын, 2010]. Для зоны тундры типично скудное минеральное питание, дефицит которого при движении по водосбору с юга на север в большой степени покрывается за счет использования аэрозолей и растворенных форм элементов из атмосферы [Шевченко, 2006].

Данные по распределению валового ОВ и его основных биохимических компонентов [Макимова, Владимирский, 1984; Агатова и др., 1994; Агатова и др., 2012], как по всему Белому морю, так и в его глубоководной части, позволили предположить, что богатый биоценоз здесь приспособился к поступлению большого количества ОВ со стоком рек. В свете этого особое значение приобретают исследования пространственно-временной изменчивости РОВ и ВОВ и его биохимических компонентов в экосистемах Белого моря.

Целесообразно каждый из четырех больших заливов моря, а также Бассейн, рассматривать отдельно, исходя из того, что они сильно различаются по мощности материкового стока и интенсивности водообмена с Баренцевым морем, что в основном и определяет гидрологические и биогидрохимические особенности их экосистем.

### Пространственно-временное распределение органического вещества

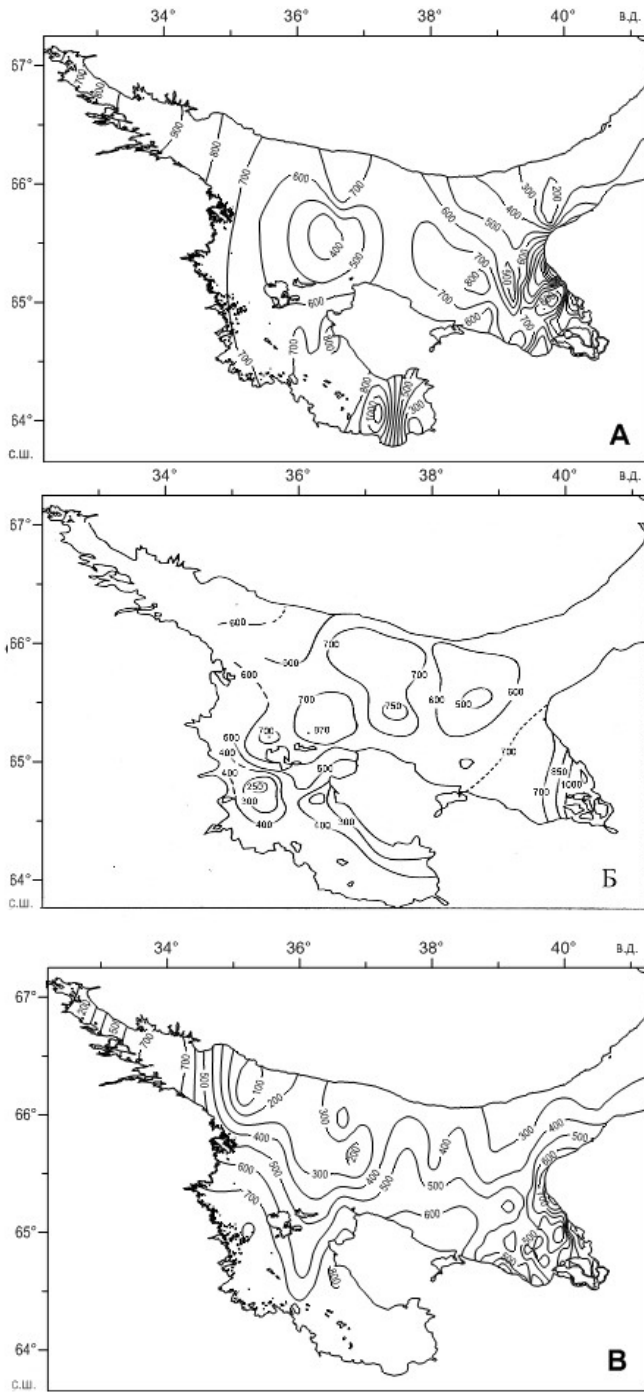
В Белом море при среднем валовом содержании ОВ  $3,2 \times 10^7$  т [Бергер, 2007] доля ВОВ в ОВ ниже, чем в среднем по Мировому океану – отношения растворенного  $C_{\text{орг}}$  к взвешенному изменяются от 30 до 100 в зависимости от времени и места наблюдения.

В 50-х гг. прошлого столетия началось довольно активное исследование ОВ Белого моря, которое продолжалось вплоть до 60-х гг. [Максимова, 1959]. Затем такого рода исследования возобновились только в 80-х гг. Полученные результаты показали, что за 20 с лишним лет концентрация РОВ в море увеличилась более чем на 50% за счет антропогенного воздействия [Filatov et al., 2005].

Подробная съемка распределения концентраций ОВ по всему морю была сделана ВНИРО летом 1984, 1991 и 1997 гг. Общий характер распределения растворенного и взвешенного  $C_{\text{орг}}$  в поверхностных и придонных слоях Белого моря в это время в целом отражает общую схему летней циркуляции водных масс и качественно совпадает во все года (рис. 2 А, Б, В). Однако, полученные в 90-х гг. абсолютные концентрации  $C_{\text{орг}}$ , как правило, выше в 1,5–2 раза полученных летом 1984 г. Максимовой и Владимирским [1988]. С одной стороны, это может быть связано с различием в методах отбора проб и определения в них концентраций РОУ, а с другой – с высокой межгодовой и межсезонной изменчивостью распределения РОВ в водах Белого моря [Агатова, Кирпичев, 2000; Agatova et al., 2003]. Второе предположение более вероятно, т.к. и метод мокрого сжигания ОВ под действием персульфата натрия и УФ (данные 1991 г.), и метод высокотемпературного каталитического сжигания ОВ (данные 1997 г.) дают примерно одинаковое увеличение концентраций растворенного  $C_{\text{орг}}$  по сравнению с данными 1984 г., полученными также методом окисления ОВ под воздействием персульфата и УФ.

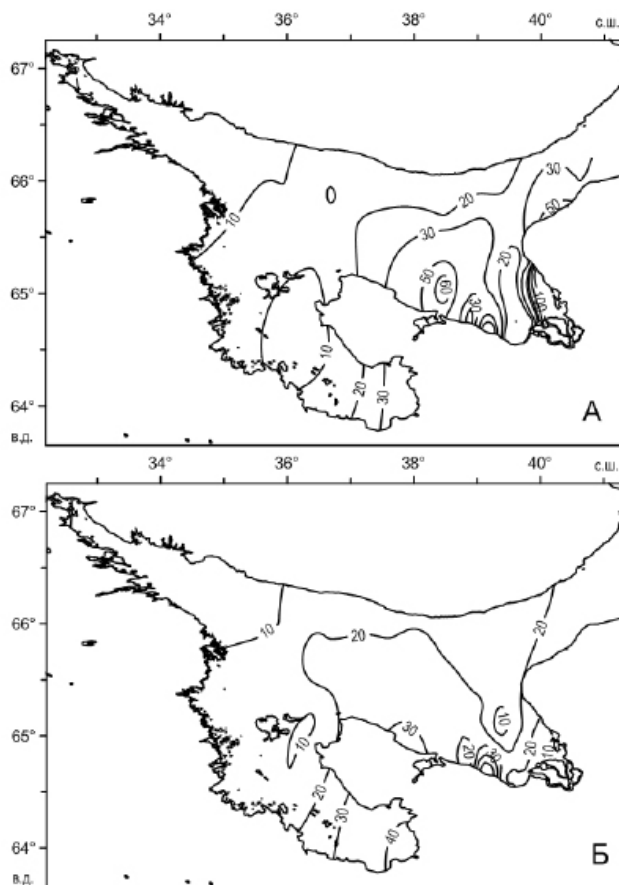
Сотрудниками ВНИРО в апреле 2003 г. в совместном рейсе с ИО РАН и МГУ были впервые получены данные по распределению концентраций растворенного  $C_{\text{орг}}$  в глубоководной части Белого моря в зимний период, а также содержание его во льду и в снеге. Концентрации  $C_{\text{орг}}$  в воде зимой, особенно в фотическом слое, в 1,5–3 раза ниже весенних и летних концентраций. Однако, закономерность общего распределения  $C_{\text{орг}}$  по исследованной акватории не изменяется.

Определения концентраций  $C_{\text{орг}}$  во взвеси Белого моря были начаты в 1984–1985 гг. Е.А. Романкевичем и В.Е. Артемьевым во время исследования сезонной изменчивости потоков взвешенного вещества на профиле река – море на примере р. Северная Двина и Двинский зал. [Романкевич, Ветров, 2001].



**Рис. 2.** Распределение растворенного  $C_{org}$  ( $\mu\text{M/l}$ ) в Белом море: *A* – поверхностный слой, июнь 1991 г.; *B* – поверхностный слой, июнь 1997 г.; *B* – придонный слой, июнь 1991 г.





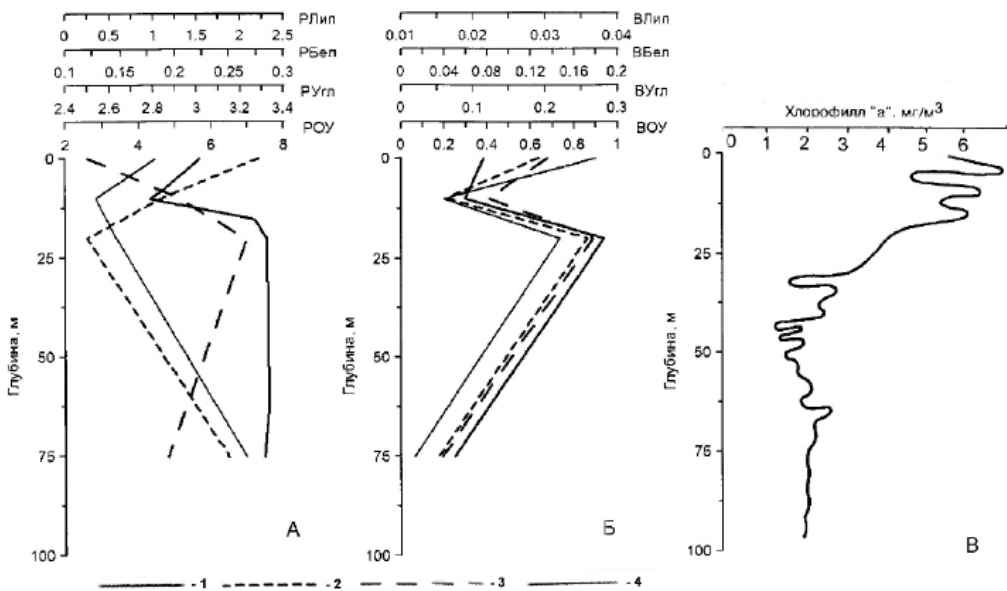
**Рис. 3.** Распределение взвешенного  $C_{\text{орг}}$  (мкМ/л) в Белом море:  
*А* – поверхностный слой, июнь 1991 г.; *Б* – придонный слой, июнь 1991 г.

Впервые картина распределения взвешенного  $C_{\text{орг}}$  по всему морю (рис. 3, *А, Б*) была получена во время комплексных исследований экосистемы Белого моря в летний период в 1991 г. на НИС «Иван Петров» [Агатова и др., 1994].

**Двинский залив.** В экосистеме Двинского зал. самый большой предел колебаний значений концентраций РОУ (табл. 1). Максимальные концентрации РОУ характерны для стокового течения, образующегося вдоль Зимнего берега под воздействием вод р. Северная Двина. В 1991 г. во всем стоковом течении концентрации  $C_{\text{орг}}$  были выше 1667 мкМ/л, тогда как летом 1997 г. они не превышали 1166 мкМ/л, а в 2013 г. – 1158 мкМ/л. Такое значительное уменьшение содержания РОУ по ходу распространения речных вод указывает на количественную и качественную межгодовую изменчивость стока Северной Двины. Действительно, как было показано в работе [Брызгалов, Иванов, 2002] из 12 обследованных рек, впадающих в Белое море, самые высокие пределы колебаний среднегодовых объемов стока различных химических веществ характерны для р. Северная Двина.

**Таблица 1.** Максимальные и минимальные концентрации растворенного  $C_{\text{орг}}$  и биохимических компонентов РОВ (мг/л) в водах Белого моря в летний период 1991–2013 гг.

Регион	Слой	$C_{\text{орг}}$		Углеводы		Белок		Липиды	
		max	min	max	min	max	min	max	min
Двинский залив	фотический слой	22,7	2,9	4,6	2,3	0,31	0,05	2,14	0,19
	ниже фотического слоя до дна	11,2	2,4	3,8	3,1	0,22	0,07	2,07	0,23
Онежский залив	фотический слой	9,2	3,2	5,1	3,2	0,20	0,04	1,01	0,08
	ниже фотического слоя до дна	8,0	3,4	5,3	3,4	0,09	0,04	1,14	0,13
Мезенский залив и Горло	фотический слой	4,7	2,5	6,4	3,8	0,06	0,03	0,77	0,23
	ниже фотического слоя до дна	2,7	6,6	5,8	5,4	0,05	0,04	0,40	0,27
Кандалакшский залив	фотический слой	10,3	6,0	8,2	3,0	0,35	0,02	0,50	0,19
	ниже фотического слоя до дна	9,0	4,4	5,7	4,4	0,19	0,08	0,65	0,24
Бассейн	фотический слой	13,1	2,9	5,4	2,8	0,25	0,04	1,71	0,05
	ниже фотического слоя до дна	8,0	2,3	6,5	3,4	0,23	0,05	2,00	0,15



**Рис. 4.** Вертикальное распределение: (А) – растворенного  $C_{\text{орг}}$  и биохимических компонентов РОВ (мг/л); (Б) – взвешенного  $C_{\text{орг}}$  и биохимических компонентов ВОВ (мг/л); (В) – хлорофилла «а» (мг/м<sup>3</sup>) в Двинском заливе. 1 – РОУ, ВОУ; 2 – белок; 3 – углеводы; 4 – липиды

В то же время распределение концентраций  $C_{\text{орг}}$  вдоль Летнего берега изменилось мало, оставаясь в пределах 500–917 мкМ/л в 1991 г. и 667–1000 мкМ/л в 1997 г. У Летнего берега мало меняются концентрации  $C_{\text{орг}}$  и по вертикали, значения которых в придонном слое практически такие как и в поверхностных водах, тогда как у Зимнего берега с глубиной они уменьшаются в 2 раза. В центральной части залива выделяется зона пониженных концентраций (292–583 мкМ/л в 1991 г. и 240–300 мкМ/л в 2013 г.), которая приурочена к соленостному фронту и в которой распределение РОУв верхнем 20-метровом слое очень неоднородно (рис. 4 А). Однако в 1997 г. эта зона была не так ярко выражена, и концентрации  $C_{\text{орг}}$  в ней составляли 583–667 мкМ/л [Agatova et al., 2003].

Концентрации  $C_{\text{орг}}$  в воде зимой, особенно в фотическом слое, в 1,5–3 раза ниже весенних и летних концентраций. Здесь зимние концентрации РОУ не превышают 500–583 мкМ/л. При этом снежный покров содержит от 42 до 108 мкМ/л  $C_{\text{орг}}$ , концентрация которого увеличивается во льду в 3–5 раз в зависимости от происхождения льда. Максимальные концентрации характерны для льда речного происхождения. Следует отметить, что в этот период наблюдалась зимняя межень стока р. Северная Двина, о чем свидетельствовала малая удаленность опресненных вод от устья и высокая прозрачность воды в Двинском зал. [Кособокова и др., 2004].

В экосистеме Двинского зал. самый большой предел колебания значений концентраций не только РОУ, но и ВОУ (табл. 2, рис. 3).

**Таблица 2.** Максимальные и минимальные концентрации взвешенного  $C_{\text{орг}}$  и биохимических компонентов ВОВ (мг/л) в водах Белого моря

Регион	Слой	$C_{\text{орг}}$		Углеводы		Белок		Липиды	
		max	min	max	min	max	min	max	min
Двинский залив	фотический слой	1,726	0,031	0,718	0,055	1,211	0,032	0,216	0,010
	ниже фотического слоя до дна	0,318	0,016	0,095	0,038	0,089	0,007	0,021	0,012
Онежский залив	фотический слой	0,517	0,062	0,228	0,036	0,328	0,040	0,028	0,009
	ниже фотического слоя до дна	0,388	0,080	0,049	0,031	0,065	0,037	0,037	0,008
Мезенский залив и Горло	фотический слой	0,340	0,163	0,098	0,048	0,133	0,050	0,027	0,011
	ниже фотического слоя до дна	0,293	0,186	0,048	0,035	0,069	0,049	0,034	0,016
Кандалакшский залив	фотический слой	0,172	0,012	0,099	0,032	0,154	0,028	0,038	0,012
	ниже фотического слоя до дна	0,286	0,017	0,067	0,029	0,098	0,037	0,038	0,014
Бассейн	фотический слой	0,465	0,116	0,125	0,016	0,136	0,024	0,046	0,009
	ниже фотического слоя до дна	0,336	0,098	0,058	0,018	0,066	0,022	0,016	0,008

Однако в отличие от растворенного по всему заливу с глубиной концентрации взвешенного  $C_{\text{орг}}$  уменьшаются в 2–5 раз (рис. 4). Максимальные концентрации для залива и для всего моря характерны для стокового течения вод р. Северная Двина вдоль Зимнего берега. У Летнего берега выделяется пятно повышенных концентраций ВОВ, которое образуется во фронтальной зоне в результате смешения речных и морских вод. Вообще, по мере продвижения от устья к заливу вначале происходит резкое снижение концентраций  $C_{\text{орг}}$  при переходе от пресных вод к слабосоленым, а затем более плавное уменьшение концентраций ВОВ по мере распространения речных вод по заливу и увеличения солености в пределах 5–24,7‰. Это характерно для всех зон смешения речных и морских вод, и вызывается увеличением ионной силы раствора, что приводит к флокуляции, укрупнению и осаждению частиц [Лисицын, 1994]. Такое изменение концентраций ВОВ здесь сильнее всего проявляется весной и летом, когда содержание ОВ во взвеси от устья к заливу падает более чем в 4–10 раз, осенью и зимой эти изменения незначительны [Романкевич, Ветров, 2001]. Несмотря на мощный материковый сток для залива характерно низкое процентное отношение ВОВ к РОВ (2–7%), т.е. пройдя через барьерную зону, стоковое течение приносит в Двинский зал. в основном растворенные формы ОВ.

На концентрации ВОУ и их распределение по заливу в весенне-летний сезон также большое влияние оказывает содержание фитопланктона в фотическом слое. На рис. 4 Б представлено вертикальное распределение  $C_{\text{орг}}$  во фронтальной зоне на границе Двинского зал. и Бассейна в июне 1991 г. Здесь наряду с повышенными концентрациями  $C_{\text{орг}}$  на поверхности происходит резкое их увеличение (в 2–5 раз) в слое 10–20 м. В этом слое наблюдался подповерхностный максимум фитопланктона, биомасса которого и определила такие высокие значения концентраций ВОУ [Мордасова, Вентцель, 1994].

Распределение концентраций  $N_{\text{орг}}$  и в поверхностных, и в придонных водах залива подобно распределению  $C_{\text{орг}}$ . Максимальные концентрации  $N_{\text{орг}}$  (26–58 мкМ/л) также характерны для стокового течения, которые в придонном слое уменьшаются более чем в 2 раза (15–20 мкМ/л). Вдоль Летнего берега концентрации  $N_{\text{орг}}$  меняются в пределах 12–20 мкМ/л, незначительно уменьшаясь в придонном слое [Сапожников и др., 2012].

Распределение же  $P_{\text{орг}}$  отличается максимальными концентрациями в приустьевой зоне, которые равномерно уменьшаются по мере увеличения мористости как вдоль Зимнего, так и вдоль Летнего берега. Пределы колебаний этих значений составляют 0,2–1,0 мкМ/л и в поверхностных, и в придонных водах. Закономерности пространственного распределения  $P_{\text{орг}}$  в придонном слое также сходны с закономерностями распределения в поверхностных водах [Сапожников и др., 2012].

По всему заливу величина молярного отношения C/N колеблется в пределах 13–16, в 2–2,5 раза превышая величину классического отношения Редфильда [Redfield et al., 1963]. Тогда как соотношение C/P превышает эту величину по Редфильду в 7–30 раз. Максимальные отклонения от классических величин C/N и C/P характерны для стокового течения, т.е. речные воды приносят ОВ, обедненное и азотом и фосфором, причем, фосфором это вещество обеднено в гораздо большей степени, чем азотом.

По р. Северная Двина долгие годы осуществлялся промышленный сплав древесины, поэтому можно было предположить, что ее воды богаты продуктами расщепления древесной клетчатки и лигнинов, а именно – углеводами и фенолами, соответственно. Действительно, как показали наши исследования, с речными выносами в экосистему залива поступают воды с высоким содержанием и растворенных и взвешенных углеводов (5,2–5,4 мг/л и 0,15–0,60 мг/л, соответственно). На выходе из залива концентрации растворенных углеводов уменьшаются до 3 мг/л, а взвешенных до 0,10 мг/л. В придонных слоях распределение концентраций растворенных углеводов практически повторяет их распределение на поверхности, и только в районе устья с глубиной содержание углеводов увеличивается до 6,2 мг/л (рис. 5, 6). Работами В.И. Пересыпкина [Пересыпкин и др., 2005] было показано, что для осадков эстуарии р. Северная Двина характерно повышенное содержание фенолов лигнина, среди которых преобладают соединения ванилинового ряда – продуктов деструкции хвойной древесины.

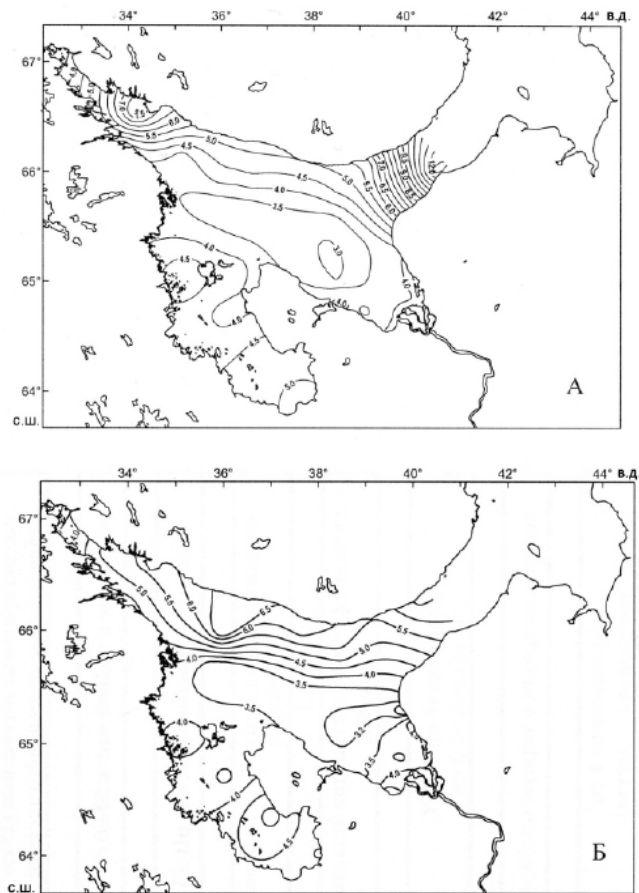
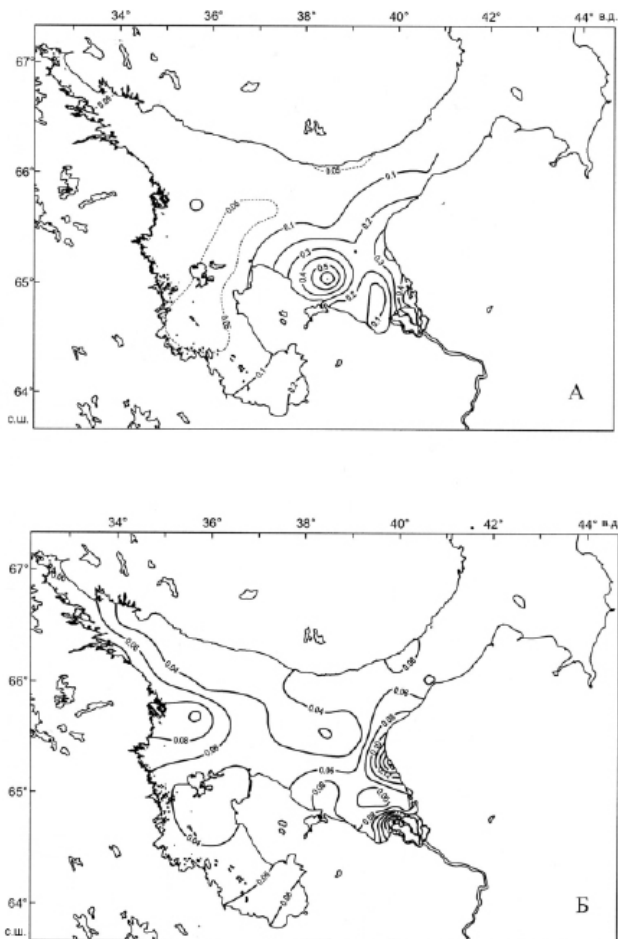


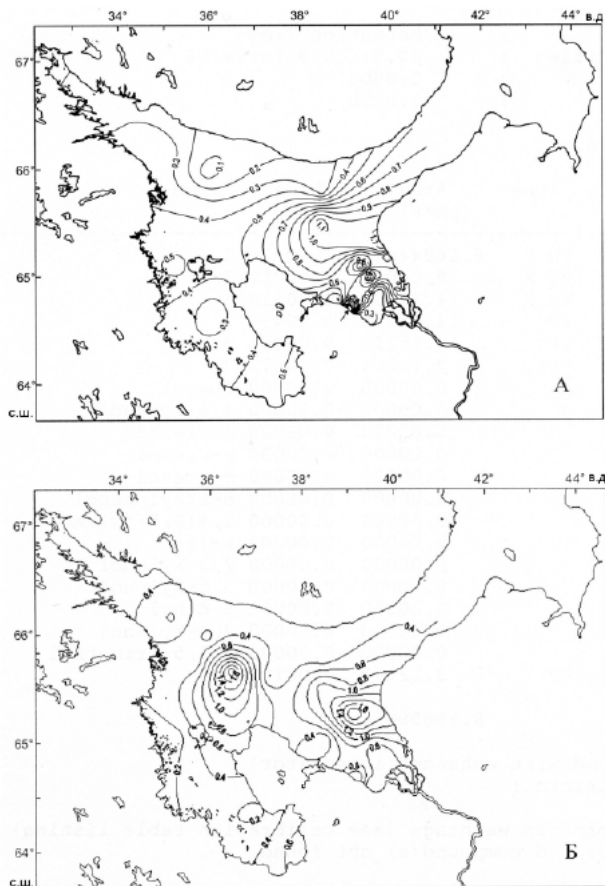
Рис. 5. Распределение растворенных углеводов (мг/л) в Белом море: А – на поверхности; Б – в придонном слое



**Рис. 6.** Распределение взвешенных углеводов (мг/л) в Белом море:  
 А – на поверхности; Б – в придонном слое

Большая антропогенная нагрузка на залив приводит и к большим концентрациям липидов в его водах, предельная величина которых превышает 2 мг/л (рис. 7, 8). Интересно, что максимальные величины растворенных липидов здесь зарегистрированы не в стоковом течении, а у Летнего берега. Вероятно, такие высокие концентрации липидов являются следствием загрязнения этих вод топливными и промышленными маслами.

Стоковое течение содержит максимальные концентрации и растворенного и взвешенного белка (0,35 мг/л и более 1 мг/л, соответственно). Причем, концентрации растворенного белка практически не меняются по всему столбу воды, тогда как взвешенного в придонном слое уменьшаются втрое. Такие высокие концентрации белка обусловлены, вероятно, скоплением здесь бактеропланктона, субстратом для которого служит ОВ, поступающее с водами р. Северная Двина. В зоне соленостного фронта зафиксированы ми-

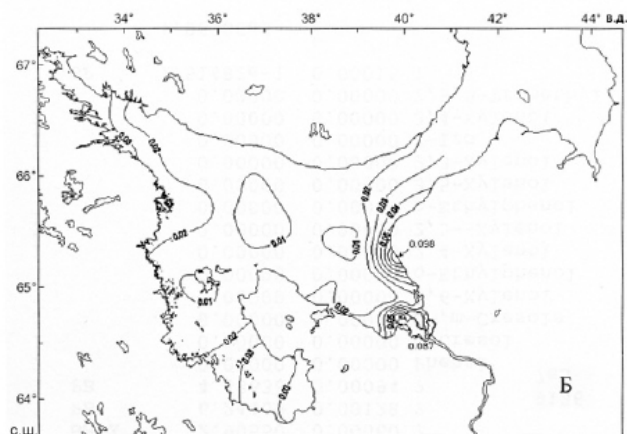
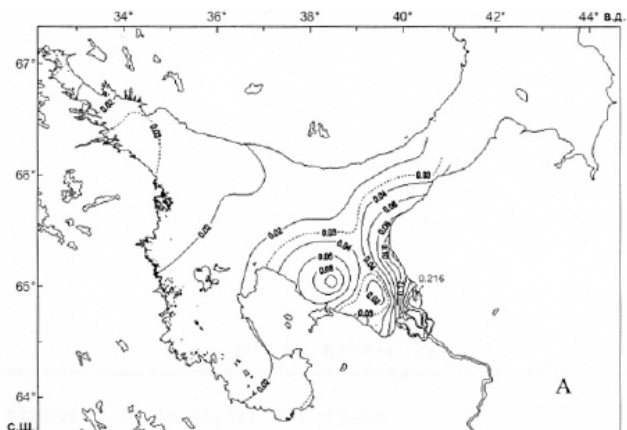


**Рис. 7.** Распределение растворенных липидов (мг/л) в Белом море: А – на поверхности; Б – в придонном слое

нимальные концентрации растворенного белка (0,07 мг/л), которые ко дну увеличиваются более, чем в 2 раза (рис. 9 А, Б). В этой зоне значения концентраций взвешенного белка также малы, но ко дну они еще уменьшаются (0,1 мг/л и 0,04 мг/л, соответственно) (рис. 10 А, Б). Повышенные концентрации растворенного белка относительно взвешенного, вероятно, связаны с увеличением пикоформ в биомассе микропланктона (табл. 1, 2).

Необходимо отметить, что в заливе сумма определяемых нами биохимических компонентов не превышает 30% от РОВ, а в стоковом течении уменьшается до 10%. Это указывает на большой вклад в концентрацию РОВ веществ терригенного происхождения.

Основным биохимическим компонентом РОВ являются углеводы, а ВОВ – белок. В местах повышенного загрязнения и растворенное и взвешенное ОВ обогащается липидами.

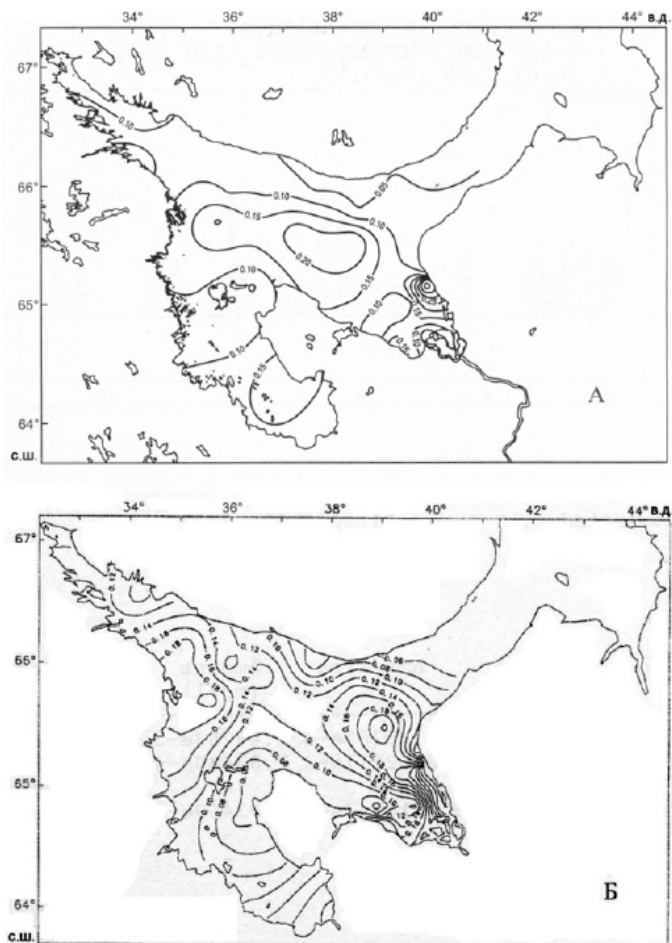


**Рис. 8.** Распределение взвешенных липидов (мг/л) в Белом море:  
 А – на поверхности; Б – в придонном слое

Таким образом, в экосистеме Двинского залива концентрации РОВ и их распределение в основном определяются мощным материковым стоком р. Северная Двина, тогда как значения концентраций ВОВ и их распределение в весенне-летний период зависят и от интенсивности роста и развития фитопланктона.

**Онежский залив.** Так же как экосистема Двинского залива экосистема Онежского залива подвержена сильному влиянию материкового стока. Однако реки Онега и Кемь, впадающие в залив, приносят в 3–5 раз меньше ОВ, чем р. Северная Двина. Здесь можно хорошо проследить образование двух биогидрохимических барьеров. Первый барьер образуется в кустовой мелководной части в области непосредственного влияния стока р. Онега. Второй барьер образуется на границе залива и Бассейна в области влияния стока р. Кемь (рис. 2).

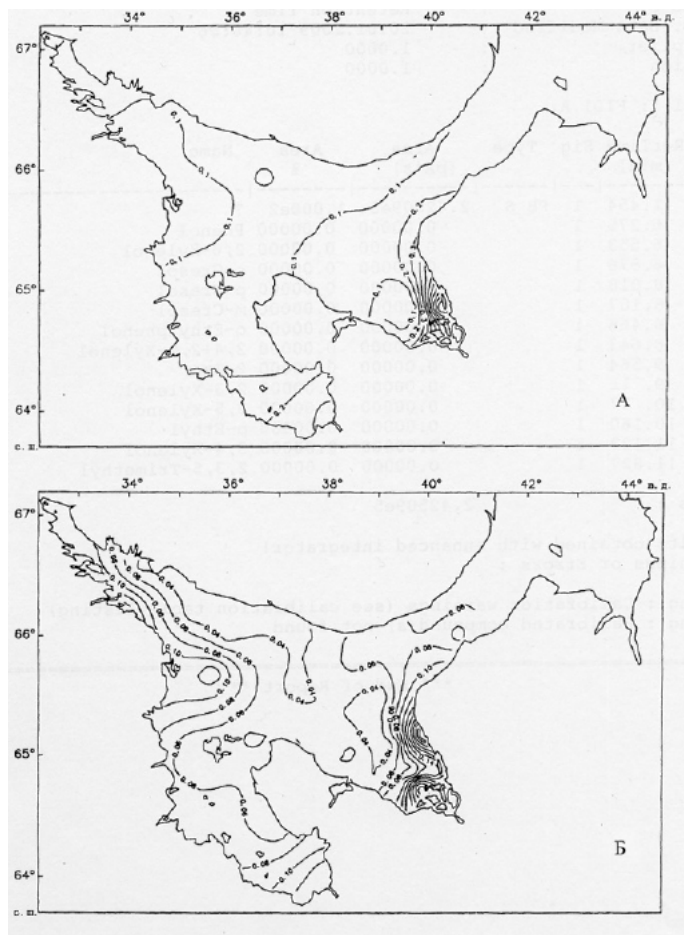




**Рис. 9.** Распределение растворенных белков (мг/л) в Белом море:  
 А – на поверхности; Б – в придонном слое

В приустьевой части р. Онега обнаружены максимальные для залива концентрации растворенного  $C_{\text{орг}}$  (1233 мкМ/л), значения которых по мере распространения речных вод уменьшаются, достигая в районе барьера предельных величин (333–500 мкМ/л). Воды залива довольно хорошо перемешаны, поэтому концентрации  $C_{\text{орг}}$  в поверхностных и придонных слоях практически одинаковы (табл. 1).

В районе второго барьера концентрации растворенного  $C_{\text{орг}}$  также находятся в пределах 333–500 мкМ/л, хотя в приустьевой части р. Кемь эти концентрации ниже (583–750 мкМ/л), чем в приустьевой части р. Онега. Интересно, что в стоковых течениях этих рек не выявлена межгодовая изменчивость концентраций ОВ (1991, 1997 и 2001 г.), тогда как в целом по заливу средние концентрации РОУ были в 1991 г. выше, чем в 1997 г. [Agatova et al., 2003].



**Рис. 10.** Распределение взвешенных белков (мг/л) в Белом море:  
*А* – на поверхности; *Б* – в придонном слое

Распределение концентраций  $N_{\text{орг}}$  в поверхностных и в придонных водах залива подобно распределению  $C_{\text{орг}}$ . Максимальные концентрации  $N_{\text{орг}}$  (21 мкМ/л) также характерны для стокового течения, которые по мере распространения речных вод уменьшаются до 15 мкМ/л.

Концентрации же  $P_{\text{орг}}$  в поверхностных слоях одинаковы по всему заливу (0,8 мкМ/л), уменьшаясь с глубиной до 0,6–0,7 мкМ/л [Сапожников и др., 2012].

По всему заливу величина молярного отношения  $C/N$  колеблется в пределах 35–83, в 5–10 раз превышая величину классического отношения Редфильда. Соотношение  $C/P$  превышает эту величину по Редфильду также в 5–10 раз. Максимальные отклонения от классических величин  $C/N$  и  $C/P$  характерны для стокового течения, т.е. речные воды приносят ОВ, обедненное азотом и фосфором, причем фосфором это вещество обеднено в гораздо меньшей степени, чем ОВ стокового течения Двинского зал.

С речными выносами в экосистему залива поступают воды с высоким содержанием и растворенных и взвешенных углеводов (5,2 и 0,20 мг/л, соответственно). В районе биогидрохимического барьера концентрации растворенных углеводов уменьшаются до 3,8 мг/л, а взвешенных до 0,05 мг/л. В придонных слоях содержание углеводов уменьшается, распределение концентраций растворенных углеводов (4,5 мг/л) практически равномерно по всему заливу, тогда как концентрации взвешенных уменьшаются от кутовой части к морской от 0,06 до 0,04 мг/л (рис. 5, 6).

В отличие от Двинского зал. большая антропогенная нагрузка здесь не приводит к большим концентрациям липидов в его водах, предельная величина которых не превышает 0,7 мг/л. Концентрации растворенных и взвешенных липидов незначительно выше в придонных водах, чем в поверхностных, и распределение их по заливу одинаково – концентрации равномерно уменьшаются от кутовой части к морской, от 0,7 до 0,2 мг/л в растворе и от 0,04 до 0,01 мг/л во взвеси (рис. 7, 8).

Концентрации и растворенного и взвешенного белка также равномерно уменьшаются от кутовой части к морской, от 0,25 до 0,08 и от 0,4 до 0,1 мг/л, соответственно (рис. 9, 10). Причем, концентрации растворенного и взвешенного белка резко уменьшаются (в 2–3 раза) в слое скачка температуры и далее почти не меняются до дна (рис. 11).

Здесь сумма определяемых биохимических компонентов не превышает 20% от РОВ в кутовой части, а в районе биогидрохимического барьера вклад в РОВ этих компонентов увеличивается до 35%.

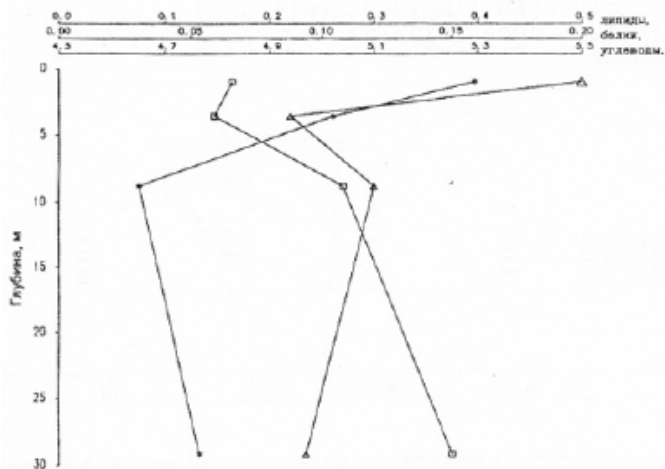
Основным биохимическим компонентом РОВ также являются углеводы, а ВОВ – белок.

Таким образом, и в экосистеме Онежского зал. концентрации РОВ и ВОВ и их биохимический состав в основном определяются стоком рек Онега и Кемь, воды которых несут ОВ по биохимическому составу отличное от вод р. Северная Двина.

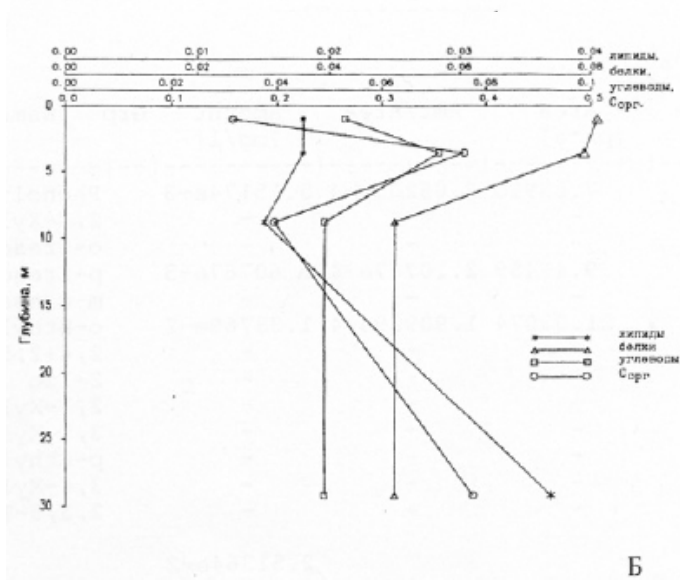
**Мезенский залив и Горло.** На биогидрохимический режим северной части Белого моря (Воронка, Мезенский зал., Горло) определяющее влияние оказывает интенсивный водообмен с Баренцевым морем. С водами Баренцева моря за год сюда приносится около  $4 \times 10^6$  т ОВ [Бергер, 2007]. В водах Воронки концентрации близки к концентрациям, содержащимся в поступающих баренцевоморских водах, а именно: 110–218 мкМ  $C_{орг}$ /л [Агатова и др., 2007].

В Мезенском зал., который является продолжением ложа р. Мезень, несущей не менее 583 мкМ/л  $C_{орг}$ , несмотря на мелководность и хорошую перемешиваемость, концентраций РОУ не превышают 250 мкМ/л  $C_{орг}$  и довольно равномерно распределены по всему заливу. Вероятно, это можно объяснить слабым стоком речных вод и очень интенсивным обменом с поступающими баренцевоморскими водами [Pantulin, 2003], содержащими гораздо меньшие концентрации ОВ.

Концентрации ВОУ летом довольно равномерно распределены по всему заливу с небольшим увеличением в придонном слое (табл. 2). Значения этих концентраций изменяются в пределах 13,6–15,5 мкМ/л  $C_{орг}$ , тогда



А



Б

**Рис. 11.** Вертикальное распределение: (А) – биохимических компонентов РОВ (мг/л); (Б) – взвешенного  $C_{орг}$  и биохимических компонентов БОВ (мг/л) в Онежском зал.

как в речных водах эти концентрации на порядок выше (150 мкМ/л  $C_{орг}$ ). Исследованиями, проведенными в 1999 г., было показано, что в эстуарии р. Мезень, также как и в эстуарии р. Северная Двина, происходит резкое уменьшение БОВ по мере увеличения солености. Максимальные градиенты снижения содержания БОУ от 26,7 до 7,2 мкМ/л  $C_{орг}$  на поверхности и от 40,1 до 6,3 мкМ/л  $C_{орг}$  в придонном слое наблюдали в интервале солености 20–23 ‰ [Романкевич, Ветров, 2001].

Горло обеспечивает основной водообмен между Белым и Баренцевым морями. В результате сильного приливного перемешивания, которое захватывает всю толщу вод, летние концентрации  $C_{орг}$  здесь колеблются довольно в узких пределах от 250 до 335 мкМ  $C_{орг}$ /л. Максимальные концентрации характерны не только для фотического слоя, но встречаются и в придонных слоях. Зимой концентрации РОУ в фотическом слое уменьшаются в 1,5–2 раза (рис. 12, см. приложение).

По сравнению с Мезенским зал. в Горле в 1,5–2 раза выше и летние концентрации ВОУ. Причем из Баренцева моря сюда могут поступить воды, содержащие не более 13,8 мкМ  $C_{орг}$ /л [Агатова и др., 2007]. Такое увеличение концентраций либо связано со смешением баренцевоморских вод и вод стокового течения, которое распространяется вдоль Зимнего берега и несет высокие концентрации как растворенного (750–1000 мкМ  $C_{орг}$ /л), так и взвешенного (16,7–33,3 мкМ/л  $C_{орг}$ ) ОБ, либо с интенсивными процессами первичного продуцирования, на что указывают высокие концентрации и растворенных, и взвешенных углеводов здесь (табл. 1, 2).

Таким образом, в северной части Белого моря на концентрации и распределение РОВ определяющее влияние оказывает интенсивность водообмена с Баренцевым морем и до некоторой степени интенсивность первичного продуцирования ОБ.

**Кандалакшский залив.** Из всех районов Белого моря наиболее подробно исследована количественная и качественная изменчивость ОБ в этом районе. Здесь удалось подробно проследить не только межгодовую, но и межсезонную изменчивость концентраций РОВ [Agatova et al., 2003].

Максимальные концентрации РОВ приурочены к зонам повышенной первичной продуктивности, которые формируются во фронтальных разделах, а также в динамических образованиях циклонического типа в центре залива (рис. 2).

В глубоководной части залива концентрации РОУ могут меняться в 1,5–2 раза в зависимости от сезона (табл. 3, 4).

**Таблица 3.** Изменения содержания  $C_{орг}$ ,  $N_{орг}$  и  $P_{орг}$  и их соотношений в фотическом слое глубоководной части Белого моря в разные сезоны

Показатель	Весна	Лето	Осень
РОУ мкМ/л	<u>342-725</u> 433	<u>192-575</u> 350	<u>267-467</u> 275
$N_{орг}$ мкМ/л	<u>21,1-70,5</u> 49,4	<u>9,6-25,6</u> 16,0	<u>19,6-31,2</u> 24,1
$P_{орг}$ мкМ/л	<u>0,46-1,19</u> 0,78	<u>0,33-2,87</u> 0,89	<u>0,66-1,28</u> 0,84
C/N	<u>6-12</u> 9	<u>20-24</u> 22	<u>10-19</u> 14
C/P	<u>375-1152</u> 804	<u>296-445</u> 376	<u>268-635</u> 484

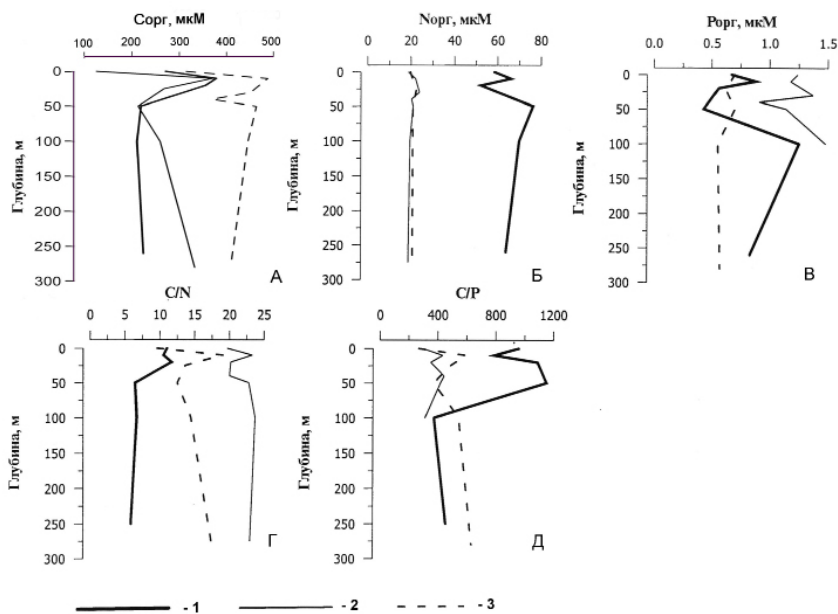
**Примечания:** над чертой – пределы значений; под чертой – средние значения.

Так весной значения концентраций колебались в пределах 335–740 мкМ/л  $C_{орг}$ , летом в пределах 192–575 мкМ/л  $C_{орг}$  и осенью в пределах 267–467 мкМ/л  $C_{орг}$ . Наиболее ярко сезонные изменения в содержании РОУ выражены в фотическом слое. Здесь происходит последовательное уменьшение концентраций  $C_{орг}$  от весны к осени, при этом, после скачка плотности, значения концентраций постепенно выравниваются (табл. 4).

**Таблица 4.** Концентрации растворенного  $C_{орг}$  и основных биохимических компонентов РОВ в Кандалакшском заливе в различные сезоны

Сезон	Горизонт, м	РОУ	Белки		Углеводы		Липиды		Нуклеиновые кислоты	
		мг/л	мг/л	% от РОВ	мг/л	% от РОВ	мг/л	% от РОВ	мг/л	% от РОВ
Весна	0	7,00	0,114	0,8	2,34	17	1,26	9	3,68	25
	10	7,27	0,081	0,6	3,48	24	1,23	9	3,28	22
	20	7,30	0,096	0,7	2,95	20	1,51	10	2,68	18
	50	6,03	0,091	0,8	2,59	21	0,51	4	2,68	22
	100	6,75	0,093	0,7	2,49	18	0,53	4	2,38	18
	250	5,79	0,075	0,6	2,63	23	0,54	5	1,19	10
Лето	0	5,02	0,143	1,4	2,48	25	1,53	15	-	-
	10	6,27	0,046	0,4	3,92	31	1,91	15	-	-
	20	5,61	0,049	0,4	3,52	31	1,95	17	-	-
	40	5,25	0,033	0,3	2,88	27	1,79	17	-	-
	50	5,27	0,053	0,5	3,52	33	2,07	20	-	-
	100	5,68	0,080	0,7	3,36	30	2,02	18	-	-
	275	5,11	0,144	1,4	2,80	27	2,17	21	-	-
Осень	0	4,48	0,131	1,5	1,35	15	0,68	8	-	-
	10	4,64	0,083	0,9	3,52	38	1,03	11	-	-
	25	5,64	0,074	0,7	2,85	25	0,68	6	-	-
	50	4,44	0,074	0,8	2,06	23	0,95	11	-	-
	100	5,36	0,106	1,0	2,70	25	0,73	7	-	-
	280	5,00	0,121	1,2	3,22	32	0,89	9	-	-

Как правило, во все сезоны наблюдается подповерхностный максимум  $C_{орг}$ , глубина залегания которого (10–20 м) зависит от глубины залегания основной массы фитопланктона, а величина – от интенсивности его продуцирования (рис. 13). Во время летнего цветения фитопланктона в некоторых районах залива можно было наблюдать образование второго максимума РОВ в области скачка плотности (40–50 м), который по величине мог даже превосходить первый максимум. Это могло быть связано с образованием второго максимума фитопланктона, который способен к фотосинтезу в условиях малой освещенности [Rey, Loeng, 1985]. Однако нельзя исключить и концентрирование здесь



**Рис. 13.** Вертикальное распределение: (А) –  $C_{\text{орг}}$  (мкМ/л); (Б) –  $N_{\text{орг}}$  (мкМ/л); (В) –  $P_{\text{орг}}$  (мкМ/л); (Г) – C/N; (Д) – C/P в Кандалакшском заливе. 1 – весна; 2 – лето; 3 – осень

метаболизм фитопланктона, и скопление бактериопланктона, мельчайшие клетки которого в значительном количестве могут проходить через фильтры GF/F [Koike et al., 1990]. Сравнивая межсезонные изменения содержания  $C_{\text{орг}}$ , можно видеть, что и под скачком плотности происходят довольно значительные уменьшения концентраций  $C_{\text{орг}}$  от лета к осени, в то время как межгодовая изменчивость его концентраций здесь незначительна. В фотическом же слое межгодовая изменчивость соизмерима с межсезонной [Агатова и др., 2002]. Если изменения концентраций в фотическом слое в основном зависят от интенсивности первичного продуцирования, то в глубинных слоях изменение концентраций должно определяться гетеротрофной активностью.

Концентрации же ВОУ могут меняться в 2–10 раз: в пределах 3,3–33,5 мкМ/л  $C_{\text{орг}}$  весной, 3,3–29,2 мкМ/л  $C_{\text{орг}}$  летом и 4,2–10,8 мкМ/л  $C_{\text{орг}}$  осенью. Наиболее ярко сезонные изменения в содержании ВОВ также выражены в фотическом слое (табл. 5). Здесь происходит последовательное уменьшение в 2–5 раз концентраций  $C_{\text{орг}}$  от весны к осени, при этом в отличие от РОВ, после скачка плотности, весенние и летние концентрации ВОВ становятся значительно меньше, чем в фотическом слое, а осенние концентрации в глубинных слоях возрастают в 1,5–2 раза. Это указывает на то, что концентрации ВОУ в фотическом слое зависят главным образом от скопления здесь фитопланктона. Однако не всегда весенние концентрации ВОВ превосходят летние. По всей исследованной акватории взвешенное ОВ от РОВ составляло только 0,5–7%. Весной максимальный процент ВОВ характерен для фотического слоя, летом – для вод фотического слоя и скачка плотности, а осенью – для поверхностных и придонных вод.

**Таблица 5.** Концентрации взвешенного  $C_{орг}$  и основных биохимических компонентов ВОВ в Кандалакшском заливе в различные сезоны

Сезон	Горизонт, м	ВОУ	Белки		Углеводы		Липиды		Нуклеиновые кислоты	
		мг/л	мг/л	% от ВОВ	мг/л	% от ВОВ	мг/л	% от ВОВ	мг/л	% от ВОВ
Весна	0	0,416	0,228	27	0,145	17	0,314	38	0	0
	10	0,281	0,181	32	0,111	20	0,172	31	0,033	6
	20	0,080	0,029	18	0,056	35	0,047	29	0,003	2
	50	0,071	0,029	21	0,038	27	0,051	35	0,006	4
	100	0,126	0,024	15	0,046	29	0,059	37	0	0
	250	0,106	0,055	26	0,051	24	0,069	32	0	0
Лето	0	0,247	0,182	37	0,107	22	0,119	24	-	-
	10	0,283	0,139	25	0,109	19	0,219	39	-	-
	20	0,258	0,142	28	0,095	18	0,189	37	-	-
	40	0,154	0,074	24	0,079	26	0,102	33	-	-
	50	0,090	0,035	19	0,068	38	0,046	25	-	-
	100	0,088	0,053	30	0,057	32	0,038	20	-	-
	275	0,064	0,036	28	0,044	34	0,026	20	-	-
Осень	0	0,089	0,068	38	0,052	29	0,042	24	-	-
	10	0,079	0,064	40	0,053	33	0,027	17	-	-
	25	0,073	0,065	45	0,037	25	0,030	21	-	-
	50	0,050	0,044	44	0,018	18	0,029	29	-	-
	100	0,067	0,055	41	0,023	17	0,043	32	-	-
	280	0,109	0,083	38	0,065	30	0,051	23	-	-

Следует отметить, что осенью процентное содержание ВОВ от РОВ минимально по сравнению с другими сезонами и не превышает 4%. По сезонам меняется не только количество, но и элементный и биохимический состав ОВ (табл. 3, 4, 5).

Концентрации  $N_{орг}$  могут меняться в 2–4 раза в зависимости от сезона (табл. 3, рис. 13). Так же как и для  $C_{орг}$ , максимальные концентрации  $N_{орг}$  характерны для весны. Однако, в отличие от  $C_{орг}$ , летом и осенью концентрации  $N_{орг}$  практически одинаковы от поверхности до дна. Весной максимальны не только концентрации, но и диапазон изменения этих концентраций. Так весной концентрации  $N_{орг}$  колеблются в пределах 21,1–76,3 мкМ/л, летом в пределах 6,8–25,6 мкМ/л и осенью 19,6–31,3 мкМ/л. Межгодовые колебания концентраций  $N_{орг}$  здесь значительно меньше, чем межсезонные. Например, летом 1991 г. значения этих концентраций изменялись от 8 до 16 мкМ/л [Сапожников и др., 2012.]. Как правило, во все сезоны существует подповерхностный максимум  $N_{орг}$ , глубина залегания которого (10–20 м) совпадает с глубиной залегания подповерхностного максимума  $C_{орг}$ . Во время



весеннего и летнего цветения фитопланктона в некоторых районах залива можно было наблюдать образование второго максимума  $N_{орг}$  в области скачка плотности (40–50 м), который по величине мог даже превосходить первый максимум и не обязательно совпадал со вторым максимумом  $C_{орг}$ . В основном образование этого максимума обусловлено скоплением здесь микрогетеротрофов, как следует из увеличения концентрации белка на этих горизонтах (табл. 4, 5). Основные изменения концентраций  $N_{орг}$  во все сезоны характерны для верхнего 50-метрового слоя, наиболее значительны они летом и минимальны осенью. Летом в этом слое значения концентраций могут изменяться более, чем в 2 раза, ниже они либо монотонно убывают ко дну, либо возрастают в 1,5–2 раза. Такие разные вертикальные распределения  $N_{орг}$  летом, вероятно, связаны с гидрологическими особенностями залива, т.к. уменьшение концентраций ко дну зафиксировано в области антициклонического круговорота, тогда как увеличение – в области циклонического. Однако весной практически везде в области антициклонического круговорота на горизонте 100 м происходит увеличение концентраций  $N_{орг}$ , значения которых являются максимальными. Предел колебания этих значений от 30,1 до 73,3 мкМ/л, тогда как концентрации  $N_{орг}$  в фотическом слое изменяются от 21,0 до 70,5 мкМ/л. Увеличение концентраций  $N_{орг}$  в слое 50–100 м (рис. 13 Б), вероятно, связано с весенним скоплением здесь зоопланктона, низкомолекулярные азотсодержащие продукты метаболизма которого (например, аминокислоты) могут играть не последнюю роль в этом увеличении [Налетова, Владимирская, 1977].

Концентрации  $P_{орг}$  в фотическом слое могут изменяться в 2–3 раза в зависимости от сезона (рис. 13 В). В отличие от  $C_{орг}$  и  $N_{орг}$ , максимальные концентрации  $P_{орг}$  характерны для лета. Летом максимальны не только концентрации, но и диапазон изменения этих концентраций. Так весной концентрации  $P_{орг}$  по всему заливу колеблются в пределах 0,2–1,3 мкМ/л, летом в пределах 0,1–3,0 мкМ/л и осенью 0,5–1,3 мкМ/л. Следует отметить, на границе с Бассейном, под скачком плотности летом были зафиксированы очень высокие концентрации  $P_{орг}$  (максимально – 4,1 мкМ/л), которые на порядок выше концентраций в поверхностных водах. Межгодовые колебания концентраций  $P_{орг}$  в водах Кандалакшского зал. также значительно меньше, чем межсезонные. Летом 1991 г. значения этих концентраций изменялись от 0,8 до 1,2 мкМ/л [Сапожников и др., 2012]. Как правило, во все сезоны наблюдается подповерхностный максимум  $P_{орг}$ , глубина залегания которого (10–20 м) весной и летом совпадает с глубиной залегания подповерхностного максимума  $C_{орг}$ , а осенью его максимальные концентрации характерны для поверхности и скачка плотности. Вертикальное распределение  $P_{орг}$  в фотическом слое тоже обусловлено продукционными процессами фитопланктона, в результате чего накопление органических форм фосфора весной происходит в слое 0–10 м, а летом – в слое 0–30 м. Осенью интенсивны процессы минерализации фосфоорганических соединений [Агатова и др., 2002], что приводит к значительному уменьшению концентраций  $P_{орг}$  по всему столбу (рис. 13 В). Превышение летних концентраций  $P_{орг}$  в фотическом слое над весенними в 2–3 раза указывает на то, что в летний период

интенсивность продукционных процессов выше интенсивности деструкционных, и продукты фотосинтеза накапливаются здесь. Наблюдаемые ниже скачка плотности максимальные и весенние, и летние концентрации скорее всего не связаны с биологическими процессами, а обусловлены проникновением вод из Горла, которые обогащены фосфоорганическими соединениями [Гидрохимия Белого моря, 1991]. Отклонения молярных величин C/N и C/P от классических соотношений этих элементов по Редфильду (табл. 3) дало возможность оценить вклад аллохтонного ОВ в запасы ОВ экосистемы Кандалакшского залива. Так, весной после ледостава в РОВ резко увеличиваются концентрации азотсодержащих соединений, что приводит к низким по сравнению с летними и осенними C/N отношениям, с одной стороны, а с другой стороны – к очень высоким C/P отношениям, особенно это проявляется в фотическом слое (рис. 13 Г, Д). Ниже 50 м и до дна весенние величины C/P отношений сравниваются с летними и значительно ниже осенних величин. Это связано с упомянутым выше влиянием приносимых вод из Горла, обогащенных органическими фосфатами. Необычно высокие для морских вод концентрации органического азота (около 70 мкМ/л) весной и высокие концентрации азотсодержащих органических соединений типа пуриновых и пиримидиновых оснований в этот период (около 3 мг/л) обуславливают низкие отношения C/N, величины которых колеблются от 3,8 до 13,8; пределы колебаний летних отношений – от 11 до 70; а осенью – от 9 до 19. Такие низкие весенние отношения C/N в основном связаны с поступлением азотсодержащих соединений с паводковыми водами. По нашим оценкам в общий пул ОВ с паводковыми водами поступает до 50%  $N_{\text{орг}}$ .

Источником азотсодержащих органических оснований могут служить алкалоиды из растительных остатков и продукты неполного расщепления лигниноподобных полимеров аминокислот и полипептидов, скрепляющих растительный и бактериальный клеточный каркасы. За первый месяц лета все поступившее ОВ усваивается экосистемой залива, что приводит к нормализации концентраций  $N_{\text{орг}}$ , увеличению C/N отношений и уменьшению величин отношений C/P (рис. 13). Осенью по сравнению с летом происходит увеличение концентрации  $N_{\text{орг}}$  в основном за счет прироста биомассы гетеротрофов, что приводит к уменьшению величин отношений C/N по сравнению с летними величинами. С другой стороны, уменьшение величин отношений C/N происходит и за счет осеннего уменьшения концентраций  $C_{\text{орг}}$ .

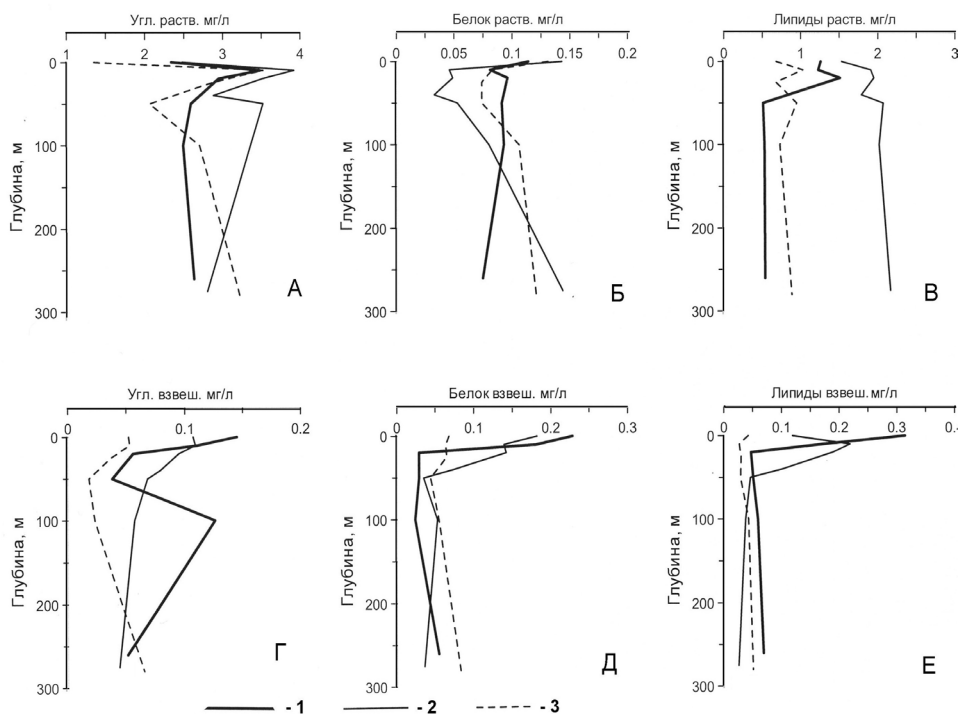
Биохимический состав РОВ и ВОВ и его изменения по сезонам представлены в табл. 3 и 4, соответственно, на примере станции с координатами 66°25' с.ш., 34°22' в.д. Основным продуктом первичного продуцирования в морских экосистемах являются углеводы, которые затем преобразуются в другие органические соединения. Отмечена хорошая корреляция между количеством взвешенных углеводов, биомассой фитопланктона и концентрацией хлорофилла, а также между интенсивностью первичного продуцирования и количеством растворенных углеводов [Marshall, Orr, 1962]. Такие зависимости характерны не только для глубоководной части Кандалакшского зал., но и для всего Белого моря [Агатова и др., 1994]. В фотическом слое распределение растворенных углеводов определяет целый

ряд факторов, основными из которых являются: интенсивность первичного продуцирования, поступление аллохтонного ОВ и скорость накопления вторичных продуктов разложения ОВ. Так, весной при интенсивном цветении фитопланктона меньшее процентное содержание углеводов в РОВ по сравнению с их содержанием летом обусловлено большим вкладом азотсодержащего аллохтонного ОВ в общий пул РОВ, тогда как увеличение концентраций углеводов летом связано с накоплением продуктов фотосинтеза, осенний же максимум углеводов создается за счет накопления здесь продуктов разложения первичнопродуцируемого ОВ (табл. 4). Вертикальное распределение растворенных углеводов ниже 50 м весной практически однородно по всему столбу, их концентрации минимальны относительно и летних, и осенних концентраций и отражают ситуацию в глубоководной части залива после ледостава. Максимальные летние концентрации, образованные в результате первичного продуцирования, постепенно уменьшаются с глубиной в результате потребления их гетеротрофным сообществом, что приводит к перераспределению продуктов фотосинтеза и постепенному накоплению углеводов осенью.

Взвешенные углеводы в фотическом слое в основном отражают уровень биомассы фитопланктона, поэтому их концентрации весной максимальны на поверхности (0,077–0,145 мг/л), а затем резко падают по столбу практически до значений осенних концентраций. Летом и осенью по мере опускания фитопланктона максимальные концентрации характерны для слоя 10–20 м (табл. 5). Однако, летом в тех районах залива, где наблюдали слабое развитие цветения (у Карельского берега) распределение взвешенных углеводов было подобно весеннему распределению их. Самые высокие концентрации взвешенных углеводов в фотическом слое характерны для лета (до 0,240 мг/л), причем ниже 10 м они намного превышают осенние и весенние концентрации, т.е. в этот период происходит накопление биомассы фитопланктона. Летом и осенью характер вертикального распределения взвешенных углеводов ниже 50 м подобен распределению растворенных углеводов и, вероятно, обусловлен теми же причинами (рис. 14).

Основными биохимическими компонентами ВОВ являются белки. При интенсивном первичном продуцировании доля углеводов в ВОВ возрастает и становится соизмеримой с белком. По концентрациям белка можно оценить биомассу гетеротрофного микропланктона, который является основным трансформатором как автохтонного, так и аллохтонного ОВ [Cho, Azam, 1990]. Максимальные концентрации взвешенного белка (более 0,25 мг/л) характерны для поверхностных вод в весенний и летний периоды, что указывает не только на интенсивное первичное продуцирование, но и на развитие большой биомассы микрогетеротрофов на автохтонном и на аллохтонном ОВ. Как правило, в этих водах можно наблюдать и большие концентрации растворенного белка (около 0,20 мг/л), которые скорее связаны с увеличением биомассы пикопланктона, чем с увеличением количества истинно растворенного белка [Тапоуе, 1995].

Характерной особенностью вод залива ниже скачка плотности во все сезоны является превышение в той или иной степени концентраций рас-



**Рис. 14.** Вертикальное распределение: (А) – растворенных углеводов (мг/л); (Б) – растворенных белков (мг/л); (В) – растворенных липидов (мг/л); (Г) – взвешенных углеводов (мг/л); (Д) – взвешенных белков (мг/л); (Е) – взвешенных липидов (мг/л) в Кандалакшском заливе. 1 – весна; 2 – лето; 3 – осень

творенного белка над взвешенным. Особенно это проявляется летом, когда ниже 50 м, концентрации его постепенно увеличиваются ко дну и в 1,5–2 раза превышают концентрации взвешенного белка здесь (табл. 4, 5) т.е. в это время биомасса пикопланктона в 1,5–2 раза выше биомассы микропланктона. Повышенные концентрации и взвешенного, и растворенного белка вносят значительный вклад в содержание  $N_{орг}$ , что обуславливает понижение величины отношения C/N особенно в РОВ.

Кроме белка в содержание взвешенного и растворенного органического азота большой вклад вносят НК. Нуклеиновые кислоты являются важными поставщиками не только  $N_{орг}$ , но и  $P_{орг}$  [Karl, Bailiff, 1989]. К сожалению, мы располагаем данными по суммарной концентрации НК и азотистых оснований только для весны (табл. 4, 5). Концентрации их и в РОВ, и в ВОВ были очень высокими (пределы их суммарной концентрации в растворе – 0,9–3,6 мг/л, а во взвеси – 0,01–0,15 мг/л), что в основном связано с поступлением азотистых оснований, т.к. концентрации  $P_{орг}$ , входящего в состав НК не увеличиваются.

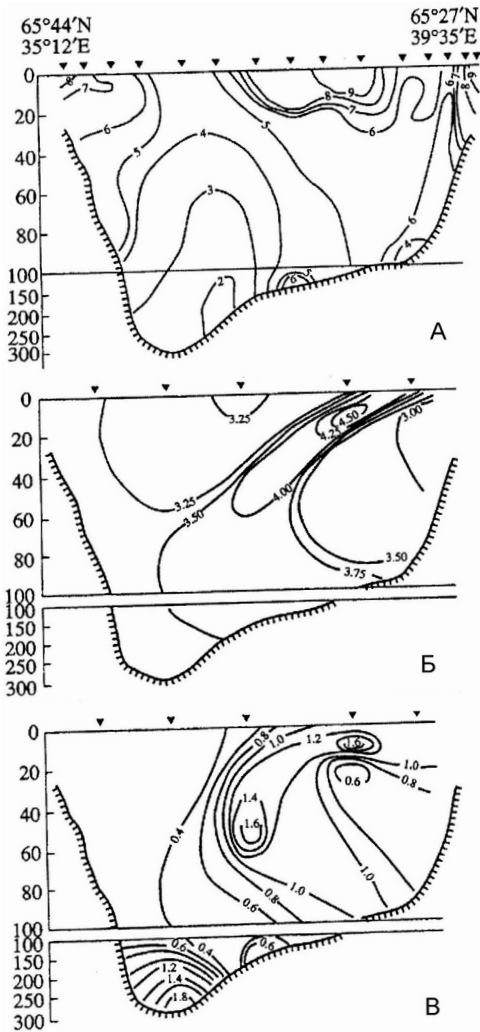
Помимо азотистых оснований липиды, благодаря своей большой химической устойчивости, могут служить трассерами поступления аллохтон-

ного ОВ в данную акваторию и распространения в ней [Conte et al., 1995]. Действительно, весной в поверхностном слое наблюдаются повышенные концентрации взвешенных липидов, которые превышают концентрации и взвешенного белка, и взвешенных углеводов (табл. 5). Весной концентрации взвешенных липидов максимальны по всему столбу, тогда как концентрации растворенных липидов в этот период – минимальны в слое от 50 м и до дна. Во все сезоны для вертикального распределения растворенных липидов характерно наличие максимума в слое 10–30 м, причем, в этом слое значения концентраций летом в несколько раз превышают осенние значения. Это скорее всего связано с миграцией зоопланктона. В отличие от взвешенных липидов концентрации растворенных максимальны по всему столбу летом и изменяются в исследованной акватории от 0,6 до 2,2 мг/л. Весной пределы изменений концентраций более узкие от 0,5 до 1,3 мг/л и ниже 50 м по всему столбу до дна – минимальны по сравнению с летом и осенью. Осенью только в фотическом слое концентрации растворенных липидов ниже весенних и летних (табл. 4).

Следует отметить, что вертикальные профили как растворенных так и взвешенных индивидуальных биохимических компонентов не всегда совпадают с профилями  $C_{орг}$ ,  $N_{орг}$  и  $P_{орг}$  (рис. 13 и 14), особенно в местах подверженных большой антропогенной нагрузке. В основном это зависит от того, с какой скоростью то или иное вещество утилизируется и (или) вырабатывается в процессе метаболизма морской экосистемы [Агатова и др., 2002].

**Бассейн.** Разброс значений концентраций растворенного  $C_{орг}$  здесь довольно большой (табл. 1, рис. 2). В поверхностных водах эти значения изменяются от 500 до 833 мкМ/л  $C_{орг}$ , а в придонных от 167 до 583 мкМ/л  $C_{орг}$ . В отличие от заливов средние значения летних концентраций РОВ в Бассейне были выше в 1997 г., чем в 1991 г. Изменилось и горизонтальное распределение  $C_{орг}$ . Так, зона максимальных поверхностных концентраций, которая в 1991 г. была отмечена на границе с Кандалакшским зал., в 1997 г. переместилась к Двинскому зал. В центральной части Бассейна, в области «полюса тепла», в которой в июле 1991 г. наблюдали минимальные концентрации  $C_{орг}$ , в 1997 г. концентрации в поверхностных водах стали максимальными. Скорее всего это может быть связано с перемещением зон интенсивного первичного продуцирования. Как было показано ранее [Налетова, Сапожников, 1993], в этих водах, в зависимости от района, скорости первичного продуцирования могут различаться более, чем на порядок.

Бассейн наряду с Кандалакшским зал. является самой глубоководной частью Белого моря, поэтому здесь особый интерес представляет распределение ОВ по вертикали. На разрезе через Бассейн, сделанным от Горла до м. Зимнегорский (рис. 15), хорошо видно, что основные изменения в распределении РОВ происходят в верхнем 30-метровом слое. На глубине 10–20 м, как правило, летом можно выделить подповерхностный максимум и РОУ, и ВОУ, который обусловлен скоплением здесь фито- и бактериопланктона (рис. 16). В Бассейне большой вклад в биомассу микроорганизмов вносят пикоформы, т.к. в его водах концентрации растворенного белка в 2–4 раза превышают концентрации взвешенного.



**Рис. 15.** Распределение (А) – растворенного  $C_{орг}$  (мг/л); (Б) – углеводов (мг/л); (В) – липидов (мг/л) на разрезе через Бассейн, июль 1991г.

Влияние гидрологического фактора на вертикальное распределение ОВ хорошо выражено в придонных слоях разреза (рис. 15). Так, наблюдаемые здесь минимальные концентрации РОВ обусловлены зимним проникновением трансформированных баренцовоморских вод с низким содержанием  $C_{орг}$  в Бассейн, которые, поступая через Горло и имея более высокую плотность, опускаются на дно, сохраняясь там в течение лета.

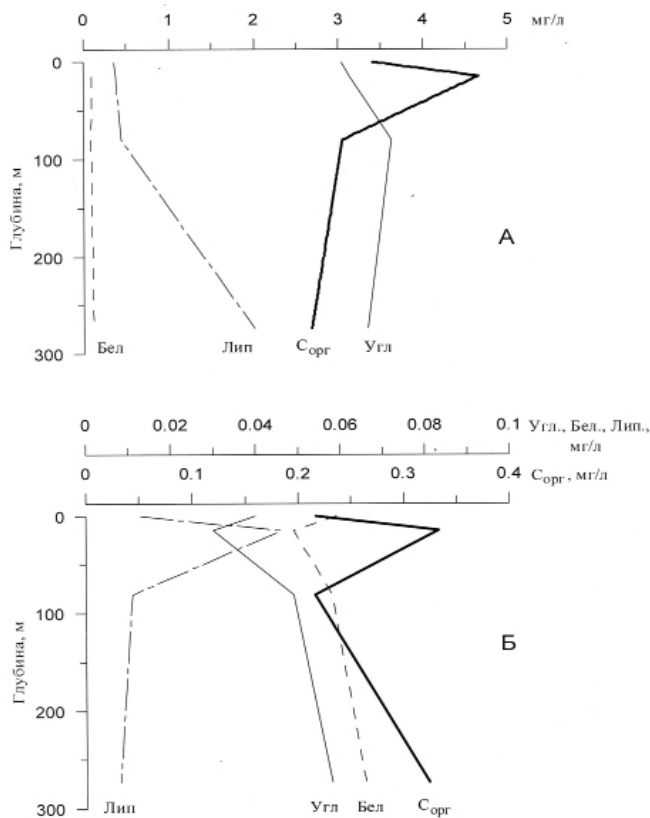
Проникновение одних вод в другие можно проследить и по изменению концентраций углеводов и липидов (рис. 15 Б, В). Однако трудно объяснить накопление растворенных липидов до предельных концентраций 2 мг/л в придонном слое в районе «полюса тепла», при том, что концентрации взвешенных липидов уменьшаются (рис. 8).

Распределение концентраций  $N_{орг}$  и в поверхностных и в придонных водах залива подобно распределению  $C_{орг}$ . Поверхностные концентрации  $N_{орг}$  8–12 мкМ/л уменьшаются с глубиной до 5–7 мкМ/л.

Концентрации же  $P_{орг}$  с глубиной изменяются мало от 0,4–1,0 мкМ/л в поверхностных слоях до 0,5–0,9 мкМ/л в придонных [Сапожников и др., 2012].

По всему Бассейну величина молярного отношения C/N колеблется в пределах 35–83, в 5–10 раз превышая величину классического отношения Редфильда. Соотношение C/P превышает эту величину по Редфильду в

3–10 раз. Интересно, что максимальные отклонения от классических величин C/N характерны для глубинных слоев, тогда как максимальные отклонения C/P от классических величин характерны для поверхностного слоя. Вероятно, это связано с более интенсивным отщеплением фосфатов от фосфоорганических соединений в поверхностных водах, чем в глубинных. Быстрый рециклинг фосфатов в поверхностном слое (6–18 ч) обеспечивает нормальные условия для фотосинтеза [Agatova et al., 1993; Агатова, Лапина, 2004].



**Рис. 16.** Вертикальное распределение: (А) – растворенного  $C_{орг}$  и основных биохимических компонентов РОВ (мг/л); (Б) – взвешенного  $C_{орг}$  и основных биохимических компонентов ВОВ (мг/л) в Бассейне

Таким образом, в экосистеме Бассейна концентрации РОВ и ВОВ и их биохимический состав в основном зависят как от проникновения сюда трансформированных баренцевоморских вод, так и от интенсивности биологических процессов.

**Лед.** Воды Белого моря более чем полгода покрыты льдом, поэтому на распределение, элементный и биохимический состав ОВ, возможно, большое влияние оказывают трансформированные талые ледовые воды и обломки льда.

Данные по распределению РОВ в снеге, во льду и в подледной воде Кандалакшского залива и Горла впервые были получены в апреле 2002 и 2003 гг., а также в феврале 2003 г. (табл. 6).

Для всех кернов характерно возрастание концентраций ОВ от верхней части к нижней, при этом подледная вода содержит в 1,5–2 раза больше  $C_{орг}$ ,  $N_{орг}$  и  $P_{орг}$ . Такое же распределение ОВ мы отмечали и во льдах СЛО [Агатова, Лапина, 2001], однако там подледная вода содержала в 1,5–2 раза меньше ОВ, чем лед. Это значит, что в отличие от Арктического бассейна, таяние льдов весной не обогащает беломорские воды ОВ.

**Таблица 6.** Распределение растворенного  $C_{орг}$  (мкМ/л) в морском льду

	Апрель 2002 г.	Февраль 2002 г.	Апрель 2003 г.
<b>Слой</b>	<b>Снег</b>		
0–5 см	157–171	167	51
<b>Часть керна</b>	<b>Морской лёд</b>		
верхняя (0–10 см)	75–82	265	117–246
средняя (10–30 см)	90–122	258	–
нижняя (30–37 см)	156–160	296	402
<b>Глубина, м</b>	<b>Морская вода</b>		
1	270–337	498	473

Следует отметить, что разные средние концентрации ОВ в ледовых кернах отражают разные концентрации РОВ, которые были в данном районе моря перед ледоставом.

**Осадки.** Для понимания процессов накопления и трансформации ОВ в осадках большой интерес представляют пограничные зоны, такие как придонная вода, жидкий ил и активный слой донных осадков – это особая биогеохимическая зона между взвешенным, растворенным и осажденным веществом. В этой зоне ОВ, поступающее на дно, подвергается новому преобразованию. Большое влияние на распределение и преобразование ОВ в этих слоях оказывают гидрологические условия акватории, биологическая продуктивность водных масс, количество взвеси, поступающей на дно, а также количество макро-, мейо- и микробентоса, интенсивно перерабатывающего осадки.

Распределение ОВ и его основных биохимических компонентов по фракциям представлено в табл. 7. Концентрации  $C_{орг}$  в придонной воде в зависимости от места отбора проб колеблются от 333 до 520 мкМ/л  $C_{орг}$  и приблизительно в 1,5 раза выше его концентраций в глубинных водах, находящихся над дном в пределах 2–5 м. В придонной воде по сравнению с глубинной увеличивается не только содержание ОВ и, как правило, его основных биохимических компонентов, но меняется и соотношение этих компонентов в основном за счет увеличения доли белка.

Последнее, вероятно, связано с увеличением биомассы микроорганизмов, которые могут осуществлять активный обмен между придонной водой и жидким илом. Слой жидкого ила является накопителем ОВ. Здесь концентрации  $C_{орг}$  возрастают в 8–25 раз по сравнению с придонной водой и колеблются в пределах 2991–6200 мкМ/л  $C_{орг}$  весной и 883–2375 мкМ/л  $C_{орг}$  осенью. Концентрации ОВ в жидком иле зависят не только от концентраций ОВ в столбе воды, но большое значение должны иметь скорости, с которыми это ОВ осаждается. Так, в динамически активной зоне зарегистрированы предельно большие различия между содержанием  $C_{орг}$  в придонной воде и в жидком иле, причем, содержание  $C_{орг}$  в столбе воды было самым низким по всей исследованной акватории. ОВ жидкого ила отличается не только по концентрациям от ОВ придонной воды, но и по биохимическому составу.



**Таблица 7.** Биохимический состав ОВ в придонной воде и донных осадках  
глубоководной части Белого моря (май-июнь 1999 г.)

		С <sub>орг</sub>	Белки			Углеводы		Липиды		Нуклеиновые кислоты	
(66°25'с.ш.,34°22'в.д.)											
Вода:		мг/л	мг/л	%	мг/л	%	мг/л	%	мг/л	%	
Глубина - 250 м		4,6	0,13	2	2,68	30	0,61	7	1,19	13	
Придонная		6,3	0,60	5	4,13	32	0,97	8	1,31	11	
жидкий ил		74,4	24,75	16	36,01	24	6,80	5	81,30	55	
Осадки	см	мг/г н.в.ос.	мг/г н.в.ос.	%	мг/г н.в.ос.	%	мг/г н.в.ос.	%	мг/г н.в.ос.	%	
	0	3,7	1,89	25	3,30	45	0,59	8	1,68	23	
	5	4,0	2,15	27	3,72	46	0,53	7	1,56	20	
	10	3,5	2,85	41	3,12	44	0,35	5	0,70	10	
	15	4,5	2,84	32	3,83	42	0,33	4	1,97	22	
	20	4,2	3,05	36	2,94	35	0,47	6	1,98	23	
	24	4,1	2,68	33	2,92	36	0,33	4	2,34	28	
(66°22'с.ш., 34°15'в.д.)											
Вода:		мг/л	мг/л	%	мг/л	%	мг/л	%	мг/л	%	
Глубина - 194 м		4,0	0,09	1	1,80	22	0,65	8	1,55	19	
Придонная		5,7	0,25	4	1,52	13	0,76	7	3,50	31	
жидкий ил		44,5	16,20	18	24,85	28	7,04	8	41,00	46	
Осадки	см	мг/г н.в.ос.	мг/г н.в.ос.	%	мг/г н.в.ос.	%	мг/г н.в.ос.	%	мг/г н.в.ос.	%	
	0	4,3	1,58	18	3,82	44	0,50	6	2,71	31	
	5	3,4	2,56	38	3,12	45	0,30	4	0,89	13	
	10	3,4	2,52	37	2,72	40	0,50	7	1,03	15	
	15	3,3	2,41	37	2,54	38	0,43	6	1,31	20	
	20	3,3	2,70	41	2,39	36	0,50	7	0,94	14	
	25	3,4	2,78	41	2,66	39	0,33	5	0,94	14	
(66°29'с.ш.,34°31'в.д.)											
Вода:		мг/л	мг/л	%	мг/л	%	мг/л	%	мг/л	%	
Глубина - 260 м		2,8	0,11	2	0,77	14	0,62	11	1,79	32	
Придонная		4,0	0,22	3	1,96	24	0,75	9	1,19	15	
жидкий ил		70,8	27,00	19	29,25	21	11,44	8	74,00	52	
Осадки	см	мг/г н.в.ос.	мг/г н.в.ос.	%	мг/г н.в.ос.	%	мг/г н.в.ос.	%	мг/г н.в.ос.	%	
	0	4,4	1,74	20	4,04	46	0,51	6	2,52	28	
	5	3,2	2,21	34	3,38	53	0,38	6	0,45	7	
	10	3,5	2,42	34	2,95	42	0,43	6	1,17	17	
	15	2,9	2,30	40	2,51	43	0,27	5	0,81	14	
	20	3,1	2,25	36	2,88	46	0,66	10	0,44	7	
	(66°15'с.ш.33°57'в.д.)										
Вода:		мг/л	мг/л	%	мг/л	%	мг/л	%	мг/л	%	
Глубина - 177 м		4,7	0,20	2	1,8	19	1,00	11	1,81	19	
придонная		4,7	0,20	2	1,80	19	1,01	11	1,81	19	
жидкий ил		35,9	30,15	42	29,82	41	5,28	7	6,50	9	
Осадки	см	мг/г н.в.ос.	мг/г н.в.ос.	%	мг/г н.в.ос.	%	мг/г н.в.ос.	%	мг/г н.в.ос.	%	
	0	3,5	2,03	29	3,88	55	0,45	6	0,62	9	
	5	4,0	2,61	33	3,35	42	0,58	7	1,48	18	
	10	3,9	3,47	44	3,12	40	0,46	6	0,67	8	
	15	4,4	3,82	43	3,28	37	0,64	7	1,14	13	

Здесь значительно возрастает доля азотсодержащих соединений – белка, НК и азотистых оснований. В отличие от РОВ в столбе воды и в придонном слое, где концентрация белка не превышала 5%, а концентрация углеводов достигала 50%, в жидком иле процентное содержание белка сопоставимо с процентным содержанием углеводов (16–42% и 21–41%, соответственно), а содержание НК и азотистых оснований возрастает до 50%. Исключение составляют прибрежные районы. В этом месте содержание НК и азотистых оснований в жидком иле не превышает 9%, тогда как в глубинной воде они составляют 19% от ОВ, а вклад белка и углеводов самый большой – для каждого компонента более 40%. Низкие концентрации НК и азотистых оснований здесь частично могут быть связаны с тем, что и в столбе воды содержание этих соединений меньше, чем в более мористых районах. Интересно, что по всей исследованной акватории вклад липидов в ОВ жидкого ила уменьшается на 1–3% по сравнению с придонной водой, и их содержание остается в пределах 5–8%. Кардинальное отличие биохимического состава ОВ жидкого ила от биохимического состава РОВ и ВОВ в столбе воды и в придонной воде указывает на то, что здесь создается своя особая биосистема, метаболизм которой определяет трансформацию поступающего на дно ОВ.

Средние концентрации  $C_{\text{орг}}$  в осадках, отобранных в разных районах, различаются очень мало и колеблются в пределах 3,5–4,0 мг/г естественно-влажного осадка. Полученные нами значения совпадают со средними значениями, приводимыми другими авторами, для осадков Белого моря [Горшкова, 1975; Пересыпкин, Щербаков, 1992] и илистых осадков арктических морей [Романкевич, Ветров, 2001], и раза в три ниже, чем в осадках у берегов Северной Гренландии [Rysgaard et al., 1998]. Такие большие расхождения с данными норвежских авторов связаны с тем, что концентрации ОВ в осадках высоких широт Арктики могут различаться на порядок, в зависимости от местоположения отбора проб. Однако распределение ОВ по колонке от 0,5 см до 25 см неоднородно, и каждая колонка имеет свои особенности (табл. 7, рис. 17). Например, в некоторых осадках максимальные концентрации  $C_{\text{орг}}$  зарегистрированы в верхнем 0,5 см слое осадка, а в других – в 15 см слое. Осадки неоднородны не только по количественному распределению в них ОВ, но и по его биохимическому составу. Следует отметить, что по биохимическому составу осадочного ОВ различаются как грунты из разных районов, так и слои осадка разной мощности в пределах одного и того же образца грунта. Интересно, что по биохимическому составу различные слои одного и того же грунта различаются между собой в большей степени, чем осадки из разных районов. Во всех исследованных осадках основную долю ОВ составляют белки и углеводы, концентрации которых колеблются в пределах 1,58–3,82 мг/г натурального влажного осадка и 2,39–4,04 мг/г натурального влажного осадка, соответственно. Причем, как правило, вклад белка в ОВ практически равномерно увеличивается от поверхности осадка до слоя 25 см (в среднем от 20 до 40%), а углеводов – уменьшается (в среднем от 50 до 35%). Концентрации липидов в осадках колеблются в пределах 0,30–0,66 мг/г натурального влажного осадка, и их доля в осадочном ОВ

минимальна (от 4 до 10%). Наиболее разнообразно как по количеству, так и по вкладу в осажденное ОВ, суммарное содержание НК и азотистых оснований. Так значения их концентраций колеблются в пределах 0,44–2,71 мг/г натурального влажного осадка, а процентное содержание изменяется от 7 до 31%. Трудно выявить и какие-либо закономерности в распределении этих соединений по слоям грунта от поверхности осадка до слоя 15–25 см. Все четыре колонки грунта, полученные из разных мест значительно отличаются друг от друга как по распределению концентраций азотистых оснований в слоях, так и по их процентному содержанию в ОВ данного слоя.

На примере донных отложений эстуария Северной Двины также показана большая неоднородность распределения в осадках  $S_{орг}$  и алифатических и полициклических ароматических углеводородов [Немировская, 2007].

Отмеченные неоднородности осажденного ОВ как по количеству, так и по биохимическому составу показаны не только для осадков других арктических морей, но и для осадков морей Антарктики [Андреева, Агатова, 1985; Fabiano, Danovaro, 1998]. Интересно, что для некоторых образцов грунта и из Баренцева моря, и из моря Росса при анализе распределения основных биохимических компонентов по слоям от поверхности осадка до слоя 15 см, наблюдается такая же тенденция, как и в осадках Белого моря – вклад белка в ОВ практически равномерно увеличивается от поверхности осадка до слоя 15 см, а вклад углеводов уменьшается.

Разнообразие осадков по количеству ОВ и по содержанию основных биохимических компонентов в них может быть обусловлено как количеством и качеством ОВ, поступающим на дно, так и скоростями его преобразования в процессе метаболизма донных биоценозов.

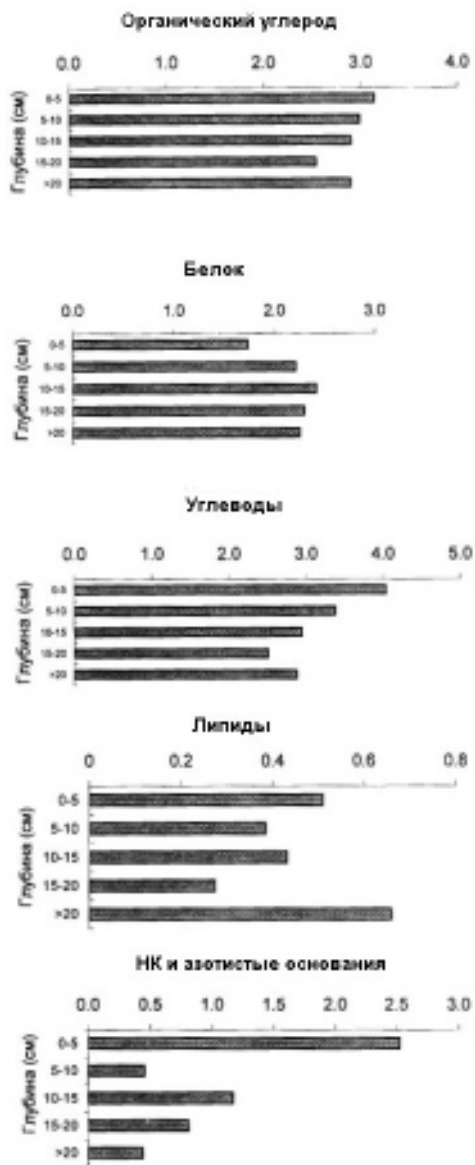


Рис. 17. Вертикальное распределение  $S_{орг}$  и биохимических компонентов (мг/г н.в.ос.) в осадках Кандалакшского залива

## Скорости трансформации органического вещества и регенерации биогенных элементов

Для преобразования ОВ и регенерации биогенных элементов особое значение имеют гидролитические ферменты, которые расщепляют разнообразные полимеры до низкомолекулярных органических же соединений, и окислительно-восстановительные ферменты, которые окисляют  $C_{орг}$ ,  $N_{орг}$  и  $P_{орг}$  до простых окислов и тем самым выводят их из круговорота [Хайлов, 1982; Агатова, Лапина, 1994, 2004; Агатова и др., 2004].

Для оценки скоростей преобразования ОВ в продукционно-деструкционном цикле экосистемы Белого моря измеряли активности ферментов ЭТС, а также гидролитических ферментов, таких как щелочная фосфатаза и протеаза.

Измеренные активности ферментов ЭТС позволяют судить о скоростях потребления кислорода, т.е. о гетеротрофной активности микропланктона [Packard, Christensen, 2004], измеренные активности щелочной фосфатазы – о скоростях регенерации фосфатов и степени лимитирования ими продукционных процессов [Агатова и др., 1985; Ильин, 1993; Paasche, Erga, 1988], а активности протеаз – о скоростях регенерации азота [Vazquez et al., 1998].

В разные сезоны (весна 1999 г., лето 1991 и 1998 гг., осень 1999 г.) в различных экосистемах Белого моря (заливах, кутах, Бассейне) проведены измерения активностей ферментов щелочной фосфатазы, протеазы и ЭТС. Наиболее подробная съемка интенсивности гидролитических и окислительно-восстановительных процессов в Белом море была сделана в июне – июле 1991 г.

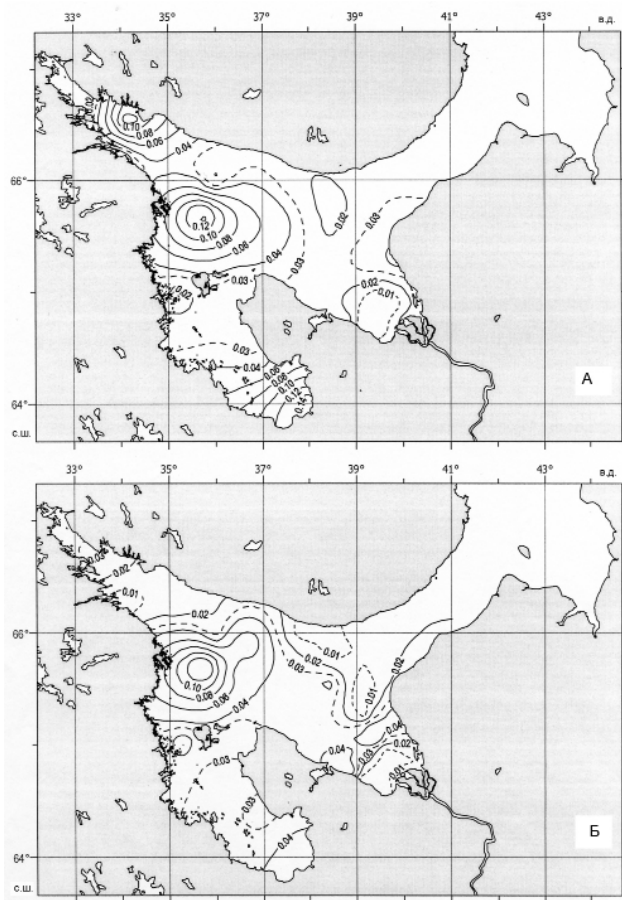
Для характеристики активности ферментов использовались значения удельной и общей активности.  $P_{уд}$  фосфатазы показывает количество фосфора, в мкМ/л, которое отщепляется от фосфоорганических соединений за 1 ч в расчете на 1 мг белка взвеси.  $P_{общ}$  фосфатазы определяет количество фосфора, в мкМ/л, минерализованного фракцией взвеси в 1 л морской воды.

$P_{уд}$  протеазы показывает, какое количество белка в мг расщепится за 1 ч на 1 мг белка во взвеси, а  $P_{общ}$  протеазы показывает, какое количество белка в мг расщепляется за час в 1 л морской воды.

ЭТС<sub>уд</sub> показывает количество  $O_2$ , в мкл, поглощаемого за 1 ч на 1 мг белка взвеси, ЭТС<sub>общ</sub> – количество  $O_2$ , в мкл, потребляемого за 1 ч или количество ОВ в мкг, окисляемого за 1 ч в 1 л морской воды.

**Активность щелочной фосфатазы.** Скорости трансформации фосфоорганических соединений в фотическом слое в основном определяются уровнем неорганического фосфора в среде, недостаток которого индуцирует фермент щелочную фосфатазу в клетках фито- и бактеропланктона [Aaronson, Patni, 1976; Rysgaard et al., 1999].

Измерение активности щелочной фосфатазы во взвеси показало, что с увеличением содержания минерального фосфора значения общей активности фосфатазы снижаются. Выявленные нами в водах центральной части моря высокие общие активности фосфатазы (свыше 0,12 мкМ Р/л× час) и низкое содержание минерального фосфора (менее 0,2 мкМ/л Р) говорят о высо-



**Рис. 18.** Распределение общей активности фосфатазы (мкМ Р/л×час) в Белом море: (А) – на поверхности; (Б) – в придонном слое

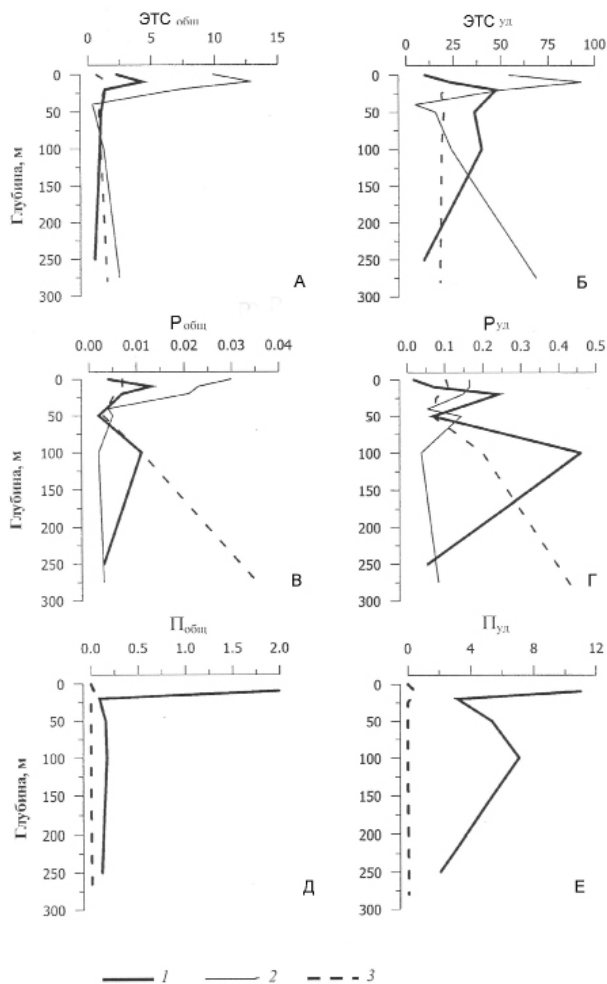
кой скорости минерализации фосфора в этом районе (рис. 18). Фосфатазная активность возрастает, как только концентрации минерального фосфора становятся лимитирующими для первичного продуцирования. И наоборот, в районах максимальных концентраций фосфатов (приустьевая часть Двинского зал.) скорости минерализации фосфора минимальны и близки к нулю (рис. 18), т.е. минеральный фосфор ингибирует фосфатазную активность и с его увеличением активность снижается.

Исходя из того, что максимум активности фосфатазы совпадает с горизонтом максимальной интенсивности фотосинтеза, можно допустить, что скорость регенерации минерального фосфора определяется скоростью утилизации его в процессе фотосинтеза. Это дает возможность по величине общей активности фосфатазы оценить величины первичной продукции на рециклинге. Например, минимальные концентрации минерального фосфора в Кандалакшском зал. обуславливают максимальные скорости минерализации

фосфоорганических соединений, что поддерживает здесь высокую скорость первичного продуцирования. В среднем по Белому морю летом на рециклинге создается от 50 до 60% первичной продукции.

С другой стороны, наблюдаемые высокие активности фосфатазы в районе стока Онеги связаны, вероятно, с внесением дополнительных ферментов ее водами, а не с необходимостью в высоких скоростях регенерации фосфора, т.к. здесь концентрации минерального фосфора максимальны. По всему морю минимальные активности фосфатазы характерны для придонных слоев.

Значения скоростей минерализации фосфора в Белом море варьируют также по сезонам в широких пределах (рис. 19, 20, табл. 8).



**Рис. 19.** Вертикальное распределение (А) – общей активности ЭТС (мкл  $O_2$ /л×час); (Б) – удельной активности ЭТС (мкл  $O_2$ /мг белка×час); (В) – общей активности фосфатазы (мкМ Р/л×час); (Г) – удельной активности фосфатазы (мкМ Р/мг белка×час); (Д) – общей активности протеазы (мг казеина/л×час); (Е) – удельной активности протеазы (мг казеина/мг белка×час) в Кандалакшском заливе. 1 – весна; 2 – лето; 3 – осень

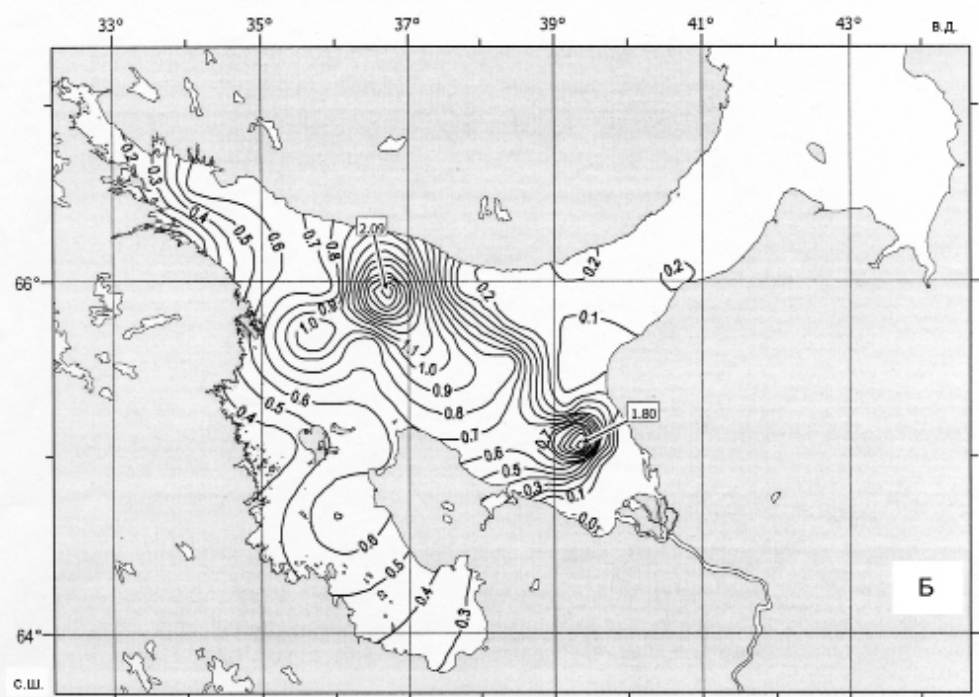
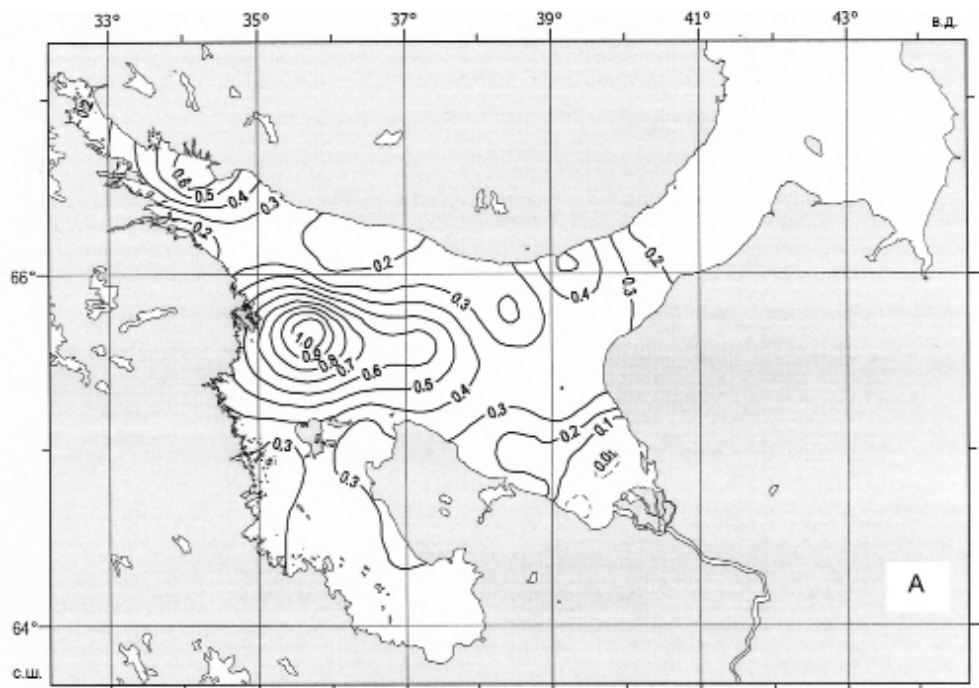


Рис. 20. Распределение удельной активности фосфатазы (мкМ Р/мг белка×час) в Белом море: (А) - на поверхности; (Б) - в придонном слое

Таблица 8. Сезонные изменения скоростей ферментативных реакций в Белом море (1998-1999 гг.)

Сезон	Н, м	ЭТС			Фосфатаза			Протеаза		
		ЭТС <sub>общ</sub>	ЭТС <sub>уд</sub>	Т <sub>о.в.</sub> · сут	Р <sub>общ</sub>	Р <sub>уд</sub>	Т <sub>об.</sub> час	П <sub>общ</sub>	П <sub>уд</sub>	Т <sub>об.</sub> час
Весна	0	2,28	10,00	168	0,004	0,018	141	-	-	-
	10	4,32	23,87	68	0,013	0,072	81	1,990	10,99	0,1
	20	1,38	47,59	80	0,007	0,241	221	0,092	3,17	1,4
	50	1,05	36,21	215	0,002	0,069	236	0,155	5,34	0,8
	100	0,96	40,00	114	0,011	0,458	244	0,170	7,08	0,7
	250	0,52	9,45	277	0,003	0,055	364	0,116	2,11	1,1
Лето	0	9,87	54,23	41	0,030	0,165	37	-	-	-
	10	12,91	92,88	51	0,023	0,165	40	-	-	-
	20	7,23	50,92	65	0,021	0,148	67	-	-	-
	40	0,37	5,00	228	0,004	0,054	940	-	-	-
	50	0,55	15,71	228	0,005	0,143	869	-	-	-
	100	1,27	23,96	740	0,002	0,038	364	-	-	-
	275	2,46	68,33	364	0,003	0,083	175	-	-	-
Осень	0	0,67	9,81	141	0,007	0,103	100	0	0,000	-
	10	1,58	24,67	124	0,007	0,109	94	0,033	0,516	4,5
	25	1,22	18,80	125	0,005	0,077	126	0	0,000	-
	50	0,89	20,14	147	0,003	0,068	233	0	0,000	-
	100	1,03	18,76	145	0,011	0,200	50	0	0,000	-
	280	1,48	17,88	122	0,036	0,434	16	0,007	0,084	29,1

Максимальная общая и удельная активность фосфатазы в фотическом слое характерна для лета (до 0,13 мкМ Р/л·час), тогда как весной и осенью ее максимальные значения здесь ниже на порядок. Летом, во время интенсивного первичного продуцирования, когда запас минерального фосфора уже практически выбран, наблюдаются высокие скорости регенерации фосфатов. Концентрация фосфатов меньше 0,3 мкМ/л, является пороговой, ниже которой наблюдается обратная корреляция между активностью фосфатазы и содержанием минерального фосфора (рис. 21). В этих условиях до 60% продукции как фитопланктона, так и бактериопланктона может создаваться за счет рециклинга фосфатов.

**Активность протеаз.** Весной, обильное поступление аллохтонного ОВ (в т.ч. и содержащего белок) инициирует, особенно в верхнем 20-метровом слое, активность других гидролитических ферментов – разнообразных протеаз, с помощью которых белки становятся легкоусвояемыми для биоценоза фотического слоя в процессе его метаболизма (рис. 19, табл. 8). К сожалению, данные по протеолитической активности в водах Белого моря были получены только для весны и осени. Весной максимальная актив-



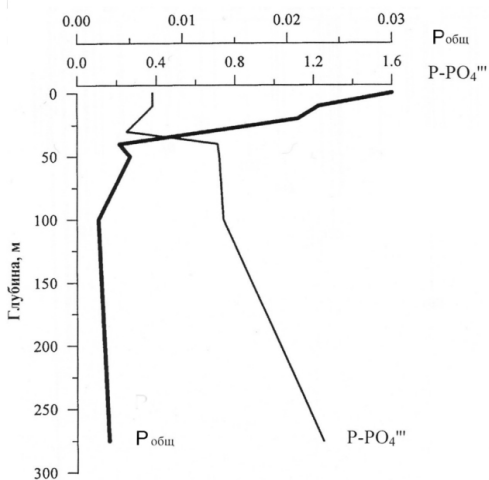
ность характерна для фотического слоя во время интенсивного ПП, тогда как осенью – для придонного, вероятно, за счет активного усвоения поступившей сюда экспортной продукции.

#### **Активность ферментов ЭТС.**

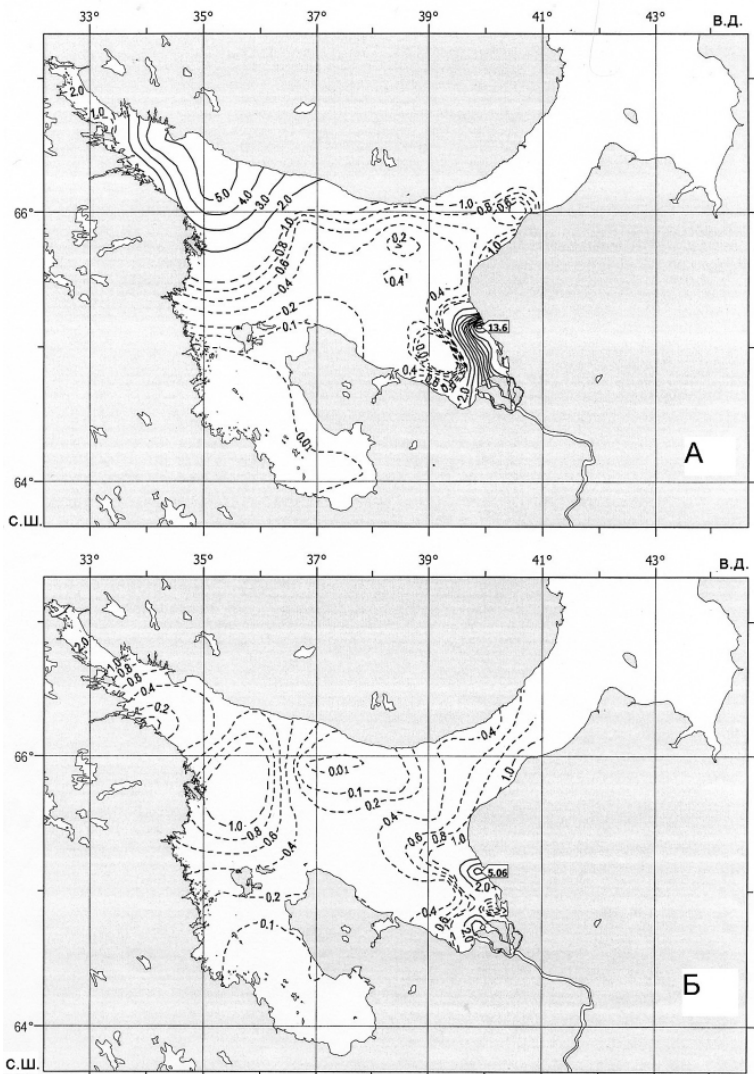
Экосистема Белого моря характеризуется значительными сезонными колебаниями и пространственной изменчивостью величин общей и удельной активностей ферментов ЭТС. Общая активность ферментов ЭТС на поверхности Белого моря изменялась летом в диапазоне от 0 до 13,6 мкл  $O_2/л \cdot час$ , а удельная активность ферментов ЭТС – от 0 до 40,3 мкл  $O_2/час \cdot мг$  белка. На большей части моря эти показатели не превышают 0,5–1 мкл  $O_2/л \cdot час$  и 5–10 мкл  $O_2/час \cdot мг$  белка, соответственно (рис. 22, 23). На порядок возрастает общая активность ЭТС в приустьевой части Двинского залива, достигая 13,6 мкл  $O_2/л \cdot час$ , но при этом удельная активность ЭТС не превышает 14,9 мкл  $O_2/час \cdot мг$  белка. Высокие значения и общей и удельной активностей ЭТС (3–5 мкл  $O_2/л \cdot час$  и 20–40 мкл  $O_2/час \cdot мг$  белка, соответственно) наблюдали в водах Кандалакшского залива и на границе его с Бассейном. Самые низкие величины активностей ЭТС (0–0,1 мкл  $O_2/л \cdot час$  и 0–2 мкл  $O_2/час \cdot мг$  белка, соответственно) отмечали в водах Онежского залива.

Большие различия в ферментативной активности указывают на большое разнообразие в популяциях микропланктона, заселяющих экосистему Белого моря. Высоким общим активностям не всегда соответствуют высокие удельные активности, что связано с долей в популяции микропланктона организмов, способных к окислению  $ОВ$  через ферментативную систему ЭТС. Отмеченные максимальные величины  $ЭТС_{общ}$  в Двинском зал. вдоль Зимнего берега связаны с влиянием стокового течения Северной Двины, которое обуславливает развитие высокой биомассы гетеротрофного микропланктона, что подтверждается большими концентрациями взвешенного белка (около 1 мг/л), а не с интенсификацией процессов потребления кислорода, о чем свидетельствуют небольшие величины  $ЭТС_{уд}$  (рис. 23).

Зафиксированные же более высокие скорости потребления кислорода в фотическом слое Кандалакшского зал. по сравнению с этими скоростями в этом же слое других районов Белого моря, можно объяснить именно более высокой окислительно-восстановительной способностью популяции микропланктона, заселяющего эту самую глубоководную часть моря. На это указывает тот факт, что увеличение общей активности ферментов ЭТС здесь происходит за счет повышения их удельной активности (рис. 22, 23).

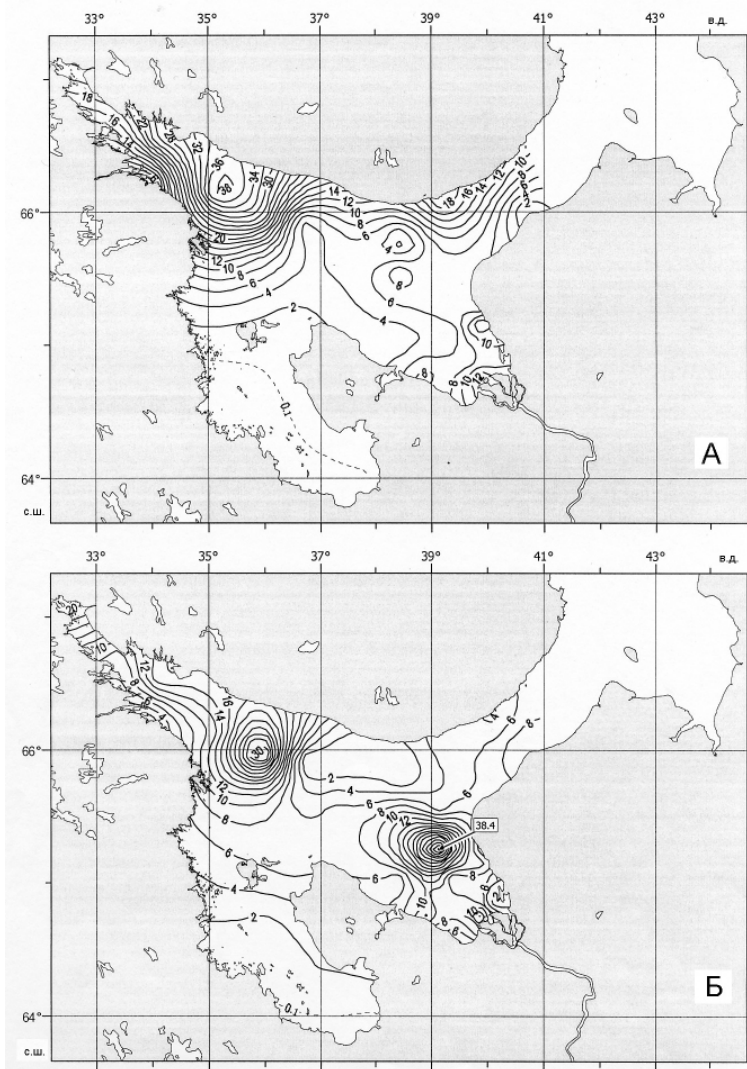


**Рис. 21.** Вертикальное распределение минерального фосфора (мкМ/л) и общей активности фосфатазы (мкМ Р/л\*час) в Кандалакшском заливе летом 1998 г.



**Рис. 22.** Распределение общей активности ЭТС (мкл  $O_2$ /л·час) в Белом море: А - на поверхности; Б - в придонном слое

Интересно, что в самых чистых водах Кандалакшского зал. и Горла скорости потребления кислорода, рассчитанные по активности ЭТС, в 2–4 раза выше скоростей, полученных по БПК. В то же время в Онежском и Двинском заливах (исключая приустьевую часть) скорости, рассчитанные по БПК, в 1,5–2 раза выше, чем по ЭТС [Налетова, Сапожников, 1993]. Как правило, скорости потребления кислорода, полученные по активности ЭТС, должны превышать скорости, полученные по БПК [Christensen, Packard, 1979]. Превышение же этих величин по БПК указывает на большой вклад в их значения (при измерении потребления кислорода скляночным методом) вели-



**Рис. 23.** Распределение удельной активности ЭТС (мкл  $O_2$ /мг белка×час) в Белом море: А - на поверхности; Б - в придонном слое

чин химического потребления кислорода (окисление без участия микроорганизмов). Таким образом, в водах, наиболее подверженных антропогенной нагрузке, значительная часть кислорода расходуется не на биологическое, а на химическое окисление.

Для вертикального распределения активностей ЭТС характерен промежуточный максимум (на горизонте 10–20 м), приуроченный к слою наибольшего содержания хлорофилла. В мелководной части ферментативные активности, за редким исключением, уменьшаются ко дну. В придонном слое Белого моря характер распределения общих активностей ЭТС такой же

как и в поверхностном, но скорости окисления  $OB$ , в 5–10 раз ниже (рис. 22). Причины изменения активности ферментов ЭТС по вертикали разные: в верхнем слое (примерно до 50 м) определяющую роль играет соотношение автотрофных и гетеротрофных организмов в популяции планктона; в более глубоких слоях изменение активности, как правило, определяется изменением концентрации гетеротрофов.

Значения скоростей деструкции  $OB$  в Белом море варьируют и по сезонам в широких пределах (рис. 19, табл. 8). Подробно сезонные изменения интенсивности деструкционных процессов были изучены на примере экосистемы Кандалакшского зал.

Величины как общей, так и удельной активности ЭТС в различные сезоны характеризуются значительными колебаниями. Самые высокие величины ЭТС<sub>общ</sub> были зарегистрированы в фотическом слое в летний период. Они значительно превышали значения активностей, полученных весной и осенью. Во все сезоны максимальные скорости реакций, катализируемых ферментами ЭТС, наблюдаются в верхнем слое до скачка плотности. Летом и осенью, как правило, в скачке плотности эти скорости минимальны относительно скоростей, измеренных для данного столба воды, тогда как весной минимальные значения характерны для глубинной воды (рис. 19, 22, табл. 8).

Определение скоростей потребления кислорода и окисления  $OB$ , 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  $OB$  в Бассейне и Кандалакшском зал. обусловили и значительные колебания величин вертикального потока углерода из фотического слоя. В глубоководных районах эти значения колебались в пределах 200–600 г  $C_{орг}$ /год·м<sup>2</sup>, что полностью совпадает с нашими оценками вертикальных потоков углерода в водах Арктического бассейна [Агатова и др., 2011], и больше, чем на порядок превышает величины, полученные Пакардом и Кодиспотти для котловины Нансена по данным 1981 г. [Packard, Codispoti, 2007]. Следует отметить, что 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. 19). Такая неравномерность в вертикальном распределении дает большую ошибку при интегрировании кривой зависимости дыхание – глубина, по которой рассчитывается поток углерода.

В тоже время по оценкам других авторов, полученных другими методами, в мае – августе 2002 г. в Чукотском море, включая Канадскую котловину, величина потока изменялась от 44 до 280 г  $C_{орг}$ /год·м<sup>2</sup> [Mathis et al., 2007]. Значительны колебания и величин потока только взвешенного  $C_{орг}$ , собранного в седиментационных ловушках в различных районах СЛО. Эти значения изменялись в пределах 1,5–14 г  $C_{орг}$ /год·м<sup>2</sup> [Stein, 2008].

Исходя из того, что в морской среде реакции идут в основном на границе раздела фаз [Хайлов, 1982], т.е. на частичках взвеси, на которых концентри-

руются вещества, можно предположить, что измеряемые нами активности ферментов имеют нулевой порядок по концентрации субстрата. Это позволяет оценить минимальные времена рециклинга субстрата при максимальных скоростях реакций, катализируемых соответствующими ферментами. Таким образом, были сопоставлены времена полной минерализации ОВ и времена минерализации фосфатов по всему морю.

Минимальные времена минерализации ОВ характерны для стокового течения Двинского зал. (36–96 сут) и для фотического слоя глубоководных районов Кандакшского зал. и Бассейна (38–169 сут), на порядок выше времена оборота ОВ зафиксированы в районе соленостного фронта и у Летнего берега Двинского зал. (360–1055 сут), а максимальные времена (около 7 лет) характерны для экосистемы Онежского зал. Такие большие различия во временах оборота ОВ в основном связаны не с количеством ОВ, а с интенсивностью процессов его минерализации [Агатова и др., 1994].

Для глубоководных районов Белого моря характерны не только низкие времена полной минерализации ОВ, но и низкие времена рециклинга фосфатов, которые летом составляли здесь 6–18 ч, а максимальные времена – более 80 ч, отмечены по всему Двинскому зал. В Онежском зал. в отличие от максимальных времен окислительной деструкции ОВ времена рециклинга фосфатов минимальны (10–20 ч). Это означает, что деструкционные процессы ОВ здесь идут в основном за счет активности гидролитических ферментов, а не окислительно-восстановительных процессов.

Как показали сезонные исследования в Кандалакшском зал., во время интенсивного первичного продуцирования время оборота фосфатов, белка и углерода минимально в фотическом слое (1–5 ч, 0,1–1,4 ч и 30–100 ч, соответственно). Однако, при значительных скоростях деструкционных процессов, например, осенью время расщепления фосфоорганических соединений в глубинных слоях может достигать значений, характерных для фотического слоя летом (3–10 ч). Время же рециклинга белка осенью увеличивается в 20–40 раз (табл. 8).

В Белом море во все сезоны скорости реакций, катализируемых ферментами ЭТС из разных популяций микропланктона (мезофильных и психрофильных), по-разному реагируют на изменение температуры. Интересно, что практически нет популяций, в которых бы скорости этих реакций подчинялись закону Вант-Гоффа, и в ряде случаев происходит снижение их энергии активации в 3–5 раз по сравнению со значениями, характерными для мезофильных организмов. В основном повышение температуры выше 10 °С приводит к ингибированию ферментов ЭТС, в некоторых случаях скорости реакций одинаковы и при высоких (не выше 14 °С) и при низких температурах (–1,0 °С) (табл. 9).

Аналогичным образом ведут себя и ферменты ЭТС зоопланктона. *Pseudocalanus elengstug* при температуре –1 °С потребляет кислород интенсивнее в 10 раз, чем при температуре 10 °С; *Metridia* – в два раза, а самки *Calanus glacialis* потребляют кислород с одинаковой скоростью и при 10 °С и при –1 °С, тогда как в их копепоидной стадии имеет место ингибирование ферментов ЭТС температурой 10 °С.

Для фосфатазы выявлена более сложная картина зависимости скоростей катализируемых ею реакций от температуры в весенне-летний период по сравнению с ферментами ЭТС (табл. 9).

**Таблица 9.** Общие и удельные активности ферментов ЭТС и щелочной фосфатазы летом в Белом море при разных значениях температуры в столбе воды

Координаты	Н	ЭТС				Щелочная фосфатаза			
		ЭТС <sub>общ</sub> мкл O <sub>2</sub> /л×час		ЭТС <sub>уд</sub> мкл O <sub>2</sub> /час× мг белка		P <sub>общ</sub> мкМ P/л×час		P <sub>уд</sub> мкМ P/час× мг белка	
66°25' с.ш. 34°30' в.д.	м	$T_1=10,5^\circ$	$T_2 = 0^\circ$	$T_1=10,5^\circ$	$T_2 = 0^\circ$	$T_1 = 10,5^\circ$	$T_2 = 0^\circ$	$T_1=10.10.5^\circ$	$T_2 = 0^\circ$
	0	<b>8,95</b>	<b>15,25</b>	<b>49,18</b>	<b>83,79</b>	<b>0,030</b>	<b>0,030</b>	<b>0,164</b>	<b>0,166</b>
	10	12,92	12,86	92,95	92,52	0,030	0,022	0,165	0,157
	20	<b>6,12</b>	<b>7,59</b>	<b>43,10</b>	<b>53,45</b>	0,022	0,021	0,156	0,147
	40	1,86	0,37	25,14	5,00	0,009	0,004	0,120	0,050
	50	1,75	0,60	50,00	17,14	<b>0,003</b>	<b>0,005</b>	<b>0,094</b>	<b>0,143</b>
	100	1,58	1,30	29,81	24,53	0,004	0,002	0,079	0,038
	275	3,95	2,62	109,72	72,78	<b>0,007</b>	<b>0,003</b>	<b>0,194</b>	<b>0,086</b>
66°10' с.ш. 36°00' в.д.	м	$T_1=14,0^\circ$	$T_2 = -1^\circ$	$T_1=14,0^\circ$	$T_2 = -1^\circ$	$T_1=14,0^\circ$	$T_2 = -1^\circ$	$T_1=14,0^\circ$	$T_2 = -1^\circ$
	0	13,47	12,43	60,40	55,74	0,249	0,062	1,116	0,279
	5	<b>4,01</b>	<b>4,75</b>	<b>24,91</b>	<b>29,50</b>	0,071	0,018	0,441	0,114
	20	<b>4,49</b>	<b>4,87</b>	<b>25,22</b>	<b>27,36</b>	0,090	0,035	0,503	0,196
	30	8,00	7,86	54,42	53,47	0,131	0,052	0,889	0,356
	40	2,27	2,04	26,40	23,72	0,124	0,020	1,447	0,235
	100	<b>6,75</b>	<b>8,30</b>	<b>75,00</b>	<b>90,33</b>	0,084	0,038	0,934	0,421
	160	1,41	0,55	35,25	13,75	0,031	0,016	0,773	0,403
66°12' с.ш. 34°59' в.д.	м	$T_1=11,0^\circ$	$T_2 = -1^\circ$	$T_1 = 11,0^\circ$	$T_2 = -1^\circ$	$T_1=11,0^\circ$	$T_2 = -1^\circ$	$T_1=11,0^\circ$	$T_2 = -1^\circ$
	0	<b>8,20</b>	<b>12,37</b>	<b>65,60</b>	<b>98,96</b>	<b>0,023</b>	<b>0,026</b>	<b>0,183</b>	<b>0,204</b>
	10	<b>8,28</b>	<b>13,81</b>	<b>78,11</b>	<b>130,28</b>	<b>0,019</b>	<b>0,023</b>	<b>0,176</b>	<b>0,221</b>
	20	8,03	7,47	105,66	98,29	<b>0,013</b>	<b>0,022</b>	<b>0,167</b>	<b>0,286</b>
	30	<b>3,80</b>	<b>6,10</b>	<b>84,68</b>	<b>130,00</b>	<b>0,009</b>	<b>0,013</b>	<b>0,200</b>	<b>0,266</b>
	40	<b>2,60</b>	<b>6,11</b>	<b>81,71</b>	<b>174,57</b>	<b>0,008</b>	<b>0,010</b>	<b>0,226</b>	<b>0,271</b>
	100	<b>2,00</b>	<b>3,19</b>	<b>100,00</b>	<b>151,90</b>	0,008	<b>0,008</b>	0,400	0,395
	285	<b>3,55</b>	<b>4,92</b>	<b>104,41</b>	<b>144,71</b>	<b>0,015</b>	<b>0,016</b>	<b>0,429</b>	<b>0,459</b>

**Примечание:** выделены значения ферментативных активностей в тех случаях, когда они увеличиваются с уменьшением температуры реакции.

Здесь существуют разнообразные популяции микропланктона, которые по-разному изменяют активность фосфатазы в зависимости от изменения температуры. В водах на границе Бассейна и Кандалакшского зал. во всей толще скорости реакций, катализируемых фосфатазой в отличие от ЭТС увеличивались в два раза при повышении температуры на 10 °С в области температур: -1 °С-14 °С. Однако, собственно в водах Белого моря выявлена разная зависимость активности фосфатазы от температуры. В основном, повышение температуры выше 10° С приводило к ингибированию фермента, в некоторых случаях скорости реакции были одинаковыми и при высоких (не выше 14° С) и при низких температурах (-1,0 °С), также как и в случае с ЭТС происходит снижение энергий активации этих реакций в 3-5 раз. Это указывает на один из возможных механизмов приспособления организмов к условиям низких температур, что дает возможность существования температурного преферендума, который был показан на примере массовых видов зоопланктона Белого моря [Колосова, 1975].

Осенью в Белом море процессы потребления кислорода и гидролитического расщепления ОВ в столбе воды замедляются, что в основном связано не с изменением температуры в столбе воды, а с изменением биомассы гетеротрофов.

Таким образом, температура не является основным регулирующим фактором трансформации ОВ в морской экосистеме. Скорости трансформации регулируются совокупностью целого ряда условий, главными из которых являются физиологическое состояние популяции планктона и бентоса и доступность того или иного органического соединения в качестве субстрата.

Наши исследования показали, что популяции микропланктона Белого моря обладают низкими энергиями активаций основных реакций метаболизма (3-6 ккал/М), что позволяет им поддерживать интенсивность обмена, сопоставимую с интенсивностью обмена обитателей теплых вод.

***Скорости трансформации органического вещества в осадках.*** На примере осадков глубоководной части Белого моря показано, что величины скоростей и гидролитических, и окислительно-восстановительных процессов значительно различаются не только по фракциям осадка, но и в одноименной фракции осадков, отобранных в разных районах.

Распределение активности фосфатазы от осадка к осадку и по фракциям осадка очень разнообразно (табл. 10). Так в некоторых районах общая активность фосфатазы в придонной воде в 2-17 раз выше, чем активность этого фермента в глубинных водах, в некоторых - активность фосфатазы в придонной воде такая же как и в глубинной воде, тогда как в некоторых районах активность фосфатазы не обнаруживается ни в глубинной воде и ни в одном из жидких слоев осадка.

Увеличение общей активности ферментов в придонной воде по сравнению с общей активностью в глубинной воде не всегда связано с увеличением их удельной активности. Увеличение общей активности в придонной воде происходит в основном за счет увеличения количества гетеротрофов, расщепляющих фосфоорганические соединения. Для фракции жидкого ила характерны самые большие величины общей активности щелочной фосфатазы, по сравнению с придонной водой ее значения возрастают в 90-250 раз

**Таблица 10.** Общая и удельная активность ферментов ЭТС, фосфатазы, протеазы и времена оборота ОВ ( $T_{об}$ ) и белка ( $T_{об}$ ) в придонной воде и осадках Кандалакшского залива Белого моря (май – июнь 1999 г.)

		ЭТС <sub>общ.</sub>	ЭТС <sub>уд.</sub>	$T_{об}$	$P_{общ.}$	$P_{уд.}$	$P_{общ.}$	$P_{уд.}$	$T_{об}$
		мклО <sub>2</sub> /л×ч	мклО <sub>2</sub> /ч* мг б	сут.	мкМ Р/л×ч	мкМ Р/ч мг б	мг каз./л* ч	мг каз./ч мг б	час
Координаты		(66°25'с.ш.34°22'в.д.)							
Вода:	250 м	0,52	9,45	364	0,003	0,06	0,12	2,10	1,1
	придонная	8,01	18,94	32	0,05	0,11	0,00	0,00	-
	жидкий ил	0,00	0,00	-	4,30	0,17	-	-	-
Осадки, см	0	10,48	5,54	12	0,08	0,04	-	0,00	-
	5	8,98	4,18	15	0,12	0,06	0,22	0,10	10,0
	10	0,00	0,00	-	0,00	0,00	0,13	0,05	22,0
	15	4,95	1,74	29	0,00	0,00	-	0,07	15,0
	20	4,03	1,32	33	0,00	0,00	0,00	0,01	69,0
	24	2,65	0,99	47	0,00	0,00	0,11	0,04	25,0
Координаты		(66°22'с.ш.34°15'в.д.)							
Вода:	194 м	1,39	44,84	120	0,005	0,16	0,17	5,35	0,5
	придонная	3,31	22,36	71	0,01	0,03	0,51	3,47	0,5
	жидкий ил	110,0	6,80	11	2,50	0,15	683,00	42,20	0,03
Осадки, см	0	6,18	3,90	20	0,06	0,03	-	0,00	-
	5	4,08	1,59	31	0,02	0,01	0,07	0,03	39,0
	10	3,03	1,20	40	0,01	0,01	0,11	0,04	22,0
	15	3,91	1,62	29	0,00	0,00	0,02	0,01	105,0
	20	3,76	1,39	31	0,00	0,00	0,07	0,02	42,0
	25	4,19	1,51	29	0,00	0,00	0,00	0,00	-
Координаты		(66°29'с.ш.34°31'в.д.)							
Вода:	260 м	1,49	43,82	65	0,00	0,00	0,39	11,32	0,3
	придонная	4,03	29,85	41	0,01	0,08	0,15	1,14	1,4
	жидкий ил	0,00	0,00	-	2,50	0,09	493,00	18,30	0,06
Осадки, см	0	4,54	2,62	29	0,04	0,02	0,31	0,18	6,0
	5	3,67	1,66	34	0,02	0,01	0,19	0,09	11,0
	10	2,60	1,08	46	0,02	0,01	0,03	0,01	73,0
	15	4,46	1,94	24	0,00	0,00	0,05	0,02	48,0
	20	1,59	0,71	76	0,01	0,00	0,09	0,04	26,0
Координаты		(66°15'с.ш.33°57'в.д.)							
Вода:	177 м	0,98	26,50	202	0,00	0,00	0,10	2,78	1,9
	придонная	3,52	85,80	60	0,00	0,00	0,31	7,51	0,7
	жидкий ил	36,70	1,201	45	0,00	0,00	46,0	1,53	0,6
Осадки, см	0	6,03	2,98	22	0,09	0,04	0,04	0,02	56,0
	5	10,91	4,19	12	0,09	0,03	0,23	0,09	11,0
	10	4,83	1,39	30	0,01	0,00	0,10	0,03	36,0
	15	10,90	2,85	15	0,00	0,00	0,16	0,04	23,0



при незначительных изменениях удельной активности, что указывает на дальнейшее концентрирование здесь микроорганизмов, обладающих фосфатазной активностью. В твердой же фракции осадка фосфатазная активность встречается только до глубины 5–10 см, причем, величины общей активности здесь сопоставимы с величинами общей активности в придонной воде. С увеличением мощности слоя, как правило, пропорционально уменьшается как общая, так и удельная активность фосфатазы, что указывает на уменьшение количества организмов в популяции мейо- и микробентоса, способных на гидролитическое отщепление фосфатов от фосфоорганических соединений. Особый интерес представляет осадок, в твердой фазе которого появляется довольно значительная активность фосфатазы, несмотря на ее отсутствие и в столбе воды после скачка плотности, и в придонной воде, и в жидком иле. Следует отметить, что во всех пробах осадка величины общей фосфатазной активности в твердой фазе сопоставимы с величинами, характерными для вод фотического слоя в летний период, тогда как удельная активность здесь практически на порядок меньше величин, наблюдаемых в этих водах. По-видимому, доля организмов, способных минерализовать органический фосфат, в популяции микропланктона на порядок меньше, чем в популяции микробентоса.

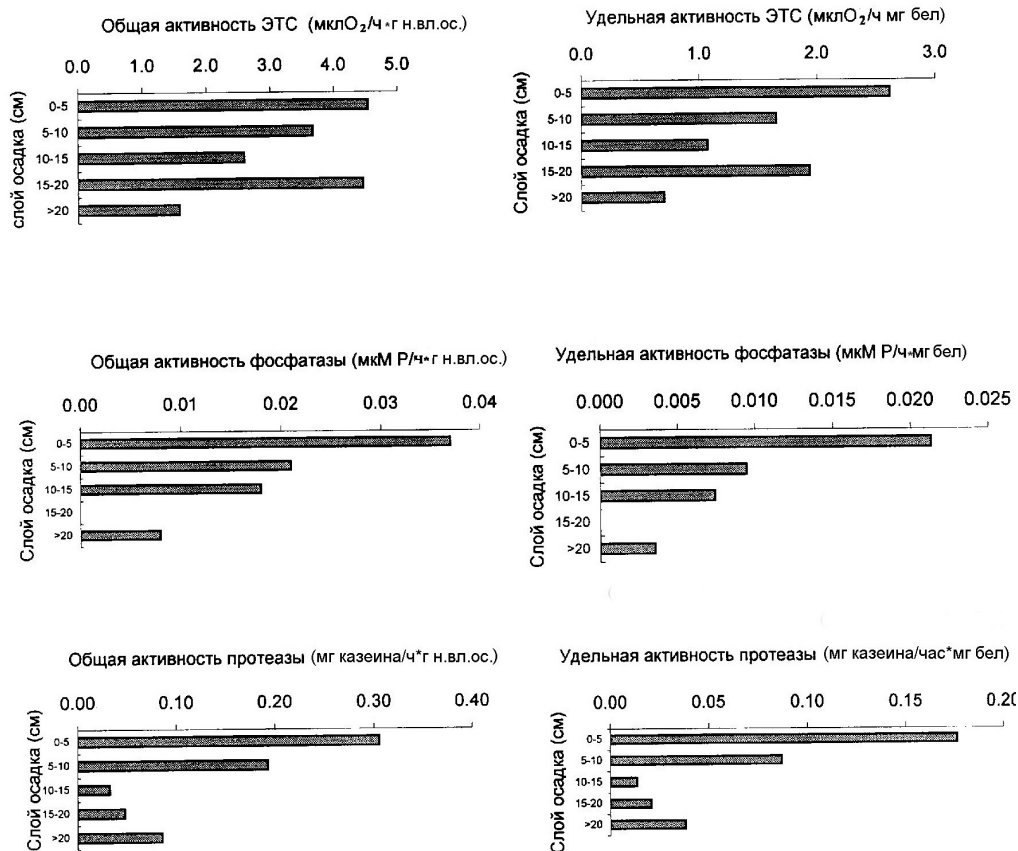
Активность других гидролитических ферментов – протеаз, также очень меняется от осадка к осадку и по фракциям осадка (табл. 10). В жидком иле также происходит и интенсификация процессов гидролитического расщепления белка. Здесь общая протеолитическая активность возрастает по сравнению с придонной водой в 460–3286 раз при незначительных изменениях удельной активности, что указывает на дальнейшее концентрирование в жидком иле микроорганизмов, обладающих протеазной активностью.

В твердой фазе осадка, как правило, в поверхностном слое, протеолитическая активность или минимальна, или равна аналитическому 0, тогда как максимальная активность характерна для слоя 5–10 см. Однако в некоторых районах самая высокая протеолитическая активность обнаружена в поверхностном слое осадка. Причем все изменения общей активности по слоям осадков в основном пропорциональны изменениям удельной активности, т.е. связаны с изменением количества мейо- и микробентоса, способного к гидролитическому расщеплению белков. Следует отметить, что только по фосфатазе гидролитическая активность уменьшается, с увеличением глубины колонки осадка, как это, например, было показано ранее для осадков Кильского зал. [Meуег-Reil, 1986]. Для активности же эстераз и протеаз такая закономерность не наблюдается, также как и для активности ферментов ЭТС (рис. 24). Если допустить, что реакции идут в основном на границе раздела фаз [Хайлов, 1982], то можно предположить, что протеазная активность имеет нулевой порядок по концентрации субстрата. Тогда, исходя из величин общей активности протеазы и концентрации белков, можно оценить время рециклинга белка в осадке. Как видно из таблицы, времена рециклинга минимальны в жидкой фазе осадка. В придонной воде эти значения колеблются в пределах 0,5–1,4 ч, что сопоставимо со значениями, характерными для столба воды над осадком, в жидком же иле они уменьшаются до 0,03 ч и не

превышают 0,65 ч. В твердой фазе осадка эти времена возрастают в десятки раз, и их значения изменяются от 6 до 105 ч в зависимости от осадка и мощности слоя, в котором определяли активность (табл. 10).

Общая активность ферментов ЭТС в придонной воде в 2–15 раз выше, чем активность этих ферментов в глубинных водах, находящихся над дном в пределах 2–5 м. Однако скорости потребления кислорода здесь сопоставимы со скоростями, полученными для фотического слоя над данным образцом грунта. Увеличение общей активности ферментов ЭТС в придонной воде по сравнению с общей активностью в глубинной воде не всегда связано с увеличением их удельной активности. Например, в одном грунте общая активность увеличивается приблизительно в 2,5 раза, а удельная активность уменьшается в 1,5–2 раза; в другом – общая активность увеличивается почти в 15 раз, а удельная – всего в два раза, и только в третьем образце грунта отмечается пропорциональное увеличение и общей, и удельной активности. Вероятно, увеличение общей активности в придонной воде происходит в основном за счет увеличения количества гетеротрофов, потребляющих кислород. Однако увеличение общей активности может происходить и за счет активации ферментов ЭТС в клетках микроорганизмов, которая инициирована понижением концентраций кислорода в придонной воде. Подобное увеличение активности ферментов ЭТС у микрогетеротрофов было впервые обнаружено в обедненных кислородом глубинных водах Тихого океана [Devol et al., 1976].

Наибольший интерес представляет интенсивность окислительно-восстановительных процессов в следующей фракции – в жидком иле. Встречаются образцы грунта, в которых здесь возрастает общая активность ЭТС в 10–30 раз по сравнению с придонной водой (табл. 10). Причем такая резкая интенсификация окислительно-восстановительных процессов в основном обусловлена значительным увеличением биомассы микрогетеротрофов в этом слое, т.к. концентрация белка здесь возрастает практически на два порядка, а удельная активность ферментов ЭТС при этом падает в 3 и 80 раз (см. табл. 7 и 10). С другой стороны, в образцах самого глубоководного грунта активность ЭТС в этой фракции равна аналитическому 0, хотя биомасса гетеротрофов по сравнению с придонной водой увеличивается здесь в 40 и 120 раз, соответственно. Подавленность окислительно-восстановительных процессов в жидком иле этих образцов грунта может быть связана либо с наличием соответствующих ингибиторов, либо – со стрессовым воздействием низких концентраций кислорода на микрофлору, поступающую сюда в процессе активного седиментогенеза ОВ в результате интенсивного весеннего цветения фитопланктона. Последнее вполне вероятно, т.к. в пробах жидкого ила из этого района осенью активность ЭТС не только появляется, но скорость потребления кислорода здесь возрастает в 100 раз по сравнению с придонным слоем в основном за счет увеличения удельной активности ферментов ЭТС. По-видимому микроорганизмы адаптировались к условиям кислородной недостаточности путем активации ферментов ЭТС. Отсутствие активности ферментов ЭТС в жидком иле не сказывается на их активности в твердой фазе осадка. Как правило, максимальные скорости окислительно-



**Рис. 24.** Вертикальное распределение активности ферментов в осадках Кандалакшского залива

восстановительных процессов характерны для верхних 5 см грунта, снижаясь в 2–5 раз в более глубоких слоях в основном за счет понижения удельной активности этих ферментов, т.е. за счет их ингибирования (табл. 10, рис. 24). Неравномерным распределением ингибиторов по слоям в колонке грунта можно объяснить и неравномерность изменения интенсивности окислительно-восстановительных процессов в этих слоях.

Исходя из скоростей ферментативного окисления ОВ и его концентраций, а также при тех допущениях, которые были сделаны для протеолиза, мы оценили времена оборота осажженного ОВ (табл. 10). Как правило, времена рециклинга ОВ в жидкой фазе осадка того же порядка, что и в твердой и намного превышают времена рециклинга белка. В жидкой фазе эти значения колеблются от 11 до 71 сут, а в твердой фазе – в пределах 12–76 сут. Значительное превышение времен рециклинга ОВ над временами рециклинга белков в донных осадках очень важно, т.к. это дает возможность наиболее полного использования ОВ биоценозами бентоса, прежде чем оно будет минерализовано. Ранее такое же временное соотношение между гидролитиче-

ским расщеплением белка до аминокислот и полной минерализацией ОВ в результате его окисления наблюдали в антарктических осадках и в осадках у берегов Перу [Андреева, Агатова, 1985], а также в осадках Японского моря [Agatova et al., 1986].

Таким образом, биохимические исследования осадков глубоководной части Белого моря показали, что в жидкой фазе осадков содержатся высокие концентрации ОВ, которые интенсивно перерабатываются мейо- и микробентосом. В твердой же фазе осадков и гидролитические процессы расщепления ОВ, и процессы его окисления менее активны.

Исходя из всего вышеизложенного, можно утверждать, что в экосистемах Белого моря очень интенсивны процессы биохимического преобразования как автохтонного, так и аллохтонного ОВ не только в толще воды, но и в осадках. Причем, в эти процессы активно включены все формы ОВ от истинно растворенного до ОВ осадков, что обеспечивает высокий продукционный потенциал моря.

### Биологическая продуктивность

Биологическая продуктивность водоема характеризуется изменением биомассы сообщества его организмов в единицу времени [Одум, 1986; Алимов, 2004].

Исследования различных экосистем Белого моря показали, что за последние 20–30 лет несмотря на наличие значительных межгодовых колебаний продуктивность как автотрофных организмов, так и гетеротрофных, находящихся на разных трофических уровнях, сохраняется практически без изменений [Бергер, 2007; Житний, 2007; Биол. рес. 2012].

Промысловые гидробионты принято подразделять на четыре основные группы: рыбы, беспозвоночные, морские млекопитающие и морские растения. Все эти группы промысловых организмов присутствуют в Белом море. Основные промысловые виды рыб здесь это – навага, сельдь и семга. Соотнесение годовой продукции планктонных и бентосных организмов с их потреблением рыбами показало, что продукция данных организмов превосходит ее потребление указанными консументами примерно на два порядка. Это дает основание полагать, что нынешние запасы рыб не только не лимитированы количеством пищи, но могут быть даже на порядок больше [Бергер, 2007]. К тому же по своему составу и зоопланктон, и бентос Белого моря являются хорошей кормовой базой для планктонофагов и бентофагов.

Однако в начале XXI в. ежегодная добыча всех этих объектов промысла была гораздо ниже общего допустимого улова (ОДУ), что наглядно демонстрируется табл. 11. Следует отметить, что в таблице приведены данные по вылову согласно официальной статистике, по экспертным же оценкам эти значения могут быть в 1,2–2 раза выше, как, например, это показано для промысла наваги. Но даже если мы будем ориентироваться на экспертные оценки, то и тогда из таблицы ясно виден большой недостаток освоения всех групп промысловых гидробионтов, который, исключая водоросли, к 2011 г. только увеличился.

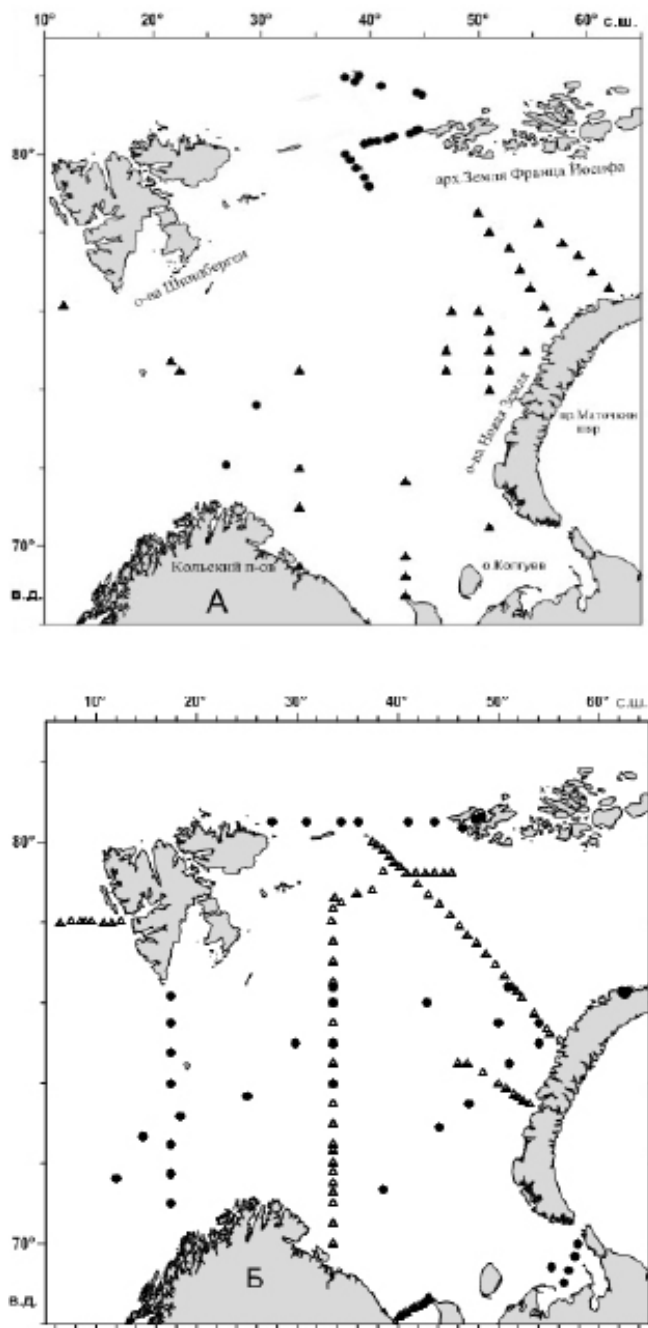
**Таблица 11.** ОДУ и ежегодное изъятие промысловых гидробионтов [Характеристика 2012]

Объект промысла	ОДУ на 2001 г.	Промысел за год, % от ОДУ	ОДУ на 2011 г.	Промысел за год, % от ОДУ
Ламинарии	29,4 тыс. т	11	29,4 тыс. т	48
Фукоиды	1,7 тыс. т	15	1,7 тыс. т	15
Сельдь	1,8 тыс. т	49	2,0 тыс. т	30
Навага	1,2 тыс. т	50/60	0,95 тыс. т	46/77
Гренландский тюлень	45,1 тыс. шт	89	23,06 тыс. шт	0
Кольчатая нерпа	1,3 тыс. шт	45	0,5 тыс. шт	20

Такая депрессия беломорских промыслов в основном объясняется демографической и социально-экономической ситуациями в регионе, население которого за последние 20 лет сократилось более чем на 15%. Многие рыболовецкие фактории, промысловые участки и тони заброшены. Большинство поморских деревень прекратили свое существование [Плюснин, 2003; Бергер 2007]. Специалисты считают, что одной из основных мер, направленных на восстановление уровня беломорских промыслов и улучшения социально-экономической ситуации в регионе, является развитие в этой акватории марикультуры различных рыб (сельдь, радужная форель, горбуша и др.), двустворчатых моллюсков (мидии) и водорослей (ламинария сахаристая) [Алимов и др. 2008; Биол. рес. 2012]. Действительно, как следует из выше представленных данных по пространственно-временному изменению количества и качества ОВ, а также по скоростям его преобразования, в заливах и многочисленных бухтах Белого моря есть все предпосылки для продуктивного культивирования различных промысловых гидробионтов.

### **Баренцево море**

Баренцево море является самым высокопродуктивным арктическим морем. Оно простирается с востока на запад от о. Новая Земля до архипелага Шпицберген и Норвежского моря, а с севера на юг от архипелага Земля Франца-Иосифа до берегов России и Норвегии (рис. 25). Большая шельфовая зона, занимающая практически 90% от всей площади моря, и половина площади которой круглый год свободна ото льда, смешение теплых атлантических и холодных Полярных водных масс, что привело к формированию устойчивого Полярного фронта и подъему богатых биогенными элементами глубинных вод, таяние льдов – все это обуславливает высокую ПП в его водах. Практически во всех районах моря активное цветение происходит весной и ранним летом, обеспечивая среднюю годовую ПП в пределах  $0,13 \times 10^9$  т С– $3,18 \times 10^9$  т С [Кузнецов, Шошина 2003; The Barents Sea, 2011]. Это море характеризуется не только высокой биологической продукцией на разных трофических уровнях, но и большим видовым разнообразием его обитателей. Например, здесь встречается около 150 различных видов рыб, из ко-



**Рис. 25.** Схема станций в Баренцевом море, на которых сотрудниками ВНИРО проведены исследования ОВ: А – НЭС «Академик Федоров» 1998 г. (●); НИС «Ф. Нансен» 2004 г. (▲); Б – НИС «Проф. Молчанов» 2013 г. (Δ); НИС «Академик М. Келдыш» 2016 г. (●)

торых самыми главными промысловыми видами является мойва (*Mallotus villosus*) и треска (*Gadus morhua*). Значительные запасы рыбы обеспечивают существование большого разнообразия млекопитающих от дельфинов до белых медведей и одну из самых больших колоний птиц [Ecosystem Barents Sea, 2009].

Несмотря на то, что даже в самые суровые зимы ледовое покрытие Баренцева моря не превышает 0,9 млн км<sup>2</sup> из общей площади 1,512 млн км<sup>2</sup>, достигая максимальных значений в феврале и марте, лед играет большую роль в обеспечении высокой продуктивности этого моря. Поэтому для понимания процессов, формирующих и поддерживающих функционирование морской экосистемы Баренцева моря, необходимо количественное и качественное изучение ОВ, а также скоростей его преобразования не только в водной толще, но и во льдах.

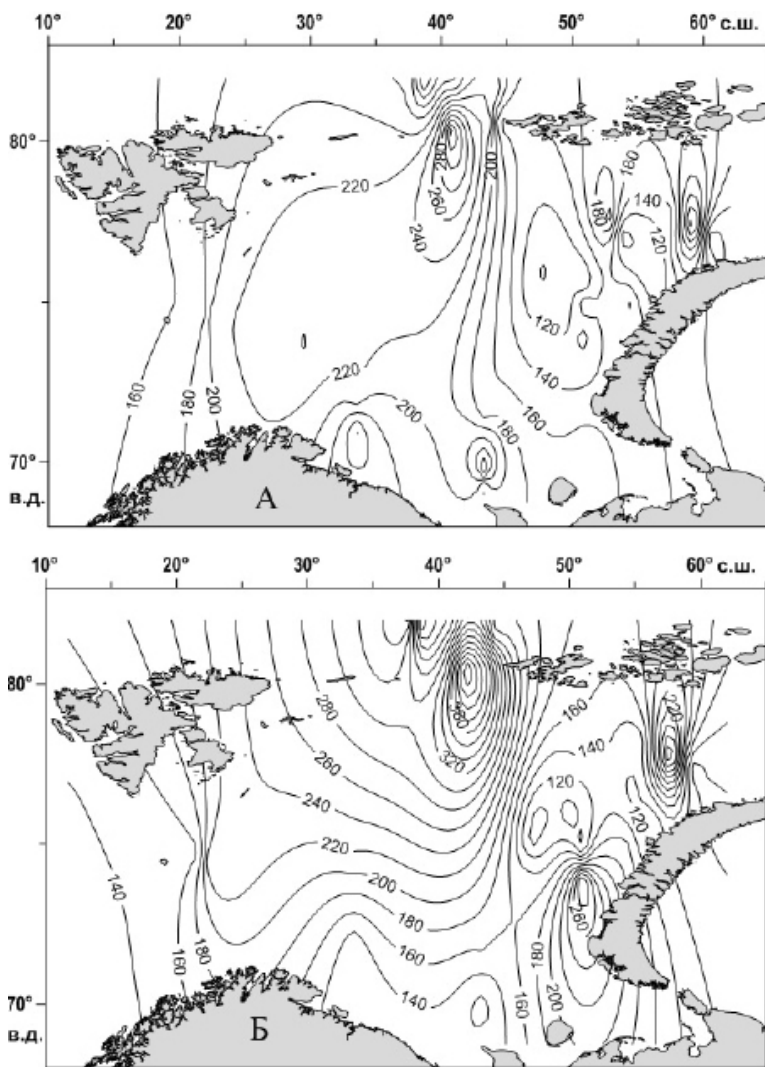
К сожалению, очень мало данных о концентрации, элементном и биохимическом составе ОВ как в водных, так и в ледовых экосистемах арктических морей вообще и Баренцева моря в частности [Романкевич, Ветров 2001].

### Пространственно-временное распределение органического вещества

**Растворенный и взвешенный  $C_{орг}$ .** Данные из разных источников по распределению этих показателей в водах Баренцева моря колеблются в очень широких пределах от 59 до 482 мкМ/л  $C_{орг}$  для РОУ и от 0,25 до 38,08 мкМ/л  $C_{орг}$  для ВОУ [Романкевич, Ветров 2001; Агатова и др., 2007; Shevchenko et al., 1999; Gasparovic et al., 2007; Ecosystem Barents Sea, 2009].

Концентрации ОВ, полученные сотрудниками ВНИРО во время экспедиционных работ на НЭС «Академик Федоров» в октябре 1998 г., в августе – октябре 2004 г. во время экспедиционных работ на НИС «Ф. Нансен», в июне 2013 г. на НИС «Проф. Молчанов» и в августе – сентябре 2016 г. на НИС «Академик М. Келдыш», показали большую вариабильность их как в поверхностных, так и в глубинных водах (рис. 26, 27). Причем, если максимальные концентрации ВОУ в основном приурочены к фотическому слою и к районам максимальной ПП, то максимальные концентрации РОУ встречали на разных глубинах, в зависимости от интенсивности гидрологических, физико-химических и биологических процессов.

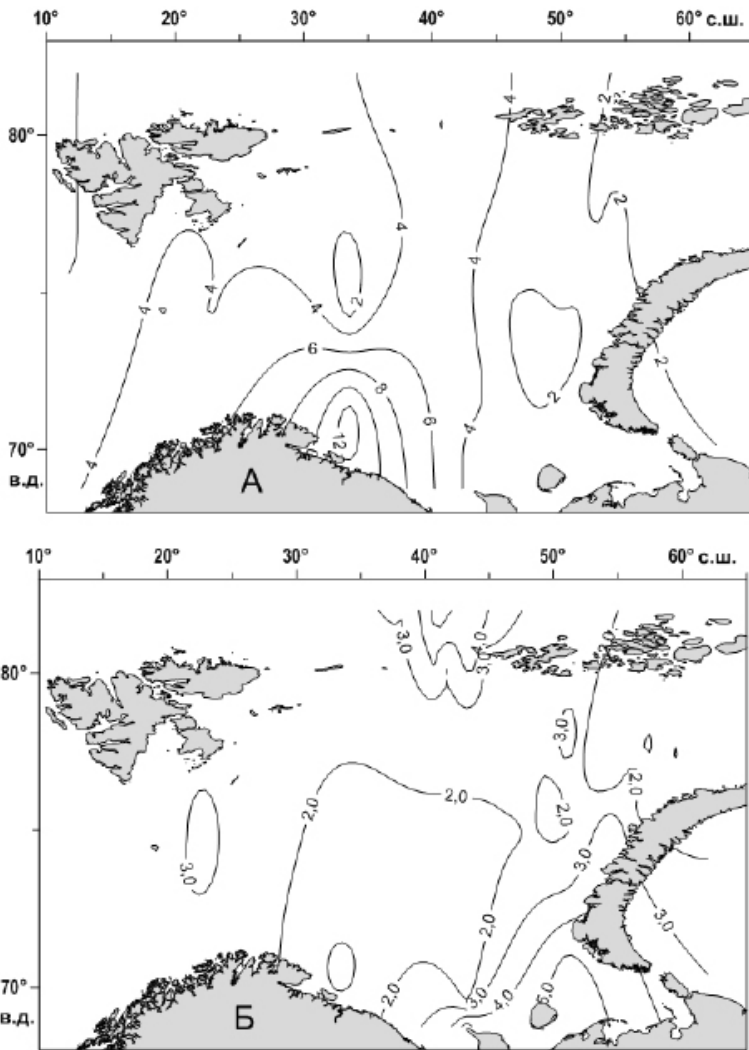
Наибольшие концентрации в фотическом слое (220–300 мкМ/л  $C_{орг}$ ) были обнаружены в зоне интенсивного ПП и в подледной воде. Создается впечатление, что осенью из ледовой зоны выносятся холодные воды, обогащенные ОВ, и в основном распространяются в юго-западном направлении (рис. 26 А). Исследования, проведенные тоже осенью (август – сентябрь 1976 г.) на разрезе г. Мурманск – Земля Франца-Иосифа [Романкевич, Ветров, 2001], также показали увеличение концентраций  $C_{орг}$  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 водах, но и в придонных (рис. 26 Б). Причем, кон-



**Рис. 26.** Распределение РОУ (мкМ/л) в Баренцевом море:  
 А – на поверхности; Б – в придонном слое

центрации  $C_{орг}$  здесь на 19–39 мкМ/л  $C_{орг}$  выше, чем в поверхностном слое, т.е. более холодные и плотные арктические воды опускаются на дно. Тогда как, на шельфе у Кольского п-ова, где и осенью интенсивны процессы ПП, концентрации  $C_{орг}$  в поверхностных водах на 19–39 мкМ/л  $C_{орг}$  выше, чем в придонных. В центре же желоба Франца-Виктории увеличение концентраций растворенного  $C_{орг}$  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. Подтверждением этого предположения является тот факт, что такое увеличение концентраций  $C_{орг}$  происходит за счет значительного увеличения





**Рис. 27.** Распределение ВОУ (мкМ/л) в Баренцевом море:  
 А – на поверхности; Б – в придонном слое

концентраций растворенных углеводов (рис. 34), которые могут образовываться абиотическим путем при полимеризации альдегидов и кетонов метанового ряда [Reid, Orgel, 1967].

Однако, на акватории от 82°25' с.ш. до 79°23' с.ш. и от 28°42' в.д. до 30°57' в.д., в июле 2004 г. группой хорватских и норвежских ученых были получены данные, по которым летние концентрации РОУ и в фотическом слое, и в более глубоких слоях в 2–5 раз ниже зафиксированных в вышеназванных работах осенью [Gasparovic et al., 2007]. Удивительно, что летом уменьшение концентраций от фотического слоя ко дну не превышает 8,3 мкМ/л  $C_{орг}$ , тогда как осенью разница концентраций РОУ по вертикали могла достигать

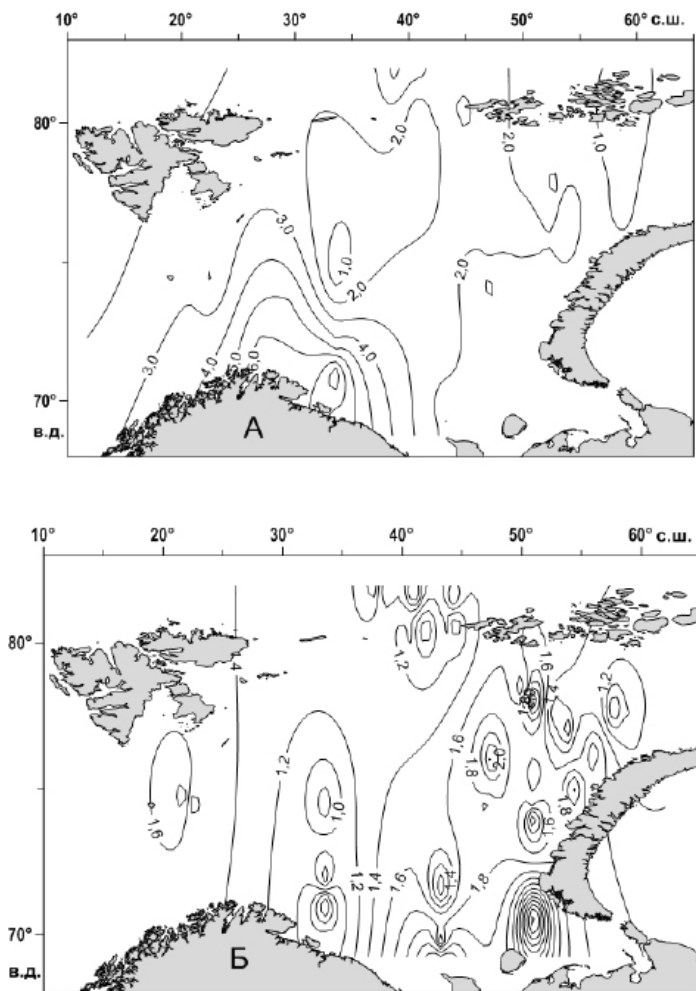
более 80 мкМ/л  $C_{орг}$ , при большой неоднородности его вертикального распределения (рис. 28, см. приложение).

В местах распространения трансформированных вод Атлантики на глубинах 100–280 м происходит увеличение концентраций РОУ, что обуславливает неравномерное вертикальное распределение ОВ в этом районе. Между 46° в.д. и 50° в.д. выделяется зона пониженных концентраций, менее 120 мкМ/л  $C_{орг}$ . Вероятно, осенью процессы ПП здесь минимальны, а поступление богатых ОВ арктических вод преграждается архипелагом Земля Франца-Иосифа. Однако около 58° в.д. на 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. Пятно повышенных концентраций растворенного  $C_{орг}$  можно наблюдать и на траверзе пр. Маточкин шар, но только в придонном слое. Интересно, что влияние стока р. Печора на распределение  $C_{орг}$  также в значительной степени проявляется в придонном слое. Вероятно, ОВ, поступающее с речными водами, в районе образования биогидрохимического барьера опускается на дно. На увеличение концентраций  $C_{орг}$  в морских водах оказывает заметное влияние и береговой сток, т. к. в районах материкового склона зафиксированы высокие концентрации его от поверхностных до придонных слоев.

В период наших исследований концентрации ВОУ также менялись в очень широких пределах от 0,25 до 15,17 мкМ/л  $C_{орг}$ . 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  $C_{орг}$  (до 16 мкМ/л) зафиксированы не на поверхности, а в слое 10–20 м. Содержание же взвешенного  $C_{орг}$  в придонном слое изменяется в пределах от 0,25 мкМ/л  $C_{орг}$  до 5,67 мкМ/л  $C_{орг}$  (рис. 27). Следует отметить, что минимальные концентрации  $C_{орг}$  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 ОВ, и в основном распространяются в юго-западном направлении. (рис. 27 А). В придонном слое этот язык повышенных концентраций взвешенного  $C_{орг}$  не распространяется так далеко на юг, как в поверхностном слое, а значения концентраций здесь превышают 5 мкМ/л  $C_{орг}$ . Интересно, что влияние печорских вод проявляется только в придонном слое, в котором под их воздействием образуется язык повышенных концентраций ВОВ, более 5 мкМ/л  $C_{орг}$  (рис. 27 Б). Это еще раз подтверждает предположение, что ОВ, поступающее с речными водами, в результате образования биогидрохимического барьера, быстро опускается на дно. Причем, на частицах взвеси может сорбироваться и РОВ.

Неравномерность распределения РОВ и ВОВ по всей акватории обуславливает и довольно значительные колебания во вкладе взвешенного



**Рис. 29.** Относительное содержание взвешенного органического вещества от общего органического вещества (%): А – поверхностный слой; Б – придонный слой

ОВ в общее содержание ОВ. Величины этого вклада изменяются от 0,08 до 9,42%. Как правило, ОВ фотического слоя содержит относительно больше взвешенного  $C_{орг}$ , чем ОВ придонного слоя. Исключение составляет район, находящийся под влиянием печорских вод. Здесь в придонном слое за счет механизмов соосаждения содержание ВОВ в общем пуле ОВ увеличивается в 2–4 раза по сравнению с поверхностным слоем (рис. 29).

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. 12 и 13.

**Таблица 12.** Пределы изменения концентраций РОУ и ВОУ и их средние значения, полученные в разные годы в водах Баренцева моря

Период	РОУ мкМ/л С <sub>орг</sub>		ВОУ мкМ/л С <sub>орг</sub>	
	Фотический слой	60-750м	Фотический слой	60-750м
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

**Примечания:** над чертой – пределы значений; под чертой – средние значения.

Данные 1976, 1997 гг. [Романкевич, Ветров, 2001]. Данные 2004 г. [Агатова и др., 2007]. Данные 2016 г. [Кодрян и др., в печати].

**Таблица 13.** 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/л С <sub>орг</sub>		ВОУ мкМ/л С <sub>орг</sub>	
	Фотический слой	60-750м	Фотический слой	60-750м
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

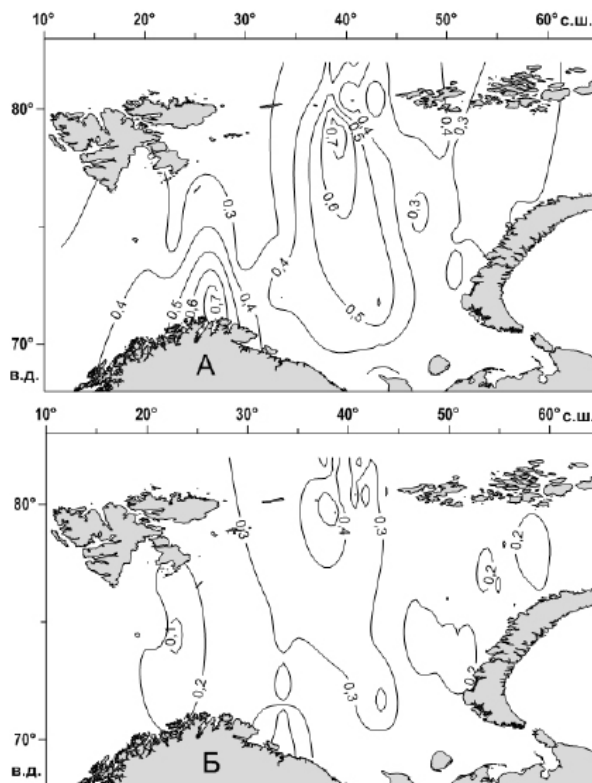
**Примечания:** над чертой – пределы значений; под чертой – средние значения. Данные 1976, 1997 гг. [Романкевич, Ветров, 2001]. Данные 1998 г. октябрь [Агатова и др., 2001]. Данные 2004 г. июль [Gasparovic et al., 2007]. Данные 2004 г. август-сентябрь [Агатова и др., 2007]. Данные 2016 г. [Кодрян др., в печати]

Наиболее показательным будет сравнение данных, полученных в августе-сентябре 2004 и 2016 г., т.к. обработка и анализ проб проводился одним и тем же коллективом одним и тем же методом.

Средние концентрации РОУ не только в фотическом слое, но и вплоть до придонного слоя, были ниже более чем на 25% в 2004 г. 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, van Dijken, 2015], которые показали увеличение чистой ПП с 1998 по 2012 г. 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 табл. 13, 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  $C_{\text{орг}}$  по исследованной акватории моря распределен очень неравномерно (рис. 30). Осенью величины его концентраций колеблются от 0,01мкМ/л до 0,71мкМ/л. Как правило, высокие концентрации 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. Подледные арктические воды обогащены не только  $C_{\text{орг}}$ , но и  $P_{\text{орг}}$ . Распределение  $P_{\text{орг}}$  в столбе воды также неоднородно. При общей тенденции уменьшения концентраций с глубиной в зонах проникновения Северо-Атлантической трансформированной воды наблюдаются минимальные концентрации  $P_{\text{орг}}$ . 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]. 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 (ср. рис. 26 и 30). Такое несовпадение обуславливает и очень большую неоднородность значений молярных отношений С/Р как в поверхностных, так и в придонных водах. Как правило величины С/Р отношений в поверхностных водах ниже, чем в придонных. Следует отметить, что вообще для вод Баренцева моря характерны высокие значения отношений С/Р, часто намного превышающие молярные отношения этих элементов не только по Редфелду, но и пересмотренные в последнее время Летчером и Муром [2015] молярные отношения (рис. 31). Так, в поверхностных водах величины этих отношений изменяются от 160 до 1155, а в придонных – от 413 до 2103. Максимальные значения С/Р, более 2800, были получены нами в зонах проникновения североатлантической 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 также отмечался очень ши-

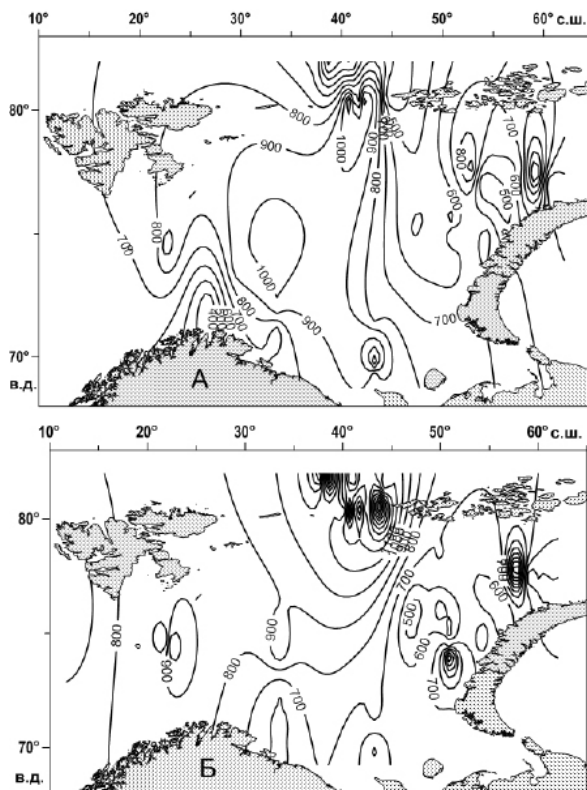


**Рис. 30.** Распределение органического фосфора (мкМ/л) в водах Баренцева моря:  
 А – поверхностный слой; Б – придонный слой

рокий диапазон величин молярных отношений 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 отношением 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.

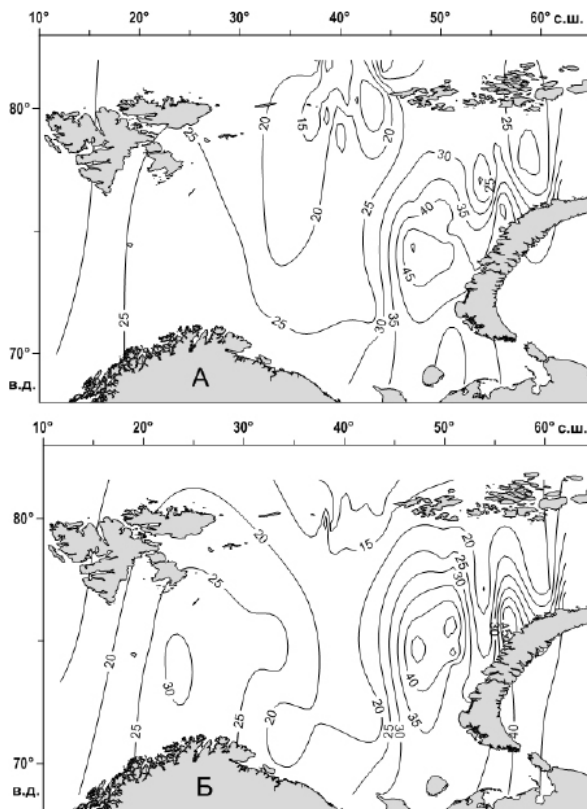
Подробные многолетние исследования состояния биогенных элементов в водах Баренцева моря, проводимые сотрудниками Мурманского морского биологического института, показали значительную межсезонную изменчивость концентраций  $P_{орг}$  в фотическом слое [Матишов и др., 1997]. Интересно, что в марте-апреле  $P_{орг}$  практически полностью исчезает из всей 100-метровой толщи воды и появляется с развитием планктона, причем, осенний максимум концентрации  $P_{орг}$  в фотическом слое в несколько раз выше весеннего.

**Органический азот** также как и  $C_{орг}$  и  $P_{орг}$  по исследованной акватории моря распределен очень неравномерно (рис. 32). Осенью величины его кон-



**Рис. 31.** Распределение значений молярного отношения  $C/P$  в водах Баренцева моря: *А* – поверхностный слой; *Б* – придонный слой

центраций колеблются от 5,34 до 57,77  $\mu\text{M}/\text{l}$   $N_{\text{орг}}$ . Следует отметить, что трансформированные арктические воды, которые обогащены  $S_{\text{орг}}$  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 же наиболее подверженному влиянию теплых атлантических водных масс, на юго-западе моря, распределение  $N_{\text{орг}}$  довольно равномерно по всей водной толще. Как показали исследования сотрудников МБИ 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 [Матишов 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 прол. Маточкин шар (45–52° в.д.) и в районе Печерского моря (рис. 32) 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  $C/P$  отношений в поверхностных водах ниже, чем в придонных, то такая закономерность для

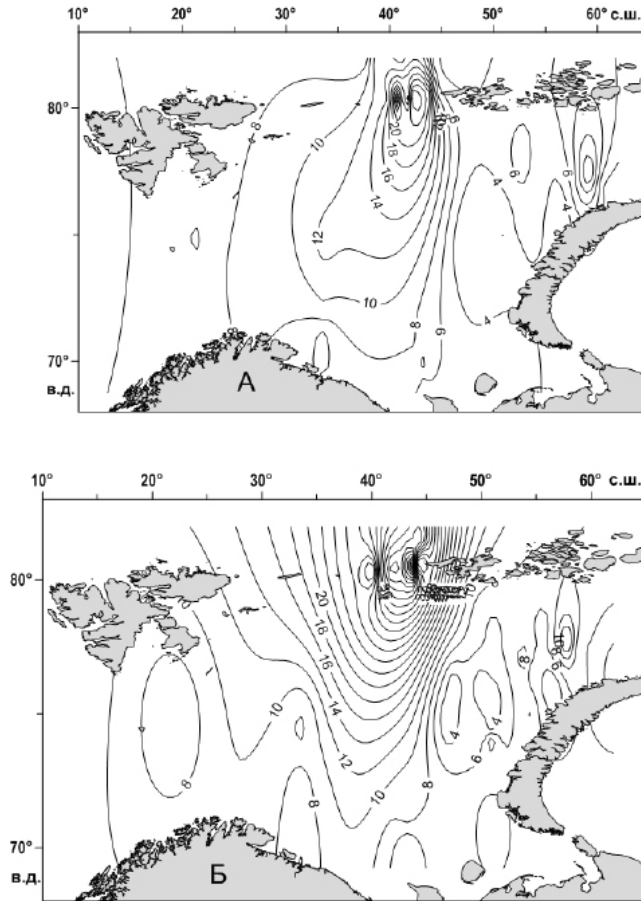


**Рис. 32.** Распределение органического азота (мкМ/л) в водах Баренцева моря:  
 А – поверхностный слой; Б – придонный слой

величин отношений  $C/N$  наблюдается в районах влияния теплых атлантических вод и в районе распространения холодных арктических вод (рис. 33). 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, и 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  $C_{орг}$ , так и самыми низкими концентрациями  $N_{орг}$ , здесь (см. рис. 26 и 32).

Следует отметить, что самые высокие концентрации  $N_{орг}$ , которые зафиксированы в районе о-ва Новая Земля, находятся при сравнительно низких концентрациях  $C_{орг}$  относительно других районов Баренцева моря. Поэтому для ОВ в этой акватории характерны самые низкие значения молярного отношения  $C/N$ , в некоторых случаях даже ниже двух. Из природных соединений только мочевина и производные пуриновых и пиримидиновых оснований обладают такими низкими значениями молярного отношения  $C/N$ . С этой точки зрения вполне вероятно, что воды Баренцева моря здесь загрязнены азотсодержащими веществами не биологического происхождения.





**Рис. 33.** Распределение значений молярного отношения C/N в водах Баренцева моря:  
 А – поверхностный слой; Б – придонный слой

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 этих водах. 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, и величины молярного отношения C/N от весны к лету уменьшаются от 20 до 17 [Skoog at al., 2001]. В период же интенсивного цветения фитопланктона эти значения в РОВ равны 5–6, увеличиваясь до 10–16 по мере затухания цветения [Kortzinger at al., 2001]. Аналогичным образом изменяются и молярные отношения C/N и в ВОВ, возрастая от 5,8 до 8,9 к концу цветения (Mei at 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.

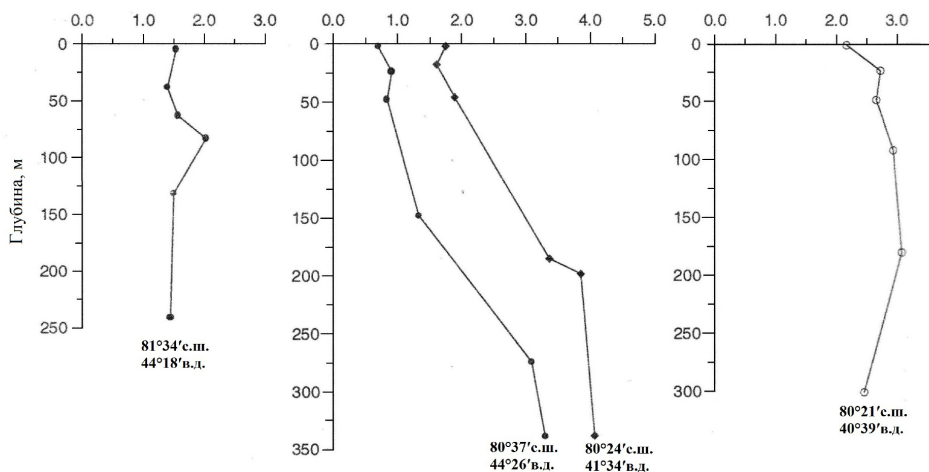
## Распределение основных биохимических компонентов

Пространственное распределение основных биохимических компонентов РОВ и ВОВ, как правило, аналогично пространственному распределению РОУ и ВОУ, однако распределение индивидуальных биохимических веществ в большей степени зависит от интенсивности тех или иных биологических процессов. Например, в Баренцевом море 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. 14).

**Таблица 14.** Средние значения концентраций РОУ, ВОУ и основных биохимических компонентов ВОВ и РОВ (мг/л) в разных типах вод Баренцева моря от 79°23' с.ш. до 82°25' с.ш.

Показатель	Октябрь 1998 г.			Август - сентябрь 2016 г.		
	Поверхностные арктические	Трансформированные атлантические	Придонные	Поверхностные арктические	Трансформированные атлантические	Придонные
Температура, Т°С	<-1,2 <sup>о</sup>	1-2,5 <sup>о</sup>	Около 0 <sup>о</sup>	<-1,2 <sup>о</sup>	1-2,5 <sup>о</sup>	Около 0 <sup>о</sup>
РОУ	<u>1,17-2,99</u> 1,69	<u>1,22-2,63</u> 2,11	<u>1,57-3,19</u> 2,34	<u>1,42-5,08</u> 3,67	<u>1,35-4,05</u> 3,09	<u>1,58-4,96</u> 3,53
Белки растворенные % от РОВ	<u>0,034-0,156</u> 0,097 1,8%	<u>0,036-0,192</u> 0,099 1,3%	<u>0,044-0,232</u> 0,104 1,2%	<u>0,033-0,096</u> 0,059 2%	<u>0,024-0,108</u> 0,053 2%	<u>0,026-0,094</u> 0,052 1,5%
Углеводы растворенные % от РОВ	<u>0,21-2,73</u> 1,48 8%	<u>0,91-3,71</u> 2,46 32%	<u>1,44-4,06</u> 3,02 35%	<u>0,162-1,680</u> 0,478 13%	<u>0,297-1,986</u> 0,930 30%	<u>0,297-1,960</u> 0,958 27%
Липиды растворенные % от РОВ	<u>0,62-1,85</u> 0,97 18%	<u>1,12</u> 0,84-1,54 15%	<u>0,93</u> 0,43-1,32 11%	<u>0,647</u> 0,303-1,397 18%	<u>0,616</u> 0,330-1,007 20%	<u>0,583</u> 0,270-0,875 16%
ВОУ	<u>0,029-0,072</u> 0,058	<u>0,030-0,050</u> 0,042	<u>0,033-0,066</u> 0,047	<u>0,026-0,089</u> 0,054	<u>0,015-0,061</u> 0,030	<u>0,018-0,035</u> 0,026
Белки взвешенные % от ВОВ	<u>0,024-0,051</u> 0,039 34%	<u>0,015-0,032</u> 0,022 26%	<u>0,016-0,051</u> 0,026 28%	<u>0,020-0,073</u> 0,043 40%	<u>0,007-0,024</u> 0,013 30%	<u>0,010-0,025</u> 0,018 36%
Углеводы взвешенные % от ВОВ	<u>0,011-0,036</u> 0,019 16%	<u>0,011-0,023</u> 0,015 18%	<u>0,011-0,034</u> 0,020 21%	<u>0,007-0,061</u> 0,020 19%	<u>0,006-0,051</u> 0,016 24%	<u>0,006-0,020</u> 0,012 21%
Липиды взвешенные % от ВОВ	<u>0,007-0,060</u> 0,025 22%	<u>0,015-0,031</u> 0,022 26%	<u>0,011-0,047</u> 0,022 23%	<u>0,005-0,060</u> 0,023 21%	<u>0,005-0,052</u> 0,016 24%	<u>0,005-0,020</u> 0,012 23%
С/Ν	<u>5-40</u> 17	<u>10-50</u> 25	<u>20-59</u> 39	<u>15-52</u> 38	<u>9-25</u> 18	<u>11-31</u> 21
С/Р	<u>160-960</u> 513	<u>516-1150</u> 1061	<u>470-2103</u> 834	-	-	-

**Примечания:** 1) над чертой – пределы значений, под чертой – средние значения 2) отношения С/Ν и С/Р даны для суммы ВОВ и РОВ.



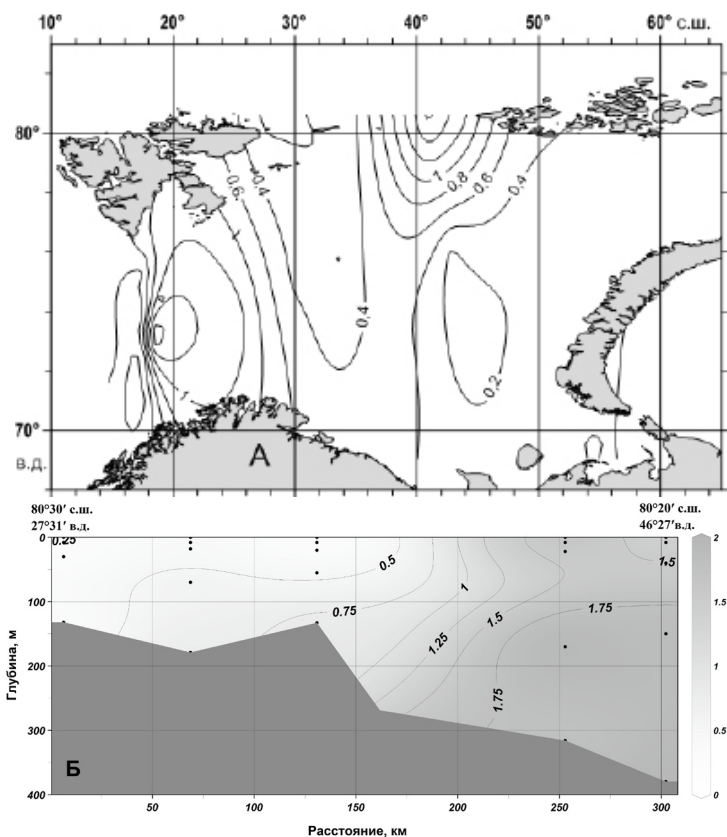
**Рис. 34.** Вертикальное распределение растворенных углеводов (мг/л) в Баренцевом море, октябрь, 1998 г.

Интенсивный обмен вода – дно может отражаться на биохимическом составе ОВ придонных слоев воды, в зависимости от биогеохимических процессов в осадках. Так, необычное вертикальное распределение в центре желоба Франца-Виктории концентраций растворенных углеводов рис. (34), 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]. Подробное изучение содержания растворенных углеводов в Баренцевом море осенью 2004 г. и 2016 г. позволило построить карту их распределения в поверхностных и в придонных водах (рис. 35 А, Б) и показало, что помимо желоба Франца-Виктории здесь можно выделить еще три района, где концентрации углеводов значительно увеличиваются ко дну. Во-первых – это западный район моря, где концентрации углеводов в придонном слое на порядок выше поверхностных концентраций. Во-вторых – это район влияния печерских 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.

Как уже отмечалось выше, концентрации взвешенных углеводов в фотическом слое определяются интенсивностью процессов ПП и 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 в содержании 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, кон-



**Рис. 35.** Распределение углеводов в Баренцевом море 2016 г. (мг/л): (А) – на поверхности; (Б) – на разрезе через желоб Франц–Виктория

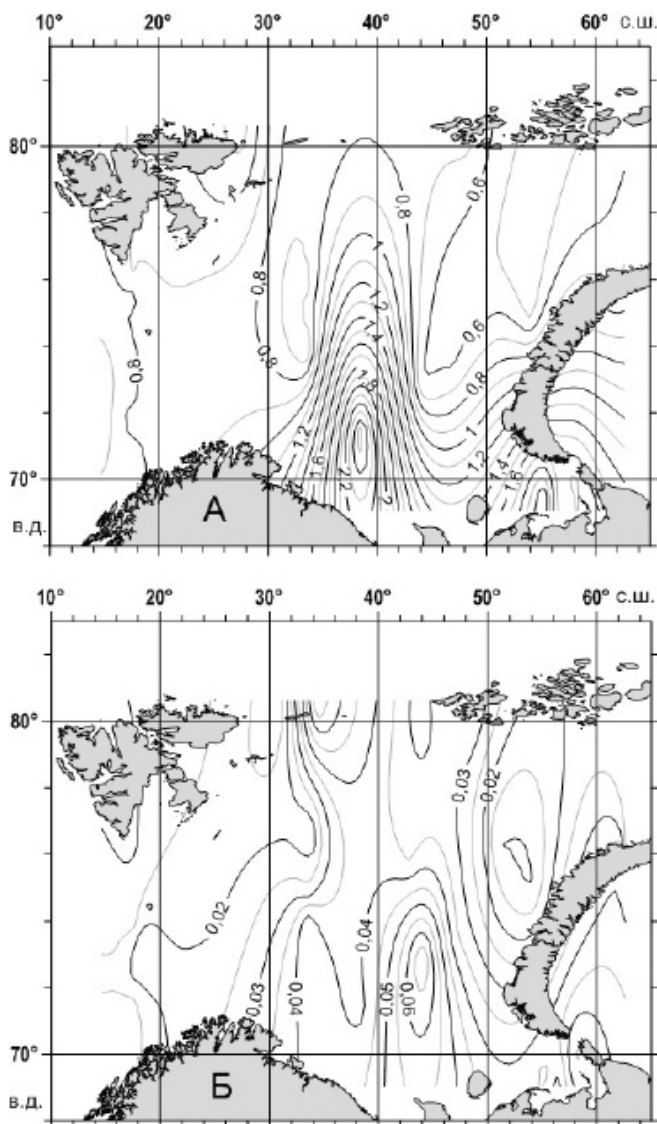
центрации липидов в 1,5–2,5 раза выше концентраций углеводов [Агатова и др. 2001]. В то же время здесь растворенные углеводы могут составлять до 50% РОВ, что характерно для Мирового океана [Benner 2002]. Однако не везде в исследуемом районе Баренцева моря углеводы являются основным биохимическим компонентом 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 трансформированных 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. 14). Следует отметить, что липиды в 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 и Лапина 2001; Агатова и др. 2011б].

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 и макро- и микрообитатели обогащены жирами [Zsolnay, 1977], и в результате жизнедеятельности этих гидробионтов значительное количество липидов выделяется в воду, где долгое время может сохраняться благодаря их устойчивости к разложению. А с другой стороны, нельзя исключить высачивания 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 случаях – 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 (рис. 36).

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 всего района исследований колеблется в широких пределах от 0,1 до 1,1 г/м<sup>3</sup>. Самая высокая биомасса микропланктона характерна для поверхностных вод до 80°с.ш. В желобе же Франца–Виктории эти концентрации не превышают 0,34 г/м<sup>3</sup>. 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/м<sup>3</sup>).

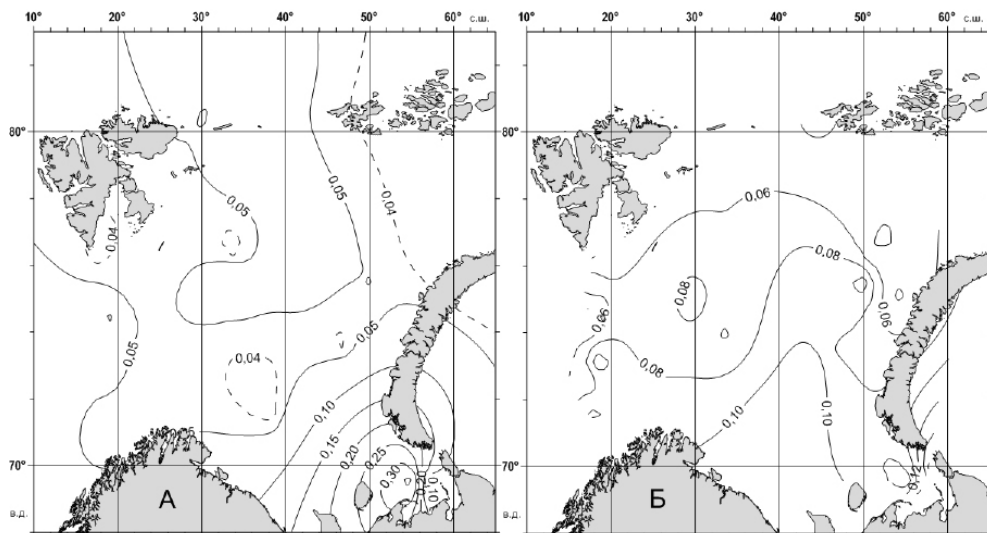
Характерной особенностью вод северной части Баренцева моря в осенний период явилось значительное количество пикопланктона, которое, как правило, в 2–5 раз превышало количество микропланктона, как в фотическом слое, так и в глубинных слоях. Концентрации пикопланктона колебались в широких пределах 0,22–2,60 г/м<sup>3</sup>, причем самые высокие концентрации обнаружены в поверхностных водах ниже 81°N. 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. Вообще при смешении вод разного генезиса происходит увеличение концентраций всех биохимических компонентов ОВ за счет наращивания биомассы микроорганизмов (рис. 37). 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].



**Рис. 36.** Распределение (А) – растворенных липидов (мг/л); (Б) – взвешенных липидов (мг/л) в поверхностных водах Баренцева моря, сентябрь 2016 г.

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

**Лед.** 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].



**Рис. 37.** Распределение (А) – растворенного белка (мг/л); (Б) – взвешенного белка (мг/л) в поверхностных водах Баренцева моря, сентябрь 2016 г.

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/л  $S_{орг}$ . 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/л  $S_{орг}$ , максимальные концентрации характерны для многолетних льдов, содержание ВОУ в которых практически в два раза выше, чем в однолетних (табл. 15).

Ледовая обстановка обуславливает большую изменчивость концентраций ОБ в поверхностных слоях. Так в водах, свободных ото льда, в поверхностном слое концентрации взвешенного  $S_{орг}$  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 ОБ (27% от РОВ), тогда как в верхней части однолетнего льда резко падает содержание взвешенного ОБ (14% от РОВ). ОБ 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 ВОУ. Такие количественные и качественные различия ОБ многолетних и однолетних льдов, обусловлены как физико-химическими так и биологическими причинами.

**Таблица 15.** Биохимический состав растворенного и взвешенного ОВ в различных ледовых образованиях

Координаты отбора проб	Фракции	Растворенное ОВ, мг/л				Взвешенное ОВ, мг/л			
		угле- воды	белки	липи- ды	C <sub>орг</sub>	угле- воды	белки	липи- ды	C <sub>орг</sub>
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 верхняя часть	0,63	0,276	0,94	1,87	1,116	0,324	0,304	0,513
	лед* kern нижняя часть	1,33	0,188	1,34	2,94	0,061	0,280	0,115	0,315
	подледная 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 верхняя часть	1,12	0,194	0,52	1,88	0,089	207	0,087	0,263
	лед kern нижняя часть	1,47	0,056	0,72	2,31	0,038	095	0,040	0,119
	подледная 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.

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 ОВ 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.

Величины биомассы микроорганизмов в многолетнем льду были практически в 2 раза выше, чем в однолетнем (средние значения составляли 1,84 и 0,94 г/м<sup>3</sup>, 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 и по концентрации и по биохимическому составу ВОВ очень близка к воде из лунки в месте получения керна, тогда как по биохимическому составу РОВ они сильно отличаются, хотя концентрации растворенного  $C_{\text{орг}}$  и в том и в другом случае практически одинаковы (табл. 15). 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 взвешенного  $C_{\text{орг}}$  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, и 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 не только лед и подледная вода, но и подледная вода и открытая вода (табл. 15). Как видно из таблицы, основное различие и растворенного и взвешенного ОВ определяется содержанием белка, т.е. биомассой микропланктона, концентрации которого практически в два раза выше в подледной воде. Повышенные 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/л. Аналогично распределению растворенного  $C_{\text{орг}}$  максимальные концентрации  $P_{\text{орг}}$  характерны для нижней части керна, как молодого, так 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/л. 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 керну 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 годовичного 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

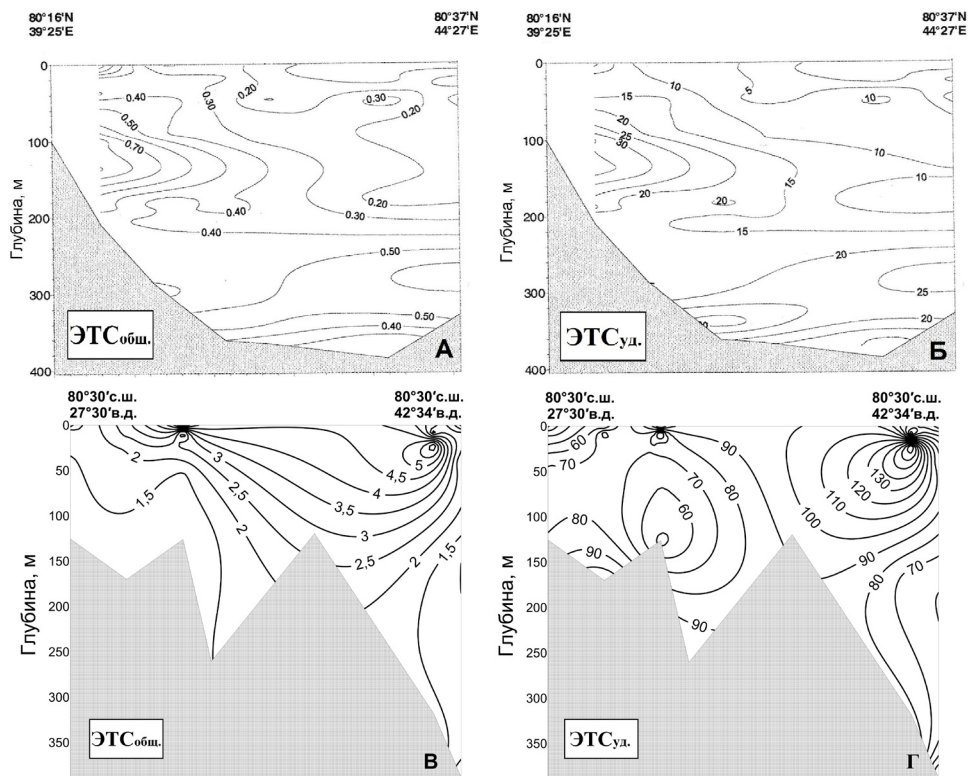
В Баренцевом море были подробно выполнены исследования скоростей окислительно-восстановительных и гидролитических процессов в октябре 1998 г. и в августе – сентябре 2016 г. Причем, в 1998 г. в высокоширотной части исследования проводили не только в толще воды, но и во льдах.

**Общая активность ферментов** ЭТС в Баренцевом море изменяется в очень широких пределах от 0,04 до 1,98 мкл $O_2$ /час\*л в 1998 г. и от 0,77 до 6,95 мкл $O_2$ /час\*л в 2016 г. (рис. 38). Такие большие различия в скоростях деструкционных процессов связаны с большими различиями как в удельных активностях ферментов ЭТС и в 1998 г. и в 2016 г. (1–35; 18–181 мкл $O_2$ /час\*мг белка, соответственно) так и в биомассе микрогетеротрофов (0,1–1,1 г/м<sup>3</sup>) в исследуемых районах.

Проникновение трансформированных вод Атлантики и арктических водных масс приводят к интенсификации биологических процессов потребления кислорода, активности ферментов ЭТС в зоне смешения возрастают в 2–5 раз за счет увеличения их удельных активностей.

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. 16).

Микрофлора кернов отличается высокой активностью окислительно-восстановительных процессов. Причем в керне старого льда скорости окисления ОВ в 1,5–2 раза выше этих скоростей, чем в керне годовичного 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 кернах практически одинаковы, а в нижней части керна молодого льда даже выше, чем в нижней части



**Рис. 38.** Распределение общей ( $\text{мклO}_2/\text{л}\cdot\text{ч}$ ) и удельной ( $\text{мклO}_2/\text{ч}\cdot\text{мг белка}$ ) активностей ферментов ЭТС на разрезе через желоб Франц-Виктория в Баренцевом море. А, Б - октябрь, 1998 г.; В, Г - сентябрь 2016 г.

керна многолетнего. Величины биомассы микроорганизмов в многолетнем льду были практически в два раза выше, чем в однолетнем (средние значения составляли 1,84 и 0,94  $\text{г}/\text{м}^3$ , соответственно). Интересно, что скорости окислительно-восстановительных процессов в молодом льду в четыре раза выше этих скоростей в подледной воде, тогда как в старом льду активность ЭТС<sub>общ</sub> 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<sub>уд</sub> 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 вод и подледных вод этих двух экосистем. ЭТС<sub>общ</sub> 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

**Таблица 16.** 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 <sub>2</sub> /л×ч	удельная мкл O <sub>2</sub> /ч×мг б.	общая мкМ Р/л×ч	удельная мкМ Р/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 верхняя часть	5,60	17,28	0,021	0,066
	Лед* керн средняя часть	4,29	13,87	0,009	0,029
	Лед* керн* нижняя 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* верхняя часть	3,58	17,29	0,011	0,055
	Лед* керн* нижняя 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

**Примечание:** \* – двухгодичный лед

количества микрогетеротрофов, т.к. ЭТС<sub>уд</sub> и в той и в другой воде одинакова (10 мкл O<sub>2</sub>/ч\* мг белка). Большие же различия в ЭТС<sub>общ</sub> между подледной водой старого льда и открытой водой обусловлены как повышением численности микрогетеротрофов, так и интенсификацией окислительно-восстановительных процессов в подледной воде, здесь ЭТС<sub>уд</sub> возрастает в 3,5 раза по сравнению с открытой водой. Следует отметить, что все вышеописанные сравнения сделаны по осредненным значениям, полученным для

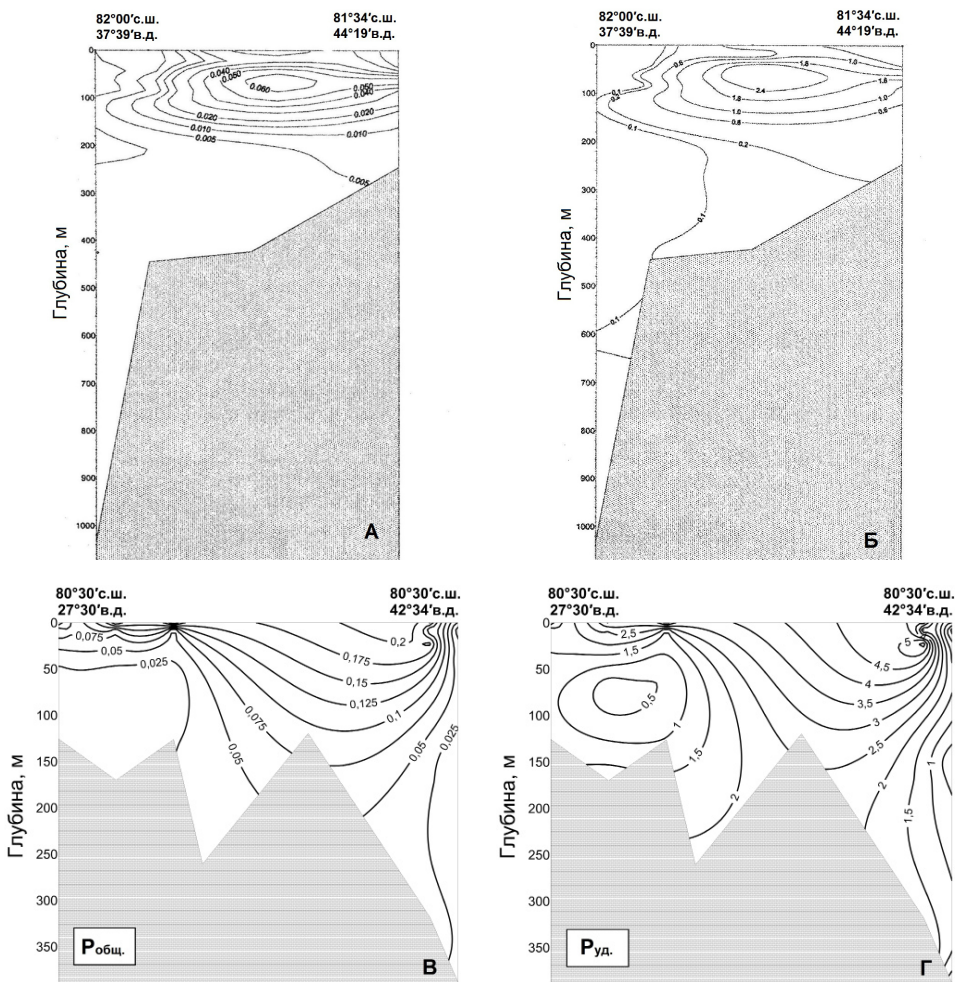
открытых вод как в ледовых районах, так и в районах, свободных ото льда. В табл. 16 представлены данные отдельно для каждого типа открытых вод. Как видно из таблицы, ледовая обстановка в несколько раз интенсифицирует процессы метаболизма микропланктона в открытых водах, т.к. и общая, и удельная активность окислительно-восстановительных процессов здесь значительно выше, чем в открытых водах районов, свободных ото льда.

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<sub>общ</sub> возросли почти в пять раз по сравнению с октябрём 1998 г. за счет такого же увеличения ЭТС<sub>уд</sub>, достигнув величин, характерных для ледовых экосистем.

**Активность щелочной фосфатазы** в фотическом слое отражает интенсивность фотосинтетических процессов здесь. Исходя из активности щелочной фосфатазы и концентраций органического фосфора, можно рассчитать не только время его оборота в продукционно-деструкционном цикле, 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 времена рециклинга последних составляют 10–15 ч, в то время, как в низкопродуктивных районах они составляют не менее трех сут. В высоких широтах Баренцева моря очень низкие активности этого фермента в поверхностных водных массах от 0,000 до 0,076  $\mu\text{МР}/\text{час}^*\text{л}$  (рис. 39) 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/л [Мордасова и др., 2001]. Сравнивая скорости реакций в поверхностном слое, катализируемых ферментами ЭТС и щелочной фосфатазы, 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 (рис. 39) предполагают довольно интенсивные процессы первичного продуцирования на рециклинге фосфатов. В этом же районе в это же время отмечено и пересыщение вод кислородом [Мордасова и др., 2001].

Высока активность фосфатазы, особенно в верхней части и старого, и молодого льда, что обеспечивает быструю регенерацию минерального фосфора из фосфоорганических соединений ледовых образований. Однако если рециклинг фосфатов в этом слое многолетнего льда происходит за 5 ч, то в молодом льду – за 33 ч. В нижней части кернов эти времена возрастают до 49 ч и 92 ч, соответственно. Так, в подледной воде скорости гидролитического расщепления фосфоорганических 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. 16).

Следует отметить, что значительное освобождение СЛО ото льда в результате потепления привело к повышению активности в открытых



**Рис. 39.** Распределение общей (мкМ Р/л·ч) и удельной (мкМ Р/ч×мг белка) активностей фосфатазы в высоких широтах Баренцева моря  
*А, Б* – октябрь, 1998 г; *В, Г* – сентябрь 2016 г.

водах Баренцева моря выше 79 °с.ш. и активности щелочной фосфатазы. Скорости отщепления минерального фосфора от фосфоорганических соединений в сентябре 2016 г. возросли практически на порядок по сравнению с октябрём 1998 г., сократив времена рециклинга фосфатов в этих водах тоже на порядок.

Измерения в популяциях микропланктона Баренцева моря скоростей окислительно-восстановительных реакций и реакций гидролитического отщепления фосфора от фосфоорганических соединений при разных температурах показали, что, как и для Белого, и Норвежского морей, скорости этих реакций, как правило, не подчиняются закону Вант-Гоффа ( $Q_{10}=2$ ), и в узком диапазоне температур (0–5 °С) эти реакции могут даже ингибироваться бо-

лее 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 °С (до –1,9 °С) активируют бактериальный рост и снижают их время 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 °С, а температура выше 3 °С в ряде случаев даже ингибирует эти реакции. Расчет энергий активации этих реакций показал, что у криофильных обитателей льда и процессы окисления, и процессы 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 °С), показали также сопоставимость скоростей этих процессов со скоростями, наблюдаемыми в морских осадках умеренных и тропических широт [Rysgaard, 1998].

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

## Биологическая продуктивность

Баренцево море является вторым по значению (после дальневосточных морей) районом отечественного рыбного промысла. 25 видов рыб имеют промысловое значение. Это такие ценные в пищевом отношении рыбы как треска, сельдь, пикша, черный палтус, окунь-клювач, камбала, зубатка, мойва и др. Из беспозвоночных наибольшее промысловое значение имеют камчатский краб, северная креветка и исландский гребешок. Основные пищевые взаимоотношения представлены на рис. 40.

Чем же определяется такая высокая промысловая продуктивность этого моря по сравнению с другими морями Арктического бассейна?

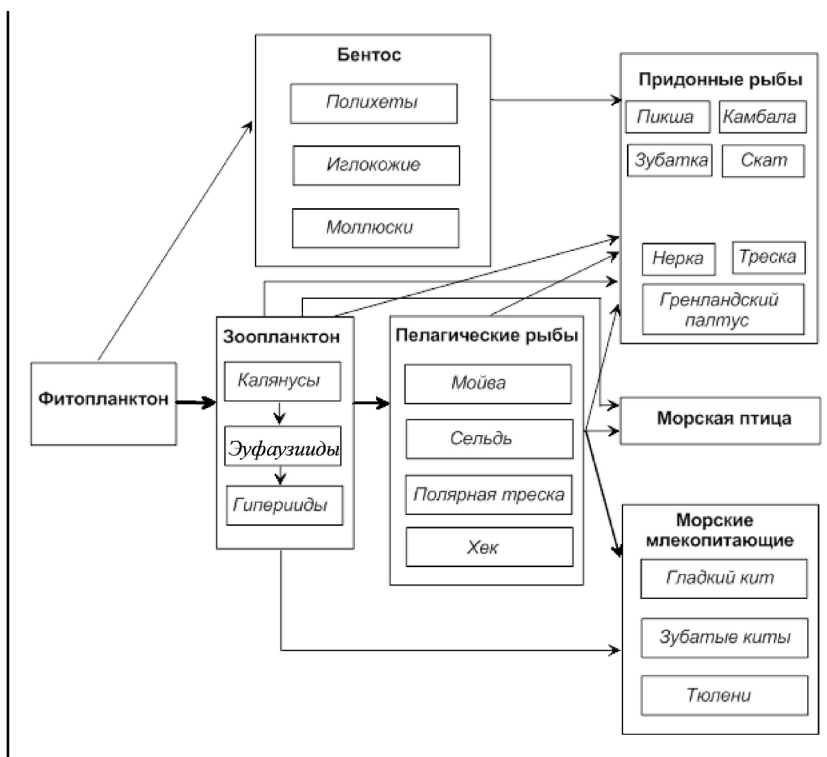


Рис. 40. Схема основных пищевых отношений в Баренцевом море (The Barents Sea, 2011)

Главной причиной является поступление в Баренцево море теплых атлантических вод, «антлантификация» (удобный термин, введенный норвежскими учеными), которые несут с собой повышенные концентрации биогенных элементов, фитопланктона и зоопланктона. Это делает южный регион моря самым продуктивным на всех трофических уровнях. По последним оценкам средняя годовая ПП для всего моря равняется  $102 \text{ г } C_{\text{орг}}/\text{м}^2$ , при этом самая большая скорость ПП зафиксирована в трансформированных атлантических водах и в маргинальной ледовой зоне:  $120\text{--}160$  и  $180\text{--}205 \text{ г } C_{\text{орг}} \text{ м}^2 \times \text{год}$ , соответственно. Весеннее цветение начинается в апреле и продолжается до июля [Hunt Jr. et al., 2012]. В глубоководных районах моря более сильная стратификация делает возможным более полно использовать ПП в пищевой цепи пелагиали, что обуславливает меньшую экспортную продукцию.

В целом по морю (по данным седиментационных ловушек) на юге экспортируется 34% ПП, а на севере – 47%. Однако следует отметить, что за последнее десятилетие, несмотря на увеличение ПП почти в 2 раза, пелагические сообщества гетеротрофов потребляют приблизительно в 2 раза больше ОВ, чем его продуцируют автотрофы [Reigstad et al., 2011]. Вероятно, большое значение в регулировании такого дисбаланса между продукцией ОВ и его потреблением играет микробиологическая петля, в которой бактерии перерабатывают РОВ и возвращают  $C_{\text{орг}}$  в основную трофическую цепь в экоси-



стеме Баренцева моря. Так в северной части моря, где ледовые экосистемы вносят значительный вклад в общий пул  $C_{орг}$  и играют большую роль в процессах преобразования ОВ, при средней ПП около  $1г C_{орг}/м^2 \times сут$  средняя бактериальная продукция составляет  $430 мг C_{орг}/м^2 \times сут$  [Wassmann et al., 2008].

Таким образом, усиление за последнее время «антлантификации» Баренцева моря, в результате которой увеличилось распространение дальше на север бореального фито- и зоопланктона, а также значительная продуктивность бактериопланктона обеспечивают высокую кормность баренцевоморских вод для промысловых гидробионтов [Ecosystem Barents Sea, 2009; Jakobsen, Ozhigin, 2011]. В результате этого возрастают величины промыслового запаса основных промысловых рыб. В табл. 17 представлены данные по изменению этих величин для некоторых видов рыб с 2007 г. по 2016 г. [Характеристика состояния...2012; ИАС «Водные биоресурсы» 2017].

**Таблица 17.** Изменение промыслового запаса (тыс. т) некоторых промысловых гидробионтов в Баренцевом море в период наиболее интенсивного освобождения Арктического бассейна ото льда

Объект промысла	Год									
	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016
Атлантическая треска	814	2270	2619	2645	2507	3352	3420	3119	2963	2947
Пикша	666	947	1234	1264	1022	733	638	598	1056	1001
Сайда	888	828	805	795	711	734	542	495	588	640
Черный палтус	113	239	256	322	441	365	290	209	206	206
Скумбрия атлантическая	-	-	-	2930	2907	2677	2924	4605	3620	1828
Сельдь атлантическая	-	-	-	8960	7900	6240	5001	4100	3946	4867
Краб-стригун опилио	0,7	0,1	-	12,9	19,4	100	50	50	79	436
Креветка северная	-	-	-	3205	5700	2600	2600	2500	375	363

Как видно из этой небольшой подборки, современные изменения климата уже влияют на промысловые ресурсы Баренцева моря. Установлено значительное географическое перераспределение промысловых объектов на акватории моря и появление новых видов рыб, обитающих в теплых атлантических водах. Однако в случае продолжительного потепления пределы колебаний климата будут сужаться, и цикл последовательной смены бореальных поколений будет лимитирован, с одной стороны, ослабленным потоком холодных вод, а с другой – незначительным ледяным покровом. В этом случае, например, трудно предполагать сколько-нибудь значительных скоплений одногодовой мойвы, и, как следствие этого, количество годовалой трески будет колебаться между средним и низким уровнем [Drinkwater et al., 2011].



ности ПП в разных районах моря. Например, на юго-восточном шельфе ПП превышает  $200 \text{ г С/м}^2 \times \text{год}$ , а на западном – больше  $400 \text{ г С/м}^2 \times \text{год}$ , тогда как в районе о-ва Св. Лаврентия она в четыре с лишним раза интенсивнее, чем на восточном шельфе. Минимальные величины отмечаются в мористой части [Аржанова и др., 1995, Codispoti et al., 2013].

Несмотря на довольно значительную интенсивность ПП иногда в экосистемах шельфовых зон скорость деструкционных процессов превышает скорость продукционных, т.е. в экосистеме преобладает гетеротрофный метаболизм [Tsyban, 1999]. В связи с этим данные по скоростям продукционно-деструкционных процессов ОВ, его количеству, качеству и распределению в экосистеме Берингова моря представляют особый интерес.

### Пространственно-временное распределение органического вещества

**Растворенный и взвешенный  $C_{\text{орг}}$ .** Данные из разных источников по распределению этих показателей в водах Берингова моря колеблются в очень широких пределах от 65 до 481  $\text{мкМС}_{\text{орг}}/\text{л}$  для РОУ и от 0,50 до 86,66  $\text{мкМС}_{\text{орг}}/\text{л}$  для ВОУ (табл. 18).

С одной стороны, это объясняется большой пространственно-временной изменчивостью концентраций ОВ в водах Берингова моря. С другой, нельзя исключать различия в методах отбора, фильтрации, обработки и времени хранения проб и, самое главное, в методах окисления  $C_{\text{орг}}$  до  $\text{CO}_2$  [Агатова и др. 1996]. Следует отметить, что все данные по РОУ после 1990 г., приведенные в табл. 18, получены методом высокотемпературного каталитического окисления  $C_{\text{орг}}$  до  $\text{CO}_2$ . Например, в пробах от 1992–1993 гг. РОУ определялся сразу же после их фильтрации на борту судна, тогда как все остальные данные получены после фиксации и довольно долгого хранения проб воды перед анализом.

К сожалению, очень мало данных, характеризующих пространственно-временную изменчивость ОВ в Беринговом море (табл.18).

Наиболее подробно ОВ в западной части моря и Анадырском зал. исследовано группой ученых из ВНИРО в рейсах 1992–1993 гг. и в 2012 г. Также как и в 90-х гг., спустя 20 лет, трудно выявить какие-либо четкие тенденции в распределении РОУ на шельфе и в открытой части моря (рис. 42, см. приложение). Как правило, во все года и во все сезоны максимальные значения его концентраций наблюдали в фотическом слое при пересыщении вод кислородом, т.е. как результат активного ПП. В Камчатском пр. в очень динамичном районе, где интенсивны течения и противотечения [Stabeno et al., 1999], летом самые большие концентрации РОУ ( $267\text{--}442 \text{ мкМ/л}$ ) на побережье были зафиксированы не на поверхности, а в слое 25–65 м. При этом значительное пересыщение вод кислородом (115–141%) наблюдали от поверхности до 25 м. Осенью же максимальные концентрации РОУ (до  $250 \text{ мкМ/л}$ ) содержали поверхностные воды и воды на глубине 50–60 м, которые также были пересыщены  $\text{O}_2$ . В глубоководном же районе Камчатского пр. и летом, и осенью максимальные концентрации  $C_{\text{орг}}$  были характерны для 30–метрового слоя, правда летние значения превы-

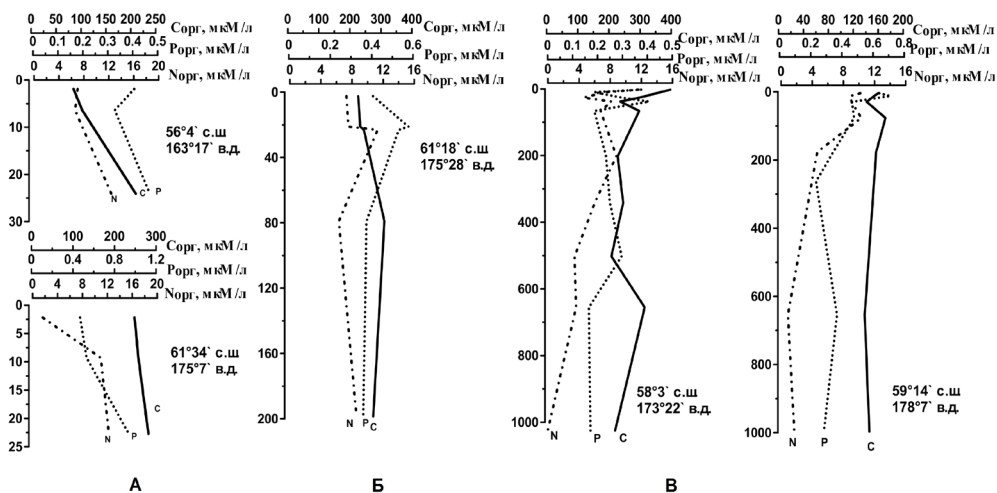
**Таблица 18.** Пределы изменения концентраций РОУ и ВОУ и их средние значения, полученные в разные годы разными исследователями в водах Берингова моря

Район	Год, месяц	РОУ мкМ/л		ВОУ мкМ/л		Автор
		Фотический слой	Слой 50-1000 м	Фотический слой	Слой 50-1000 м	
Все море	1975, 1978 гг. июнь-август	–	–	<u>2,83–86,50</u> 12,92	<u>1,33–21,66</u> 4,33	Handa, Tanoue, 1979
Западная часть моря	1982 г. июнь – июль	–	–	<u>2,08–51,66</u> 22,08	<u>1,17–4,17</u> 2,50	Люцарев и др. 1988
Все море	1988 г. июнь	–	–	<u>21,17–115,41</u> 51,25	<u>26,75–58,75</u> 39,33	Glebov et al., 1992
Западная часть моря, Анадырский залив	1992–1993 гг. июнь – июль	<u>85–481</u> 233	<u>87–316</u> 189	<u>12,92–86,66</u> 38,33	<u>3,18–81,58</u> 33,75	Agatova et al., 1999
Юго-восточная часть моря	2001 г. август-сентябрь	<u>91–130</u> 108	–	<u>3,07–24,00</u> 11,00	–	Guo et al., 2004
Район о-ва Св. Лаврентия	2001 г. март	<u>48–94</u> 65	–	–	–	Lovvorn et al., 2005
Восточный шельф	2008, 2009 гг. май – сентябрь	<u>65–116</u> 78	–	–	–	Cross et al., 2012
Алеутская котловина и восточная часть моря	2010 г. июнь – сентябрь	–	–	<u>1,83–11,83</u> 4,92	<u>0,50–8,08</u> 3,42	Lin et al., 2012
Западная часть моря, Анадырский залив	2012 г. июнь – октябрь	<u>73–337</u> 127	<u>66–174</u> 98	–	–	Агатова и др. 2014

**Примечания:** над чертой – пределы значений; под чертой – среднее значение

шали осенние больше, чем в два раза. После 100 м и концентрации, и распределение РОУ по глубине практически одинаковы как летом, так и осенью.

Интересно, что на шельфе севернее Камчатского пр. и летом и осенью содержание  $C_{орг}$  постепенно увеличивается по мере продвижения на северо-восток примерно до хр. Ширшова. При этом в Камчатской котловине, как правило, концентрации РОУ в фотическом слое возрастают от шельфа к мористой части, а в Алеутской котловине такая картина наблюдается только осенью, летом же здесь максимальные концентрации РОУ характерны для шельфа. По данным комплексных исследований летом 1992–1993 гг. увеличение концентраций  $C_{орг}$  совпадало с интенсификацией процесса первичного продуцирования [Аржанова и др., 1995; Сорокин, 1995], увеличением



**Рис. 43.** Вертикальное распределение растворенного  $C_{\text{орг}}$ ,  $N_{\text{орг}}$  и  $P_{\text{орг}}$  в Беринговом море: А – на шельфе, Б – в районе материкового склона, В – в глубоководных районах

концентрации хлорофилла «а» и фитопланктона [Мордасова и др. 1995], а также с увеличением биомассы зоопланктона [Мусаева, Колосова, 1995].

Вертикальное распределение РОУ в прибрежных водах как карагинского, так и корякского шельфа одинаково, и характеризуется оно относительной однородностью. Однако если летом концентрации  $C_{\text{орг}}$  изменялись в пределах 283–250 мкМ/л от поверхности до дна, то осенью их значения были более чем в два раза ниже: от 112 до 89 мкМ/л (рис. 43).

В районе материкового склона по обе стороны от хр. Ширшова следует отметить очень неравномерное вертикальное распределение концентраций РОУ и летом, и осенью (рис. 43). При максимальной концентрации в фотическом слое в эти два сезона (летом 133–333 мкМ/л; осенью 83–150 мкМ/л) содержание ОВ, уменьшаясь к ХПС, может довольно значительно вырасти в ТПС, иногда до величин сопоставимых с фотическим слоем. На глубоководных станциях проявляется тенденция к уменьшению концентрации РОУ с глубиной. Различия в концентрациях РОУ между фотическим и нижележащими слоями иногда могут быть значительными, а иногда практически отсутствовать (рис. 43).

Анализ особенностей вертикальных профилей  $C_{\text{орг}}$  в толще 0–1000 м (глубже измерения не проводились) позволил выделить два основных типа распределения  $C_{\text{орг}}$  по вертикали. Первый тип характеризуется равномерным распределением значений  $C_{\text{орг}}$  с колебаниями в пределах 83 мкМ/л как в сторону увеличения, так и в сторону уменьшения по сравнению с концентрацией  $C_{\text{орг}}$  в поверхностном слое. Второй отличается пилообразным характером распределения со значительными перепадами концентраций. Оба типа распределения обнаружены как в Камчатской, так и в Алеутской котловинах. Выявленная пилообразность в вертикальном распределении РОУ связана не только с изменением гидрологических процессов, но и с изменением актив-

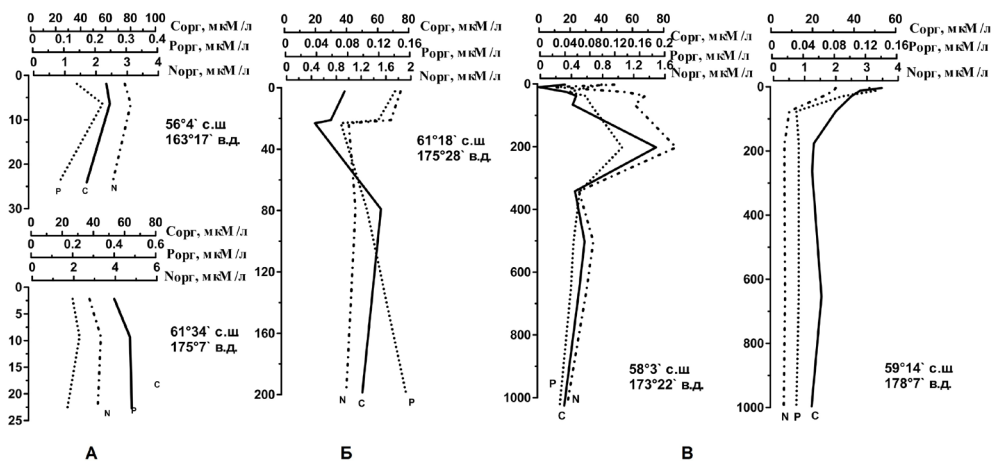
ности биологических процессов на разных глубинах [Агатова, Лапина, 1995; Agatova et al., 1999].

Следует отметить, что на восточном шельфе пределы колебаний концентраций РОУ во все сезоны исследований уже, и средние значения меньше, чем на западном (табл. 18). Это, вероятно, обусловлено более сильным ветровым перемешиванием на восточном шельфе, в результате чего РОВ может интенсивно сорбириваться на взвеси и опускаться на дно [Cooper et al., 2012]. С этой точки зрения интересны данные, полученные в 2010 г. в работе [Lin et al., 2012]. Авторы показали, что средние концентрации ВОУ в фотическом слое Алеутской котловины и восточного шельфа практически одинаковы (4,83 и 5,08 мкМ/л, соответственно), тогда как глубже фотического слоя средние значения этих концентраций на восточном шельфе выше, более чем в четыре раза. За последние 20 лет продуктивность восточной части Берингова моря и распределение там  $C_{\text{орг}}$  исследуются довольно интенсивно [Cross et al., 2012; Lomas et al., 2012; Brown and Arrigo, 2013]. Выявлена очень большая межгодовая изменчивость этих показателей, которая в основном зависит от начала и скорости таяния льдов. Несмотря на то, что средняя годовая ПП на восточном шельфе уменьшается с юга на север, район Анадырского пр. из-за турбулентного перемешивания и образования локальных вихрей является зоной повышенной продуктивности, в которой наблюдаются высокие концентрации хлорофилла и ОВ. Казалось бы, что высокая ПП и очень большое содержание хлорофилла в районе о. Св. Лаврентия, более 1000 мг/м<sup>2</sup> [Cooper et al., 2012], должны были бы определять и высокие концентрации РОУ здесь. Однако это не так. Вероятно, мелководность восточного шельфа, сильное ветровое перемешивание и вихревые образования способствуют быстрому осаждению РОВ. Это в свою очередь поддерживает богатое бентосное сообщество восточного шельфа и может обеспечить биомассу рыб в три раза большую, чем в западной части Берингова моря [Шунтов, 2001].

На пространственное распределение ВОУ помимо физических процессов также большое влияние оказывает интенсивность биологических процессов. Поэтому, как правило, значения его средних концентраций в фотическом слое выше, чем в нижележащих слоях (табл. 18). Однако часто в придонном слое как западного, так и восточного шельфа происходит увеличение концентраций ВОУ по сравнению с вышележащими водами, что может быть связано с интенсивным обменом вода-дно и с активным развитием бактериопланктона на поступающем ОВ [Agatova et al., 1999, Lin et al., 2012].

**Органический фосфор** также как и  $C_{\text{орг}}$  по исследованной акватории распределен очень неравномерно. Величины концентраций его растворенных форм в западной части моря колеблются от аналитического нуля до 0,97 мкМ/л, а взвешенных – от 0,004 до 0,227 мкМ/л. Как правило, высокие концентрации характерны для фотического и придонного слоев, а низкие – для глубинных вод. В поверхностных водах самые высокие концентрации зафиксированы в местах интенсивного фотосинтеза [Люцарев и др., 1988; Agatova et al., 1999].

На восточном шельфе пределы колебаний концентраций  $P_{\text{орг}}$  также значительны: от 0,00 до 0,468 мкМ/л для растворенных форм и от 0,002 до



**Рис. 44.** Вертикальное распределение взвешенного  $C_{орг}$ ,  $N_{орг}$  и  $P_{орг}$  в Беринговом море:  
 А – на шельфе, Б – в районе материкового склона, В – в глубоководных районах

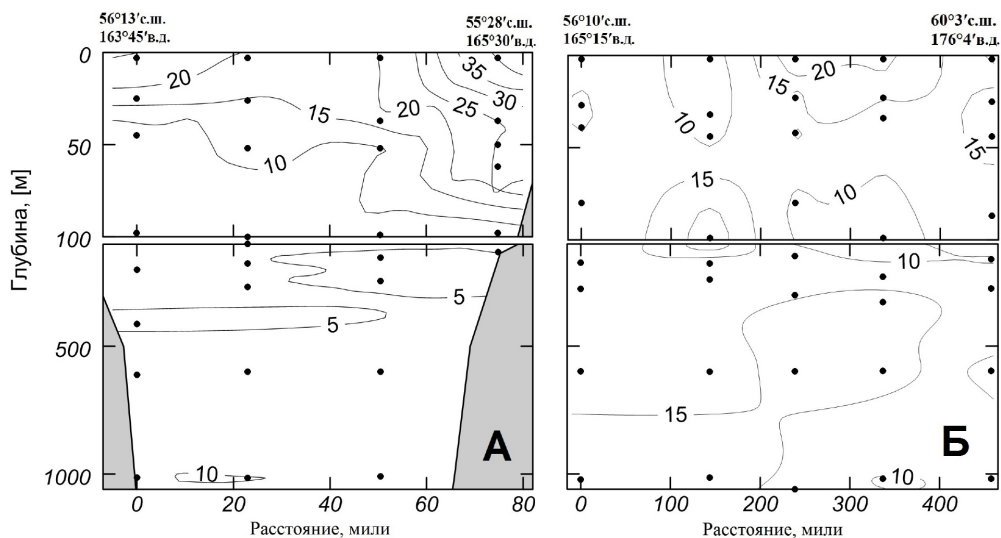
0,059 мкМ/л для взвешенных. Причем, максимальные концентрации растворенного  $P_{орг}$  наблюдаются в фотическом слое, а взвешенного – в придонных слоях [Lin et al., 2012].

Наиболее значительны изменения концентраций  $P_{орг}$  по вертикали в глубоководных районах. Как правило, на кривых вертикального распределения  $P_{орг}$  и в Камчатской, и в Алеутской котловинах можно выделить два основных максимума: в слоях 30–60 м и 300–600 м. Чаще эти максимумы совпадают с максимумами на вертикальных профилях растворенного  $C_{орг}$  и  $N_{орг}$ , а иногда они находятся в противофазе (рис. 43).

Широкие пределы колебаний концентраций и  $C_{орг}$  и  $P_{орг}$  как в растворе, так и во взвеси (рис. 44), обусловили и широкие пределы значений молярного отношения С/Р. По данным ВНИРО летом 1992–1993 гг. на западе эти величины во взвеси изменялись от 61 до 850 и от 79 до 2530 в растворе [Agatova et al., 1999]. Наименьшие значения С/Р были характерны для Камчатского пр. и для Алеутской котловины. На глубоководных станциях, как правило, величины С/Р максимальны в слое 0–10 и минимальны в слое 30–200 м. Однако в ряде случаев минимальные значения С/Р отмечались на глубинах 300–600 м (рис. 43).

К сожалению для восточного шельфа есть данные по молярному отношению С/Р только во взвешенном ОВ, и предел изменения этих величин летом 2010 г. был также очень широк от 144 до 2477. Несмотря на мелководность и здесь самые высокие значения характерны для верхних слоев до 30 м [Lin et al., 2012].

**Пространственное распределение растворенного  $N_{орг}$**  тоже очень неоднородно (рис. 45). Если летом 1992–1993 гг. самые высокие концентрации растворенного  $N_{орг}$  исследователи ВНИРО наблюдали в Камчатском пр. (20 и 21 мкМ/л, соответственно), то спустя 20 лет, осенью самые высокие концентрации были отмечены в Алеутской котловине (49 мкМ/л). При этом



**Рис. 45.** Распределение органического азота (мкМ/л) в западной части Берингова моря в 2012 г.: А – Камчатский пролив, Б – пелагиаль

средние значения для западной части остаются самыми высокими в водах Камчатского пр.: 20 мкМ/л  $N_{\text{орг}}$  в Камчатском пр., 16 мкМ/л  $N_{\text{орг}}$  в Камчатской котловине и 14 мкМ/л  $N_{\text{орг}}$  в Алеутской котловине. Как правило, по всей исследованной акватории средние концентрации растворенного  $N_{\text{орг}}$  летом были в 1,5–2 раза ниже, чем осенью. Это обусловило и более низкие значения молярного отношения C/N осенью, чем летом. Летом эти значения колебались в пределах 7–53 (средняя величина 26), а осенью – от 2 до 29 (средняя 9). Интересно, что летом самые высокие величины C/N были характерны для фотического слоя и Камчатской, и Алеутской котловин, тогда как осенью максимальные значения этого отношения были зафиксированы в ТПС в Камчатском пр. Вероятно, летом при интенсивном наращивании биомассы фитопланктон из раствора потребляет не только минеральные формы азота, который в дефиците [Аржанова и др., 1995], но и органические. В то же время во взвешенном ОВ величины отношения C/N находятся в пределах 4–7, что характерно для живой клетки [Agatova et al., 1999]. В более ранней работе [Люцарев и др. 1988] было показано, что содержание взвешенного  $N_{\text{орг}}$  в западной части моря изменяется в пределах 0,5–3,4 мкМ/л, а величины отношения C/N меняются от 5 до 16.

Если летом в открытой части моря отмечено существенное уменьшение растворенного  $N_{\text{орг}}$  в глубинных слоях по сравнению с фотическим, то осенью, особенно в ТПС, эта разница в концентрациях не так существенна. Тем не менее и осенью для растворенного  $N_{\text{орг}}$  в глубоководных районах характерна та же пилообразность вертикального профиля, что и для РОУ. В прибрежной зоне летом, как правило, наблюдалось небольшое увеличение концентраций  $N_{\text{орг}}$  ко дну, а осенью – уменьшение. Вероятно, летом здесь значительный вклад в РОВ вносит продукция фитобентоса (рис. 43).



В значительной степени неоднородность горизонтального и вертикального распределения ОВ связана с гидрологией исследованного района Берингова моря [Stabeno et al., 1999]. Например, проникновение придонной воды Карагинского шельфа в Камчатский пр. приводит к увеличению на глубине 30–60 м растворенных и взвешенных  $C_{\text{орг}}$ ,  $N_{\text{орг}}$  и  $P_{\text{орг}}$ . А в слое смешения (300–600 м) берингоморских и тихоокеанских вод в Камчатской котловине в основном возрастает концентрация взвешенных форм этих элементов. Здесь изменяется не только количественный, но и качественный состав ОВ, – увеличивается доля азота и фосфора и изменяется биохимический состав [Agatova et al., 1999]. Ранее японские исследователи отмечали аналогичное увеличение взвешенных  $C_{\text{орг}}$  и  $N_{\text{орг}}$  в глубинных слоях в Алеутской котловине [Handa, Tanoue, 1979]. Они связывают наблюдаемое увеличение взвешенных форм  $C_{\text{орг}}$  и  $N_{\text{орг}}$  в глубинных водах с переносом взвешенного вещества с континентального шельфа вдоль континентального склона. Такое явление тоже весьма вероятно. На примере северо-восточного шельфа Берингова моря американские исследователи оценили величину поступления ОВ с шельфа в глубоководную часть, которая по их расчетам от ПП должна составлять не менее чем 48% [Walsh, 1995].

Вероятно, все-таки основным механизмом, контролирующим в данном случае изменение концентраций растворенных форм  $C_{\text{орг}}$  и  $N_{\text{орг}}$ , являются биологические процессы, как летом, так и осенью.

Скорее всего за вертикальную неоднородность распределения ОВ ответствен в основном бактеропланктон, а в пелагиали – особенно его мелкие свободноживущие формы (размерами 0,1 мкм<sup>3</sup>), биомасса которых и определяет наблюдаемые нами глубинные максимумы концентраций растворенных и взвешенных основных элементов ОВ. Чо и Азам [Azam, 1998], обнаружившие в водах северной части Тихого океана скопления пикопланктона на глубинах 250 и 600 м, считают, что именно с помощью этих форм поддерживается равновесие между РОВ и ВОВ.

С другой стороны, для такого богатого ихтиофауной водоема нельзя не считаться с представлениями о большой роли в потоке ОВ от фитопланктона к бактеропланктону побочных продуктов, теряемых мезозоопланктоном и ихтиофауной при неполном съедении пищи, а также выделяемых в виде фекальных пеллет при переваривании [Banse, 1990]. При этом не только в фотическом слое, но и в глубинных водах через активную микробиологическую петлю могут образовываться довольно значительные количества РОВ [Carlson, 2002]. Вполне вероятно, что осенью этот механизм образования РОВ является основным, т.к. и ниже фотического слоя здесь отношения С/Н, как правило, намного ниже, чем летом.

Сопоставление данных количественного и качественного изменения РОВ в водах западной части Берингова моря, полученных в октябре 2012 г., с летними данными, полученными 20 лет тому назад, показало, что выявленные основные различия связаны скорее с сезонными, а не с многолетними изменениями состояния шельфовых и пелагических экосистем этого района. Подтверждением могут служить данные, полученные на единственной летней станции в 2012 г. в Алеутской котловине, где в фотическом слое наблю-

дали такие же высокие концентрации РОУ, как и в июне – июле 1992 и 1993 гг. (>333 мкМ/л С). Несмотря на то, что интенсивность ПП выросла по меньшей мере в 1,5 раза [Lomas et al., 2012], наши осенние данные не отражают увеличения концентраций РОВ в западной части Берингова моря. Вероятно, это связано с увеличением потока экспортной продукции из пелагиали на дно, что подтверждается уменьшением продуктивности минтая как в западном [Буслов, 2008], так и в восточном регионе [Hunt et al., 2011].

Особое место в Беринговом море занимает экосистема Анадырского зал., которая испытывает большое влияние пресного стока. В залив впадают четыре реки, основной из которых является р. Анадырь.

В июне 1992 г. значения концентраций РОУ были высокими как в поверхностном, так и в придонном слое. Причем, минимальные концентрации и в поверхностном, и в придонном слое наблюдали в зоне непосредственного воздействия речного стока (167–283 и 158–267 мкМ/л С, соответственно), соленость которой изменялась от 22,05 до 26,52‰. Здесь же отмечались и небольшие концентрации  $N_{орг}$  (9,3–10,7 мкМ/л  $N_{орг}$  в поверхностном слое и 5,7–10,0 мкМ/л  $N_{орг}$  – в придонном). Самые высокие концентрации РОУ (308–483 мкМ/л на поверхности и 267–425 мкМ/л в придонном слое) были характерны для области слабого распреснения, где соленость изменялась от 28,15 до 29,90‰. Концентрации  $N_{орг}$  здесь также были выше и колебались в пределах 10,7–17,9 мкМ/л на поверхности и 7,1–10,0 мкМ/л в придонном слое. Максимальные концентрации как  $N_{орг}$  (15–27 мкМ/л) так и  $P_{орг}$  (0,81–2,10 мкМ/л) были зафиксированы в области, граничащей с мористой частью в районе м. Наварин. Значения С/Н колеблются в пределах 7–15, а С/Р – в пределах 90–330. Интересно, что богатое азотом ОВ в основном характерно для поверхностных вод, а фосфором – для придонных. В водах, наиболее подверженных влиянию р. Анадырь, величины отношений С/Н и С/Р в РОВ ниже, чем в РОВ центральной части но в среднем выше, чем в водах, максимально удаленных от непосредственного воздействия речного стока.

Для ОВ Анадырского зал. в летнее время характерна очень высокая доля взвешенной его составляющей. Так, на поверхности ВОВ от общего ОВ составляет 6–28%, а в придонном слое – 9–45%. Причем, как правило, концентрации ВОВ в придонном слое в 2–5 раз выше, чем в поверхностном. В экосистеме Анадырского зал. три основных процесса определяют количественное и качественное изменение РОВ и ВОВ: 1) интенсивность первичного продуцирования; 2) физико-химический процесс образования конгломератов ОВ при изменении ионной силы в местах контакта речных и морских вод и флокуляция, что приводит к резкому уменьшению РОВ и увеличению концентрации ВОВ особенно в придонном слое; и 3) процесс образования биологического барьера, когда в популяции микропланктона увеличивается количество гетеротрофных организмов, что способствует быстрой утилизации поступающего с речным стоком ОВ [Agatova et al., 1999].

Несмотря на то, что в августе в заливе были довольно активны процессы ПП, исходя из более 115% пересыщения поверхностных вод кислородом, средние концентрации РОУ здесь в два раза ниже, чем в июне 1992 г. При этом пределы изменений этих концентраций в 2012 г. даже больше. В августе на

распределение РОВ влияние речного стока сказывалось еще в меньшей степени, чем в июне. Вероятно, это связано с ослаблением мощности потока вод р. Анадырь к концу лета. В это время в районе распространения речных вод в поверхностном слое соленость изменялась от 28,99 до 30,42‰, тогда как в июне 1992 г. предел изменения солености в этом районе составлял 22,05–29,90‰.

Максимальные концентрации РОУ характерны для фотического слоя, где насыщение вод кислородом превышает 100%, и для ХПС.

В некоторых случаях в верхней части ХПС (до 50 м) могут происходить довольно активные процессы ПП, что выражается в значительном пересыщении (до 130%) в этом слое вод кислородом и высоких концентрациях  $C_{орг}$  (до 294 мкМ/л С). Как правило, слой активного фотосинтеза содержит РОУ в 1,5–2 раза выше, чем придонный. Значения концентраций  $C_{орг}$  в фотическом слое колеблются в пределах 87–294 мкМ/л  $C_{орг}$ , а в придонном изменяются от 76 до 165 мкМ/л  $C_{орг}$ . Минимальные концентрации (73 мкМ/л  $C_{орг}$ ) обнаружены в районе проникновения пресных вод. Здесь, вероятно, изменение ионной силы приводит к уменьшению РОВ и увеличению концентрации ВОВ особенно в придонном слое.

В отличие от РОУ средние концентрации  $N_{орг}$  в августе 2012 г. по всему Анадырскому зал. были практически в два раза выше, чем в июне 1992 г. Диапазон изменения значений очень широк от 4,3 и до 55 мкМ/л  $N_{орг}$ . Часто высокие концентрации были характерны не только для фотического слоя и ХПС, как отмечалось для  $C_{орг}$ , но и для придонного слоя. Максимальные значения зафиксированы в зоне влияния пресных вод. Высокие концентрации растворенного  $N_{орг}$  обусловили и низкие значения молярного отношения С/Н.

**Таблица 19.** Концентрации  $P_{орг}$  и  $N_{орг}$  в водах Берингова моря

Период	$P_{орг}$		$N_{орг}$	
	мкМ/л	С/Р	мкМ/л	С/Н
1975, 1978 гг. июнь – август	–	–	<u>1,4–6,0</u> 4,0	<u>2–72</u> 12
1982 г. июнь – июль	<u>0,02–0,21</u> 0,09	<u>130–363</u> 202	<u>0,1–3,0</u> 1,1	<u>11–33</u> 20
1992–1993 гг. июнь – июль	<u>0,15–1,83</u> 0,55	<u>106–1419</u> 403	<u>1,3–30</u> 9,9	<u>8–121</u> 40
2001 г. август – сентябрь	–	–	<u>4,7–12,4</u> 5,7	<u>1–60</u> 19
2010 г. июнь – сентябрь	<u>0,001–0,46</u> 0,09	<u>6–2477</u> 492	–	–
2012 г. июнь – октябрь	–	–	<u>2,9–49,3</u> 14,3	<u>2–29</u> 9

**Примечания:** данные 1975,1978 гг. – [Handa, Tanoue, 1979] – только взвесь; данные 1982 г. – [Люцарев и др., 1988] – только взвесь; данные 1992,1993 гг. – [Agatova et al., 1999]; данные 2001 г. – [Guo et al., 2004]; данные 2010 г. – [Lin et al., 2012]; данные 2012 г. – [Агатова и др., 2015]; над чертой – пределы значений, под чертой – средние значения.

Величины этого отношения изменялись также в очень широком диапазоне от 2 до 25 (среднее 10). На примере вод Северной Атлантики показано, что в период интенсивного цветения фитопланктона значения отношения C/N в PОВ равны 5–6, увеличиваясь до 10–16 по мере затухания цветения [Kortzinger et al., 2001].

Как уже отмечалось выше, из природных соединений только мочевины и производные пуриновых и пиримидиновых оснований обладают значениями молярного отношения C/N ниже 3. С этой точки зрения, вполне вероятно, что воды здесь загрязнены азотсодержащими веществами не биологического происхождения. Можно предположить, что эти загрязнения поступают из зал. Креста, т.к. именно в районе, куда проникают воды залива, наблюдается вышеописанная ситуация.

Таким образом, не только для западной части Берингова моря, но и для Анадырского зал. характерна очень большая межгодовая изменчивость концентраций ОВ и его элементного состава.

### Пространственное распределение основных биохимических компонентов PОВ и BOB

Основным биохимическим компонентом PОВ в Беринговом море так же, как и в других морях, являются углеводы, на долю которых может приходиться до 50% ОВ. По абсолютным концентрациям их содержание в фотическом слое западной части моря в июне – июле изменялось от 0,39 до 1,65 мг/л, сохраняя тенденцию увеличения концентраций с увеличением мористости [Агатова и др., 1995].

Однако на восточном шельфе концентрации растворенных углеводов гораздо ниже и изменяются в пределах 0,15–0,47 мг/л. Правда, эти данные были получены в августе – сентябре [Guo et al., 2004].

Вертикальное распределение растворенных углеводов, как правило, характеризуется увеличением концентраций с глубиной в 3–5 раз по отношению к поверхности. Вертикальные изменения неравномерны, наблюдаются промежуточные максимумы и минимумы (рис. 46 А). Исключение составляет лишь прибрежное мелководье. Такое необычное вертикальное распределение, отмеченное и в некоторых районах Баренцева моря, также можно объяснить наличием здесь нефтеносных слоев, из которых при интенсивном обмене вода–дно в раствор поступают углеводороды метанового ряда, из которых абиотическим путем могут образовываться соединения подобные углеводам [Reid, Orgel, 1967].

Взвешенные углеводы здесь также распределены неравномерно (рис. 46 В). Концентрации их уменьшаются с увеличением мористости. Максимальные концентрации отмечены на мелководных станциях Карагинского шельфа, средние концентрации которых менялись в пределах 0,03–0,20 мг/л. Концентрации взвешенных углеводов на глубоководье не превышали 0,09 мг/л. Максимальные концентрации в фотическом слое зафиксированы в Камчатском проливе до 0,25 мг/л, в Алеутской котловине – 0,10 мг/л и над хр. Ширшова – 0,09 мг/л.

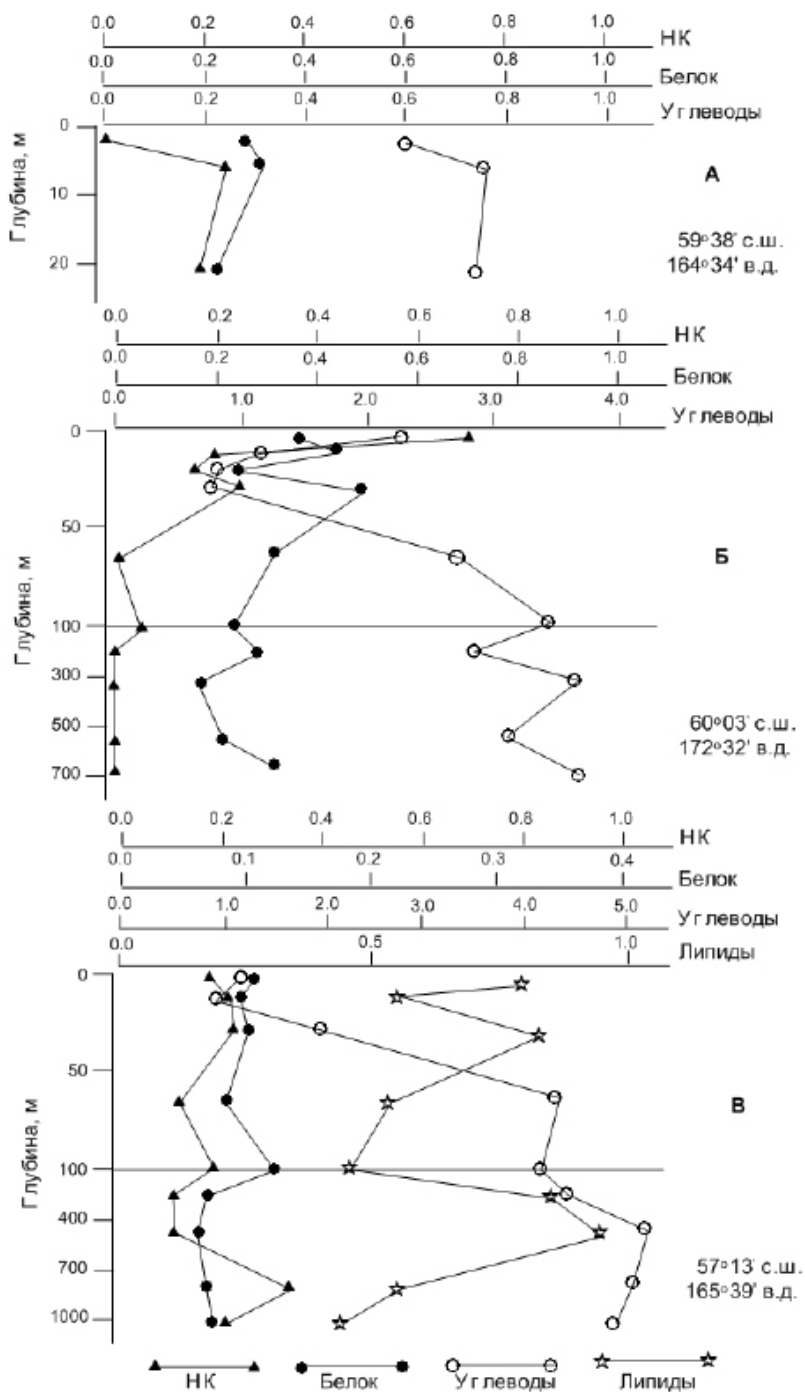


Рис. 46. Вертикальное распределение растворенных биохимических компонентов (мг/л) в Беринговом море: А - прибрежные воды, Б - шельф, В - пелагиаль

С глубиной концентрации взвешенных углеводов уменьшаются по отношению к поверхности в 2–4 раза. Лишь на мелководье содержание взвешенных углеводов было выше или такое же, как и на поверхности [Агатова и др. 1995]. По данным японских ученых в апреле в глубоководной части западного района моря средние концентрации взвешенных углеводов изменялись от 0,09 мг/л в фотическом слое до 0,03 мг/л в глубинных слоях, тогда как на восточном шельфе эти концентрации изменялись от 0,03 мг/л в фотическом слое до 0,01 мг/л в придонном [Tanoue, Handa, 1987]. Таким образом, и концентрации взвешенных углеводов в восточном секторе Берингова моря ниже, чем в западном.

Пространственная неоднородность распределения взвешенных углеводов в фотическом слое в первую очередь обусловлена интенсивностью процессов ПП. Однако при интенсивном продуцировании не только образуется большое количество микрофитопланктона, но и может происходить значительная адсорбция на взвеси растворенных углеводов. Даже при максимальной фотосинтетической деятельности, которая должна была бы привести к увеличению концентраций растворенных углеводов, может наблюдаться их минимум, если скорости процессов сорбции здесь выше, чем скорости выделения углеводов.

При анализе неоднородности вертикального распределения углеводов в глубинных водах Берингова моря нельзя исключать роль гетеротрофного бактериопланктона в этом распределении. Вероятно, промежуточные минимумы растворенных углеводов на горизонтах 210 м, 310 м, 650 м связаны с потреблением их пикопланктоном. Об этом свидетельствуют повышенные концентрации растворенного белка (рис. 47), полученные на этих же горизонтах. Ранее на примере вод Северной Атлантики было показано (Burney et al., 1979), что минимум растворенных углеводов часто связан с максимумом бактериопланктона.

По вертикали меняются соотношения между взвешенной и растворенной формами углеводов. Так, в местах активного фотосинтеза взвешенные углеводы от растворенных составляют 30–50%, а ниже фотического слоя эта величина падает до 2–5% как за счет уменьшения количества взвешенных, так и за счет увеличения количества растворенных углеводов. В районах Берингова моря, где продукция была минимальна, взвешенные углеводы от растворенных по всему столбу составляли всего 1–5%.

Углеводы в поверхностных и глубинных водах разного происхождения. В фотической зоне преобладают полисахариды, синтезированные фитопланктоном, а в глубинных водах – моносахара, являющиеся продуктами бактериального разложения этих полисахаридов [Handa, Tanoue, 1979]. Моносахара частично потребляются бактериями, а частично полимеризуются между собой и сорбируются на взвеси, образуя взвешенные углеводы [Lee, Wakeham, 1989], т.е. здесь большое влияние имеют физико-химические процессы, которые играют важную роль в распределении РОВ и ВОВ в Беринговом море.

В Анадырском зал. концентрации растворенных углеводов изменяются по всему заливу незначительно: в поверхностном слое в пределах 0,8–1,9 мг/л, а в придонном – 1,6–3,4 мг/л. Максимальные концентрации углеводов на по-

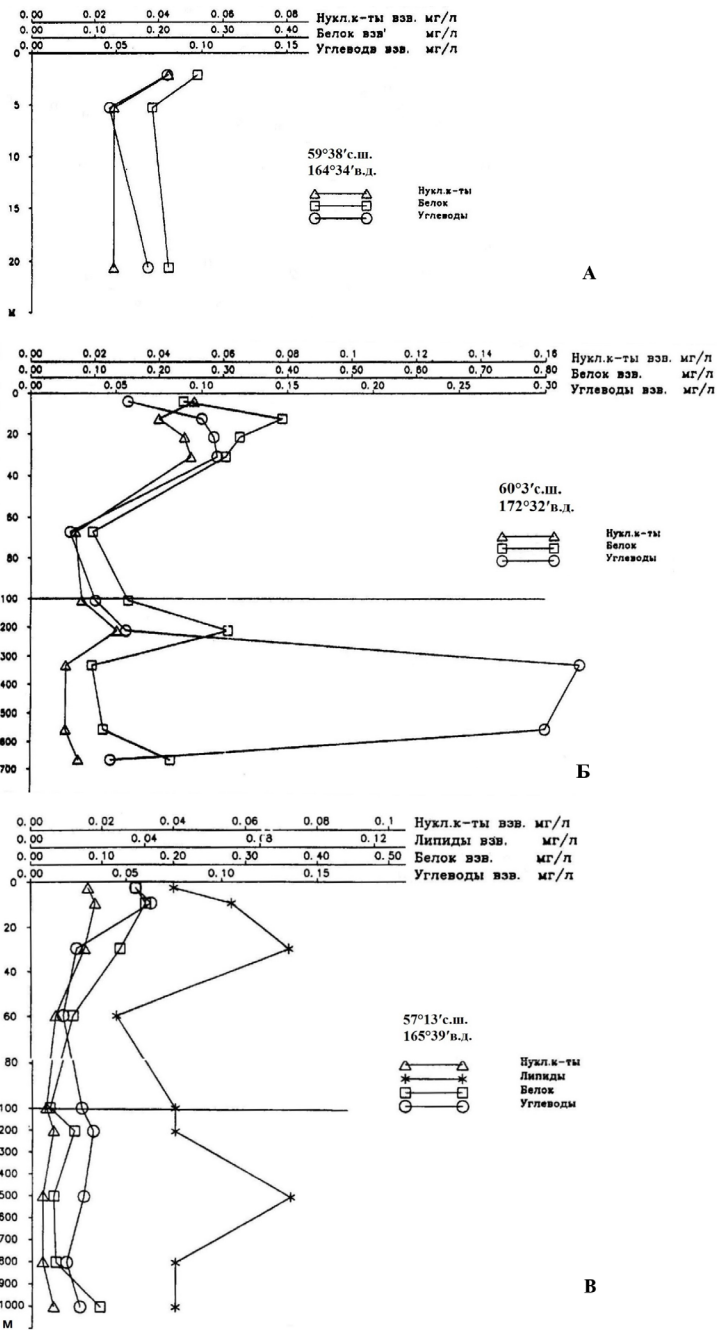


Рис. 47. Вертикальное распределение взвешенных биохимических компонентов в Беринговом море: А – прибрежные воды, Б – шельф, В – пелагиаль

верхности и у дна приурочены к области наибольшего влияния речного стока и достигают значений 1,9 и 3,4 мг/л, соответственно. Взвешенные углеводы на поверхности составляли 0,20–0,83 мг/л, а в придонных горизонтах 0,14–0,16 мг/л. Высокие концентрации были связаны с зонами активного фотосинтеза. Максимальные концентрации взвешенных углеводов совпадали с обнаруженными здесь повышенными концентрациями фитопланктона.

В западной части моря по мере увеличения мористости концентрации растворенного белка в фотическом слое тоже уменьшаются. На мелководье и свале глубин величины концентраций были в пределах 0,10–0,29 мг/л, а в пелагиали – 0,08–0,20 мг/л. Однако самые высокие концентрации в этом слое были получены в Алеутской котловине – 0,36 мг/л.

Вертикальное распределение растворенного белка очень неравномерно, с незначительным уменьшением концентраций ко дну. На мелководье наблюдается подповерхностный максимум, а на свале глубин – подповерхностный минимум концентраций, в пелагиали же отмечены максимумы растворенного белка на глубинах 150–200 м и 500–700 м (рис. 47).

Распределение взвешенных белков по своему характеру похоже на распределение углеводов (рис. 46), но различия в концентрациях не так значительны и в среднем находятся в пределах 0,10–0,25 мг/л. Максимальные концентрации определены на Карякском шельфе (0,50 мг/л) и над хр. Ширшова (0,26 мг/л).

По вертикали взвешенные белки подобно углеводам уменьшаются ко дну. В пелагиали практически везде можно наблюдать подповерхностный минимум, а на глубине 150–250 м максимум концентраций взвешенного белка.

Более высокие концентрации растворенного белка на мелководье по сравнению с фотическим слоем глубоководных акваторий, совпадали с распределением фитопланктона и объясняются, с одной стороны, тем, что на мелководье продукционные процессы идут более интенсивно и поэтому может быть большая биомасса мелких форм бактерий – пикоформ, определяемых в растворе. С другой стороны, продукты метаболизма фотосинтезирующего планктона здесь, в основном, могут состоять из белка, т.к. отмечено, что арктический фитопланктон преимущественно синтезирует белок даже в темноте, когда синтез липидов и сахаров практически не происходит [Li, Harrison, 1982].

Обнаруженные максимумы растворенного белка на горизонтах 10–50 м и на глубине 800–900 м так же являются показателем наличия на этих горизонтах скоплений бактеропланктона (везде отмечается увеличение также взвешенного белка и, как правило, растворенных НК и липидов).

Обычно НК в клетках микропланктона не должны составлять более 50% от количества белка [Парсонс и др., 1982]. Взвешенные НК в эвфотическом слое данного района, в основном, не превышают 10–20% от взвешенного белка. Однако полученные концентрации растворенных и взвешенных НК в Камчатском пр., Камчатской и Алеутской котловинах были аномально высокими и превышали в 2–4 раза концентрации растворенного и взвешенного белка. Такое высокое содержание НК может быть только в половых продуктах как рыб, так и беспозвоночных (моллюсков и зоопланктона).



В этих районах в это время было обнаружено скопление половых продуктов в слое 10–30 м.

Наличие второго максимума взвешенного белка и НК на глубинах 150–50 м объясняется гидрологическими условиями (наличие плотностного скачка), способствующими скоплению и жизнедеятельности бактериопланктона. В этом слое (по сравнению с выше- и нижележащими слоями) меняется также соотношение белка и нуклеиновых кислот в сторону увеличения доли последних, по-видимому, за счет активного размножения микрогетеротрофов, поскольку при размножении бактериальных клеток увеличивается доля НК относительно белка до 25–40% [Karl, 1978].

Обнаруженное в Камчатской котловине высокое содержание ВОВ и всех его биохимических компонентов на глубине 330–450 м совпадает с минимальными концентрациями кислорода и повышенной гетеротрофной активностью во фракции взвеси [Агатова и др., 1995]. Зафиксированное здесь проникновение теплых тихоокеанских вод и смешение их с берингоморскими [Верхунов и др., 1995], вероятно, явилось причиной скопления в этом слое бактериопланктона, что подтверждается резким возрастанием концентрации взвешенного белка и высокими активностями ферментов электрон-транспортной системы [Агатова, Лапина, 1995].

Неоднородность вертикального распределения биохимических компонентов ВОВ на глубоководных станциях по сравнению с мелководными определяется двумя причинами. С одной стороны, изменением соотношений биохимических компонентов на разных горизонтах из-за изменения состава популяции и доли детрита во взвешенном веществе, а с другой – с гидрологическими условиями района.

Особенно интересно соотношение взвешенного и растворенного белка. Как правило, на шельфе и в фотическом слое глубоководных районов взвешенный белок в 1,5–2,5 раза превышает концентрацию растворенного. По мере увеличения глубины доля взвешенного белка падает и его содержание составляет всего 30–50% от содержания растворенного белка. Ранее такую же закономерность мы наблюдали в глубоководной части Черного моря [Агатова и Торгунова, 1991]. Такое явление может быть связано не только с уменьшением количества микропланктона с глубиной, но и с увеличением доли пикопланктона.

Основным биохимическим компонентом ВОВ и в западной, и в восточной части моря, как правило, является белок [Агатова и др., 1995; Handa, Tanoue, 1979]. Однако в эвфотической зоне как на шельфе, так и в пелагиали при максимальной продукции и биомассе фитопланктона, концентрации взвешенных углеводов могут достигать значений близких к концентрациям белка (рис. 46).

Концентрации взвешенных липидов в западном районе моря летом изменялись от 0,015 до 0,077 мг/л. Максимальные концентрации в фотическом слое не превышали 15% от ВОВ. В пелагиали на глубине 150–200 м концентрации минимальны (0,025–0,045 мг/л), но ниже 300 м их значения приближаются к поверхностным, что связано со скоплением здесь бактериопланктона.

Растворенные липиды, концентрации которых в фотическом слое меняются от 0,093 до 0,873 мг/л, являются наряду с углеводами основным биохимическим компонентом РОВ. В динамично активном районе Камчатского пролива концентрации растворенных липидов минимальны и составляют 2–4% от РОВ. Как правило, содержание их от фотического слоя с глубиной меняется незначительно. Однако, в Камчатской котловине, в ядре ХПС происходит увеличение их концентраций по сравнению с поверхностным слоем в 2,5–3 раза.

Таким образом, пространственные изменения концентраций основных биохимических компонентов РОВ и ВОВ по горизонтали, как правило, определяются биологическими факторами, а по вертикали – увеличивается значение гидрологических факторов, которые активизируют биологические процессы.

### Скорости трансформации органического вещества и регенерации биогенных элементов

Исследования проводили в пелагиали и на шельфе в западной части Берингова моря, в т.ч. и в Анадырском зал. во время 21-го и 23-го рейса НИС «Александр Несмеянов» летом 1992–1993 гг. Впервые в водах Берингова моря были измерены во фракции взвеси активности ферментов ЭТС и щелочных фосфатаз.

**Активность ферментов ЭТС** в этом регионе характеризуется большой пространственной и временной неоднородностью. В верхнем 30–м слое величины скоростей потребления кислорода летом 1992 г. менялись от 1,07 до 27,91 мкл  $O_2$ /л×ч, а в 1993 г. – от 0,42 до 6,56 мкл  $O_2$ /л×ч. Не менее значительны и колебания величин удельной активности: от 5,2 мкл до 156,8 мкл  $O_2$ /ч×мг белка в 1992 г. и 3,4 – 45,9 мкл  $O_2$ /ч×мг белка в 1993 г. Как правило, в этом слое увеличение удельной активности приводит к повышению и общей активности. Это может быть связано как с активированием процесса потребления кислорода отдельной клеткой, так и с возрастанием доли гетеротрофных организмов в популяции микропланктона, потребляющих кислород. В данном случае последнее наиболее вероятно. Интересно, что наиболее высокие скорости потребления кислорода в слое 0–30 м характерны для районов, где наблюдается повышенная первичная продуктивность. Создается впечатление, что активные продукционные процессы инициируют и активные процессы деструкции.

В исследованном регионе Берингова моря не прослеживается каких-либо закономерных изменений активности ЭТС в слое 0–30 м по мере продвижения от шельфа к глубоководью. Например, минимальные скорости потребления кислорода наблюдали как на шельфе Карагинского зал., так и на склоне и на глубоководье. Максимальные активности ЭТС были и в 1992 г., и в 1993 г. зарегистрированы в Камчатском пр. (27,91 и 6,56 мкл  $O_2$ /л×ч, соответственно).

Значительные изменения активности ЭТС происходят и по вертикали (рис. 48). Самые большие колебания значений общей и удельной активности получены на свале глубин и в пелагиали, где эти величины изменялись на порядок и больше. Причины изменения активности ЭТС по вертикали

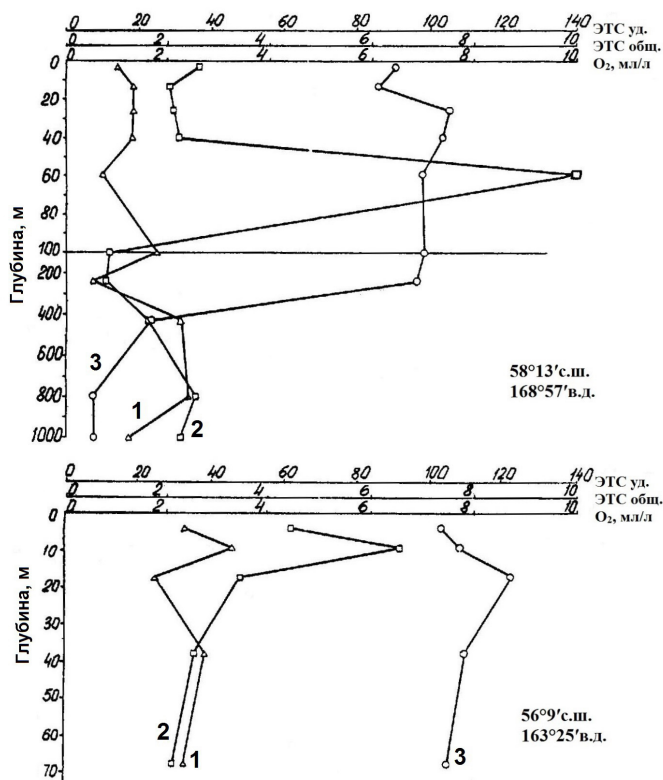


Рис. 48. Активность ферментов ЭТС в водах Берингова моря.  
1 - ЭТС<sub>уд</sub> (мкл O<sub>2</sub>/мг белка×час); 2 - ЭТС<sub>общ</sub> (мкл O<sub>2</sub>/л×час); 3 - O<sub>2</sub>

разные. В верхних горизонтах (примерно до 50 м) это в основном определяется изменением соотношения автотрофных и гетеротрофных организмов в популяции планктона. На нижележащих горизонтах изменение активности, как правило, определяется изменением концентрации гетеротрофов. Это хорошо видно на примере ХПС в Камчатской котловине. Здесь на глубине 330 м резко возрастает активность ЭТС<sub>общ</sub>, на 200 м эта активность в 15 раз меньше при практически той же самой удельной активности, но и взвешенного белка, который отражает уровень биомассы микрогетеротрофов, тоже в 15 раз меньше. Иными словами, на горизонте 330 м увеличение биомассы в 15 раз привело к такому же увеличению скорости потребления кислорода.

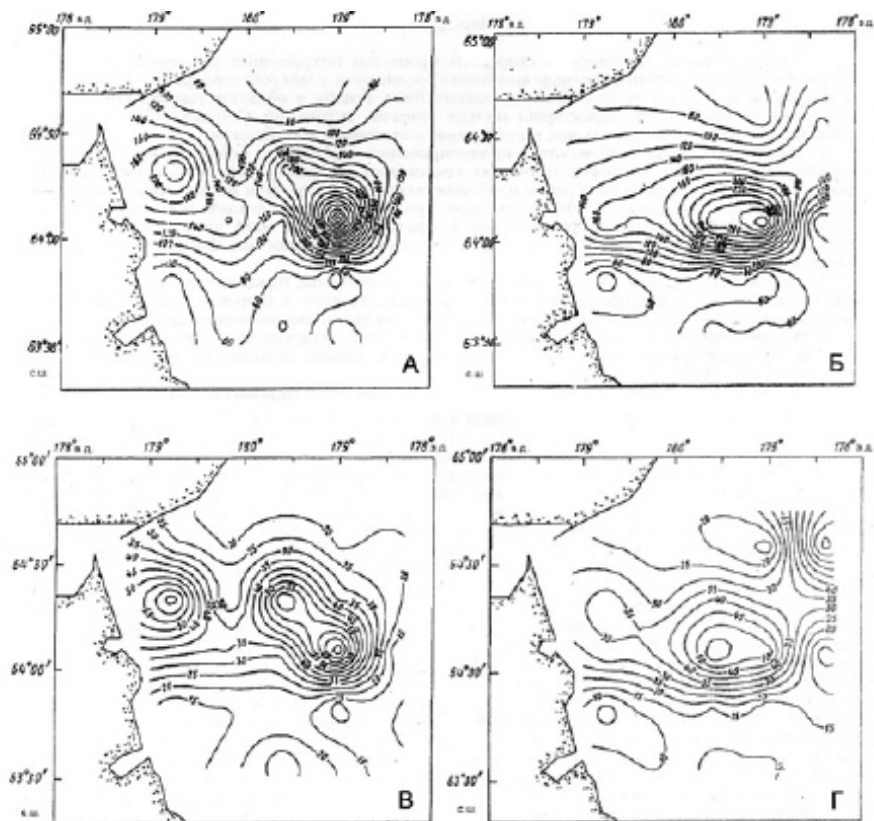
Величина ЭТС<sub>уд</sub> изменяется не только при изменении состава популяции планктона, но и при активации и ингибировании ферментов ЭТС какими-либо факторами. Следует особо подчеркнуть, что в зонах смешения вод разного генезиса наблюдается интенсификация процесса потребления кислорода как за счет увеличения биомассы гетеротрофов, так и за счет повышения активности ферментов ЭТС. Например, проникновение вод с шельфа карагинский в Камчатский пр. на горизонтах 30–60 м приводит к увеличению биомассы и к увеличению в 3,5 раза скорости потребления кислорода попу-

ляцией микрогетеротрофов. Адвекция же трансформированных тихоокеанских теплых вод в слое 300–650 м приводит к увеличению ЭТС<sub>уд</sub> в шесть раз, т. е. к интенсификации процесса потребления кислорода клеткой.

Исходя из величин ЭТС<sub>общ</sub> в слое смешения вод, было оценено время, за которое может быть достигнут тот минимум кислорода, который там наблюдается. Выявились определенные различия, связанные, видимо, с региональными особенностями адвекции тихоокеанских промежуточных вод и интенсивности их смешения с берингоморскими: 1) кислородный минимум достигается за 15–75 сут, это в основном район Камчатского пр. и Алеутской котловины у хребта Ширшова; 2) за 100–300 сут, Камчатская и Алеутская котловина; 3) за 320–850 сут, Камчатская котловина. Считается, что тихоокеанская вода обменивается в Беринговом море в течение 7–8 лет. Существует мнение, что эти цифры завышены [Верхунов и др., 1995]. Даже если они завышены в 2–5 раз, то из наших оценок следует, что наблюдаемый минимум кислорода в зоне смешения тихоокеанских и берингоморских вод образуется не в результате приноса вод, более бедных кислородом, а в результате повышения здесь дыхательной активности микрогетеротрофов.

В Анадырском зал. общая и удельная активности ЭТС варьируют также в очень широких пределах. ЭТС<sub>общ</sub> изменяется от 2 до 77 мкл O<sub>2</sub>/л×ч, а ЭТС<sub>уд</sub> — от 20 до 400 мкл O<sub>2</sub>/ч×мг белка при менее значительной вариации биомассы микропланктона как в поверхностном, так и в придонном слое. При этом концентрация взвешенного белка изменилась всего в семь раз.

Распределение активности ЭТС<sub>общ</sub> и в поверхностном, и в придонном слое (рис. 49), позволяет разделить Анадырский зал. на три основные части: 1) минимальные значения на поверхности и у дна, близкие по значениям к водам открытого моря; 2) максимальные значения в поверхностных и придонных горизонтах — центральные области залива; 3) незначительное превышение значений над минимальными — и на поверхности, и у дна. В первой части, как правило, активность на поверхности выше, чем в придонном слое, что в основном обусловлено большей концентрацией микрогетеротрофов в поверхностном слое, хотя удельная активность часто бывает выше в придонном слое. Срединная часть залива особенно интересна. Здесь происходит локализация организмов, наиболее активно потребляющих кислород. Причем их биомасса не превышает, а иногда даже меньше биомассы микропланктона, чем в первой и третьей частях залива. Это происходит за счет возрастания удельной активности ферментной системы в среднем в четыре раза. При этом здесь зафиксирована смена популяционного состава микропланктона, в котором преобладающую роль начинает играть гетеротрофный планктон. С этой точки зрения интересны наблюдения фитопланктологов, которые именно в этой части залива обнаружили переход фитопланктона, в основном многих видов перидиней, на гетеротрофное питание [Вентцель и др., 1995]. Такое перерождение может быть вызвано или сезонными изменениями в популяции микропланктона, или это свойство эстуарных экосистем, создающих активный гетеротрофный барьер для быстрой ассимиляции ОВ, поступающих с речным стоком. В пользу второго предположения говорит то, что за пределами этого участка, ограниченного



**Рис. 49.** Активность ферментов ЭТС в водах Анадырского залива.  
 ЭТС<sub>уд</sub> (мкл O<sub>2</sub>/мг белка×час) (А) – в поверхностных водах; (Б) – в придонных водах;  
 ЭТС<sub>общ</sub> (мкл O<sub>2</sub>/л×час) (В) – в поверхностных водах; (Г) – в придонных водах

соленостью примерно 31,5‰ и испытывающего наибольшее влияние пресных вод, наблюдаются нормально функционирующие планктонные сообщества.

**Активность щелочной фосфатазы** в западной части моря характеризуется тоже довольно значительной пространственно-временной неоднородностью. Так, значения скоростей регенерации неорганического фосфора из фосфорорганических соединений были в июне 1993 г. в 1,5–2 раза ниже, чем в июне 1992 г. (0,001–0,010 и 0,002–0,030 мкМ Р/л×ч, соответственно). При этом общие закономерности распределения активности были одинаковыми в обоих годах. Самые высокие значения фосфатазной активности характерны для фотического и придонного слоя шельфа. В фотическом слое максимальная активность совпадает с максимальными концентрациями хлорофилла «а» (до 2 мкг/л) и минимальными концентрациями минерального фосфора (0,1–0,2 мкМ/л). В водах Берингова моря прослеживается та же закономерность, которая была отмечена для вод Белого и Баренцева морей – скорости минерализации органических фосфатов возрастают как только концентрации минерального фосфора становятся лимитирующими

для первичного продуцирования. При этом значительная часть ПП образуется за счет рециклинга фосфатов.

Как правило, по мере увеличения мористости активность фосфатазы в фотическом слое уменьшалась в 1,5–2 раза. Однако вспышка цветения в районе хр. Ширшова, и связанное с этим понижение концентраций минерального фосфора в фотическом слое до минимальных значений (0,06–0,15 мкМ/л Р), повысила активность фосфатазы здесь до значений, характерных для шельфа.

В пелагиали фосфатазная активность с глубиной уменьшается при увеличении концентрации минерального фосфора ко дну.

Следует отметить, что на горизонтах с минимальным содержанием кислорода в ТПС, как правило, активность фосфатазы увеличивается за счет скопления здесь микрогетеротрофов.

Исходя из измеренных величин фосфатазной активности и концентрации органического фосфора, были подсчитаны времена минерализации фосфора. Минерализация фосфорорганических соединений в фотическом слое пелагиали в среднем происходила за 25–30 ч, а ниже 150 м – за 50–70 ч. На шельфе и в Анадырском зал. время регенерации фосфатов из фосфорорганических соединений составляло 10–18 ч. Такого же порядка времена рециклинга фосфора были получены в летний сезон в Баренцевом, Белом и Норвежском морях [Ильин, 1993; Агатова и др., 2012].

По величинам  $P_{\text{общ}}$ , исходя из стехиометрических соотношений Редфилда (Р:С = 1:106), в водах фотического слоя, где концентрации минерального фосфора были близки к аналитическому нулю, а концентрации органического фосфора довольно высоки (0,58–0,98 мкМ/л Р), были подсчитаны величины ПП, создаваемой за счет рециклинга фосфатов. Эти значения равнялись 4–5 г С/м<sup>2</sup> в сутки, что составляло 70–85% от первичной продукции, измеренной скляночным методом в кислородной модификации в этих же водах. Таким образом, в летний период в Беринговом море при низких концентрациях минерального фосфора до 80% первичной продукции может образовываться за счет регенерации фосфатов из фосфорорганических соединений.

## Биологическая продуктивность

На биологическую продуктивность всех трофических уровней как пелагических, так и шельфовых экосистем Берингова моря большое влияние оказывает наличие динамичного ледяного покрова. Площадь, покрытая льдом, и низкая температура воды являются самыми важными параметрами, определяющими распределение и взаимодействие организмов весной, когда эти показатели максимальны [DeRobertis, Cokelet, 2012; Sambroto et al., 2016]. Однако, как было показано на примере восточного шельфа, величина пространства, покрытого льдом, не оказывает непосредственного влияния на чистую продукцию сообщества (Net community production), интенсивность которой в большой степени зависит от интенсивности ветрового перемешивания [Mordy, Cokelet, 2012], также как и интенсивность валовой ПП [Cooper et al., 2012].

Долгопериодный анализ (40 лет) изменения продуктивности фито- и зоопланктона в экосистеме восточного шельфа показал, что продуктивность

различных видов фитопланктона, около 60 из которых являются основными [Sukhanova et al., 1999], значительно меняется от года к году, но величина общей годовой чистой ПП остается неизменной [Jin et al., 2009]. Сдвиг климата в более теплый режим после 1976 г. уменьшил вклад в ПП продукции ледового фитопланктона. Ледовый фитопланктон, развивающийся в более ранние месяцы и в более холодных водах, меньше выедается зоопланктоном, популяция которого еще только начинает развиваться, и поэтому в большем количестве опускается на дно и дает больше пищи бентосу. Фитопланктон, продуцирующий в более теплых водах в более позднее время, дает больше пищи обитателям пелагиали. Долгий холодный период приводит к тому, что метаболизм экосистемы шельфа в основном определяется развитием бентосного сообщества, тогда как в долгий теплый период метаболизм определяется развитием пелагического сообщества [Jin et al., 2009].

Количество и качество продукции зоопланктона тесно связано с началом продуцирования фитопланктона. Раннее таяние льдов обуславливает более позднее цветение в более теплой воде и множественное развитие мелких копепод. Позднее таяние льдов приводит к более раннему цветению в основном ледовой флоры в более холодной воде, и тогда в популяции зоопланктона преобладают крупные калянусы и хитогнаты, численность которых сильно коррелирует с численностью копепод [Hunt et al., 2012; Ohashi et al., 2013].

Помимо продуктивности фитопланктона большое значение для обеспечения пищей зоопланктона и зообентоса играет бактериальная продуктивность [Lovvorn, 2005]. Бактерии, потребляющие РОУ, являются дополнительным источником пищи для макробеспозвоночных как непосредственно, так и опосредовано через микрозоопланктон, в частности, через миксотрофных цилиат [Stoecker et al., 2013].

Биомасса и продукция зоопланктона в западной части Берингова моря на единицу площади раза в 1,5 выше, чем в восточной. Однако, на восточном шельфе примерно в пять раз выше биомасса планктоноядных эпипелагических рыб. Это обуславливает более высокую степень выедания зоопланктона и, в свою очередь, стимулирует нагульные миграции рыб в центральные и западные районы моря [Шунтов, 2001]. От весны к лету пелагические рыбы распространяются в основном на северо-запад. На примере минтая показано, что в холодные годы ареал распространения популяции весной меньше, меньшая доступность макрозоопланктона, что приводит к возрастанию каннибализма [DeRobertis, Cokelet, 2012].

Анализ изменений, происходящих в пищевой цепи восточной экосистемы моря в течение 40 лет (1970–2011 гг.) под влиянием климатических изменений, показал, что необычно высокая и необычно низкая температура не способствуют развитию сильного поколения минтая. Однако, если потепление будет продолжаться и дальше, то вполне вероятно развитие такого слабого поколения, которое не сможет выдержать той нагрузки промышленного вылова, которое выдерживает сильное поколение [Hunt. et al., 2012].

Значительное уменьшение ледового покрытия с начала 90-х гг. прошлого столетия до настоящего времени вызвало реорганизацию структуры экоси-

стемы Берингова моря. Численность и биомасса зоопланктона стала выше в результате перемещения крупных, средних и мелких копепод Тихого океана на север в воды Анадырского зал., в воды берингоморского шельфа и в аляскинские прибрежные воды. Это способствует высокому обеспечению пищей бентоса на севере моря. В районе Берингова пр. образовалась бентос доминирующая экосистема, которая обеспечивает пищей большие популяции птиц и животных. Самая большая биомасса инфауны обнаружена в Анадырском зал. и на северо-западе о-ва Св. Лаврентия. Здесь доминируют двустворчатые моллюски, которые являются основной пищей моржей и гаг. В Беринговом же проливе доминируют амфиподы – основная пища серых китов.

В результате потепления на север распространяются не только беспозвоночные, но и рыбы. Однако уменьшение ледового покрова вызвало отток с севера млекопитающих. Наблюдается колонизация моржами и российского, и американского берегов моря. Полярные медведи вынуждены переместить места охоты со льда на землю [Grebmeier, 2012].

Трудно сказать, каким образом такая перестройка экосистемы влияет на величины запасов основных промысловых рыб и беспозвоночных. В табл. 20 представлены данные по изменению этих величин для некоторых видов рыб с 2007 по 2016 гг.

**Таблица 20.** Изменение промыслового запаса (тыс. тонн) некоторых промысловых гидробионтов в западной части Берингова моря в период наиболее интенсивного освобождения арктического бассейна ото льда [Сырьевая база..., 2012; ИАС «Водные биоресурсы» 2017]

Объект промысла	Год									
	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016
Минтай	-	550	1562	878	991	1584	1915	1856	1562	2450
Треска	25	30	-	183	112	294	175	186	218	1043
Сельдь	-	-	-	-	226	188	-	-	884	-
Синий краб	5	2,5	2,5	-	-	10,2	13,3	24,7	30,4	36,2
Краб-стригун опилио	-	8	2,5	9	5,5	10,4	9,5	12,4	12,5	12,3

Таким образом, в настоящее время и для Берингова моря нет определенных представлений, по какому сценарию пойдет дальнейшее пространственное распределение рыбопромысловых скоплений в результате потепления климата.

Однако недавние исследования, проведенные канадскими и американскими учеными [Cheung et al., 2015], позволили предположить, что, если потепление будет продолжаться, то к середине настоящего столетия произойдет значительное изменение в составе пелагических рыбопромысловых сообществ Берингова моря. В частности, в их составе значительно возрастет доля теплолюбивых видов.



## Охотское море

Охотское море – это материково–окраинное море практически повсеместно имеющее естественные границы, за исключением узких проливов, соединяющих его с Тихим океаном и Японским морем. Оно полностью расположено в умеренной зоне, но его протяженность с севера на юг (около 2500 м) накладывает отпечаток на отличия отдельных областей в климате, гидрологическом режиме и их биологии [Шунтов, 2001]. Наиболее контрастно отличаются воды северной и южной части. На температуру воды в южной части влияет заходящая в Охотское море через пр. Лаперуза ветвь теплого Цусимского течения Соя. В целом юго-восточная часть Охотского моря теплее северо-западной. Третью часть более 50% площади моря находится подо льдом. Ледообразование начинается в наиболее мелководных закрытых заливах и бухтах с середины октября – начале ноября. Максимум распространения ледяного покрова наступает в начале марта. В суровые зимы льдом покрывается почти все море (97% поверхности), лишь у Курильских островов сохраняется узкая полоска воды. Прогрев вод начинается в апреле и мае и происходит очень медленно, что связано с большим количеством тающих льдов. Окончательное очищение моря ото льда происходит обычно в июле, но после экстремально суровых и ледовитых зим возможно смещение этого срока до конца августа – начала сентября [Плотников, 2002].

Летом поверхностные воды Охотского моря прогреваются до 11–13 °С на севере и 18–19 °С на юге. Однако, в центральной части моря можно выделить резкие зоны низких температурных аномалий (4–6 °С на общем фоне в 11–12 °С), связанные с системой квазистационарных вихревых образований [Дарницкий, Лучин, 1997].

Охотское море является высокопродуктивным водоемом. Отмечено, что климат и океанологический режим Охотского моря подвержены большой межгодовой изменчивости, вызывающей в свою очередь цепь изменений продуктивности различных трофических уровней как в экосистемах шельфа, так и в пелагиали. В связи с этим особое значение приобретает исследование ОВ, его пространственной и временной изменчивости.

К сожалению, очень мало данных о концентрации, элементном и биохимическом составе ОВ как в водных так и в его ледовых экосистемах.

### Пространственно-временное распределение органического вещества

**Растворенный и взвешенный  $C_{орг}$ .** Данные из разных источников по распределению этих показателей в водах Охотского моря колеблются в очень широких пределах от 50 до 450 мкМ $C_{орг}$ /л для РОУ и от 7 до 45 мкМ $C_{орг}$ /л для ВОУ [Агатова и др., 1996; Nakatsuka et al., 2004; Sohrin et al., 2014].

Концентрации ОВ, полученные сотрудниками лаборатории морской экологии ВНИРО во время экспедиционных работ в июне – августе 1992 и 1993 гг. на НИС «Академик Александр Несмеянов» (21 и 24 рейсы), а также в августе 1994 г. (21 рейс НИС «Академик М. Лаврентьев»), показали большую вариабильность этих концентраций особенно в поверхностных водах (рис. 50, табл. 21, 22).

**Таблица 21.** Содержание растворенных форм  $C_{орг}$ ,  $N_{орг}$  и  $P_{орг}$  в Охотском море  
в летний период (1992–1994 гг.)

Район моря	Слой отбора, м	$C_{орг}$ , мкМ/л	$N_{орг}$ , мкМ/л	$P_{орг}$ , мкМ/л	C/N	C/P
Прикурильский район	0–5	<u>71–335</u> 175	<u>4,7–36,7</u> 23,4	<u>0,22–0,90</u> 0,54	<u>3–2</u> 2,6	<u>125–558</u> 165
	10–20	<u>74–397</u> 257	<u>9,6–36,2</u> 6,2	<u>0,26–0,75</u> 0,52	<u>5–33</u> 25	<u>284–837</u> 490
	30–50	<u>47–362</u> 157	<u>5,2–26,1</u> 17,0	<u>0,14–1,18</u> 0,54	<u>3–37</u> 14	<u>74–932</u> 505
	60–90	<u>46–388</u> 256	<u>6,0–26,7</u> 16,3	<u>0,11–0,78</u> 0,35	<u>9–37</u> 9	<u>52–2111</u> 1162
	100–200	<u>51–336</u> 161	<u>2,8–25,5</u> 16,3	<u>0,15–1,27</u> 0,57	<u>2–33</u> 3	<u>89–1217</u> 428
	300–500	<u>46–273</u> 58	<u>5,3–22,7</u> 12,6	<u>0,05–1,01</u> 0,51	<u>4–66</u> 17	<u>69–970</u> 770
	600–800	<u>73–307</u> 184	<u>0,8–20,2</u> 10,1	<u>0,05–0,84</u> 0,37	<u>5–70</u> 29	<u>86–3652</u> 1199
	900–1000	<u>71–342</u> 96	<u>1,9–20,7</u> 9,1	<u>0,06–0,97</u> 0,44	<u>7–55</u> 7	<u>93–3616</u> 1309
Центральная часть моря	0–5	<u>71–363</u> 190	<u>5,0–27,3</u> 16,7	<u>0,20–0,89</u> 0,49	<u>6–47</u> 14	<u>180–1089</u> 557
	10–20	<u>75–288</u> 187	<u>4,3–28,6</u> 22,3	<u>0,35–0,88</u> 0,62	<u>7–66</u> 13	<u>112–1167</u> 414
	30–50	<u>90–252</u> 178	<u>2,0–29,5</u> 11,7	<u>0,16–0,86</u> 0,51	<u>2–127</u> 27	<u>105–1062</u> 513
	60–90	<u>72–302</u> 180	<u>1,0–28,5</u> 13,7	<u>0,04–1,12</u> 0,56	<u>4–95</u> 36	<u>88–1571</u> 531
	100–200	<u>42–349</u> 169	<u>0,8–34,3</u> 14,1	<u>0,02–0,86</u> 0,46	<u>3–99</u> 28	<u>91–1366</u> 576
	300–500	<u>46–329</u> 195	<u>0,9–31,8</u> 11,0	<u>0,04–0,69</u> 0,47	<u>3–142</u> 83	<u>109–1271</u> 551
	600–800	<u>90–329</u> 196	<u>0,5–22,8</u> 9,6	<u>0,07–0,64</u> 0,49	<u>7–478</u> 119	<u>252–972</u> 538
	900–1000	<u>40–383</u> 90	<u>0,1–25,6</u> 10,2	<u>0,02–0,65</u> 0,48	<u>7–682</u> 251	<u>255–902</u> 561
Шельф Западной Камчатки	0–5	<u>214–314</u> 246	<u>4,6–14,9</u> 9,9	<u>0,32–0,84</u> 0,61	<u>17–30</u> 15	<u>254–761</u> 407
	10–20	<u>173–316</u> 234	<u>7,4–12,8</u> 10,4	<u>0,25–0,87</u> 0,62	<u>16–41</u> 22	<u>270–603</u> 378
	30–60	<u>95–227</u> 212	<u>5,5–14,4</u> 16,6	<u>0,23–0,69</u> 0,49	<u>14–43</u> 22	<u>299–1247</u> 465
Шельф Восточного Сахалина	0–5	<u>116–703</u> 205	<u>9,2–44,9</u> 35,4	<u>0,29–0,91</u> 0,71	<u>5–72</u> 7	<u>2–869</u> 285
	10–25	<u>100–596</u> 188	<u>7,6–29,4</u> 25,7	<u>0,33–1,21</u> 0,68	<u>8–20</u> 9	<u>153–996</u> 311
	30–50	<u>99–282</u> 192	<u>5,6–20</u> 7,8	<u>0,26–0,64</u> 0,47	<u>3–18</u> 15	<u>260–1085</u> 571
	60–100	<u>99–285</u> 216	<u>7,9–19,7</u> 18,1	<u>0,10–0,86</u> 0,43	<u>6–76</u> 6	<u>190–1160</u> 587

Таблица 21. Окончание

Район моря	Слой отбора, м	$C_{орг}$ , мкм/л	$N_{орг}$ , мкм/л	$P_{орг}$ , мкм/л	С/Н	С/Р
Сахалинский залив	Поверхность	<u>208-383</u> 267	<u>7,7-19,6</u> 11,9	<u>0,11-0,98</u> 0,49	<u>13-30</u> 23	<u>268-1024</u> 807
	Придонный слой	<u>207-242</u> 224	<u>5,6-13,8</u> 10	<u>0,61-1,46</u> 1,08	<u>6-40</u> 25	<u>157-247</u> 180

Примечания: над чертой – пределы значений, под чертой – средние значения.

Таблица 22. Содержание взвешенных форм  $C_{орг}$ ,  $N_{орг}$  и  $P_{орг}$  в Охотском море в летний период (1992-1994 гг.)

Район моря	Слой отбора, м	$C_{орг}$ , мкм/л	$N_{орг}$ , мкм/л	$P_{орг}$ , мкм/л	С/Н	С/Р
Прикурильский район	0-5	<u>5-29</u> 12	0,6-4,0	0,01-0,26	5-8	88-342
	10-20	<u>5-19</u> 12	0,8-3,0	0,01-0,21	6-8	87-847
	30-50	<u>4-17</u> 11	0,7-3,0	0,04-0,24	5-8	70-473
	60-90	<u>3-12</u> 7	0,5-1,9	0,01-0,14	6-9	88-1653
	100-200	<u>3-11</u> 6	0,6-1,9	0,01-0,11	6-10	82-1237
	300-500	<u>2-9</u> 5	0,6-1,2	0,00-0,08	6-11	96-960
	600-800	<u>1-9</u> 4	0,3-1,4	0,01-0,04	5-11	78-1195
	900-1000	<u>2-8</u> 5	0,2-1,1	0,00-0,08	5-11	68-564
Центральная часть моря	0-5	<u>6-13</u> 10	0,7-2,0	0,02-0,12	6-16	81-583
	10-20	<u>6-21</u> 12	0,6-2,7	0,02-0,11	6-9	137-511
	30-50	5-17 10	0,7-3,0	0,03-0,16	1-8	83-283
	60-90	<u>4-11</u> 7	0,4-1,5	0,02-0,08	6-12	84-808
	100-200	<u>3-8</u> 5	0,3-1,5	0,03-0,11	5-10	60-313
	300-500	<u>3-8</u> 4	0,3-1,2	0,01-0,09	6-16	38-627
	600-800	<u>3-9</u> 5	0,4-1,7	0,01-0,10	6-10	75-592
	900-1000	<u>2-8</u> 4	0,2-0,3	0,01-0,03	7-36	74-800

Таблица 21. Окончание

Район моря	Слой отбора, м	$C_{орг}$ мкм/л	$N_{орг}$ мкм/л	$P_{орг}$ мкм/л	С/Н	С/Р
Шельф Западной Камчатки	0-5	<u>10-23</u> 16	1,4-2,8	0,05-0,23	6-10	74-235
	10-20	<u>7-29</u> 18	1,1-3,5	0,04-0,19	6-9	73-232
	30-50	<u>5-10</u> 8	0,8-1,8	0,04-0,13	6-11	83-248
	60-100	<u>5-9</u> 7				
Шельф Восточного Сахалина	0-5	<u>7-50</u> 15	1,2-9,0	0,01-0,76	6-9	64-548
	10-25	<u>7-18</u> 10	1,2-2,3	0,03-0,34	6-8	84-515
	30-50	<u>4-32</u> 8	0,5-2,8	0,01-0,28	6-16	71-1778
Сахалинский залив	Поверхность	<u>10-42</u> 20				
	Придонный слой	<u>9-24</u> 14				

Примечания: над чертой – пределы значений, под чертой – средние значения.

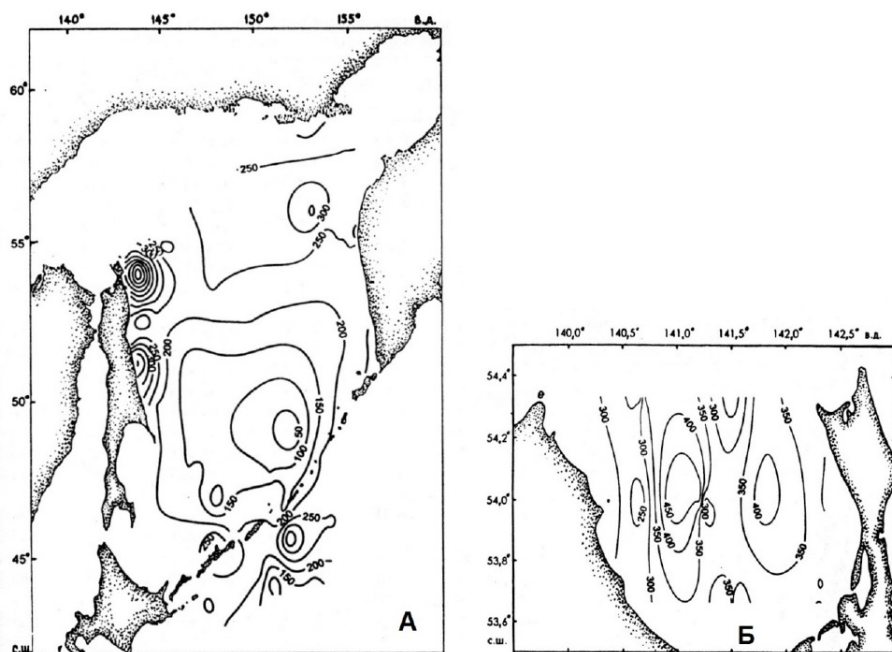


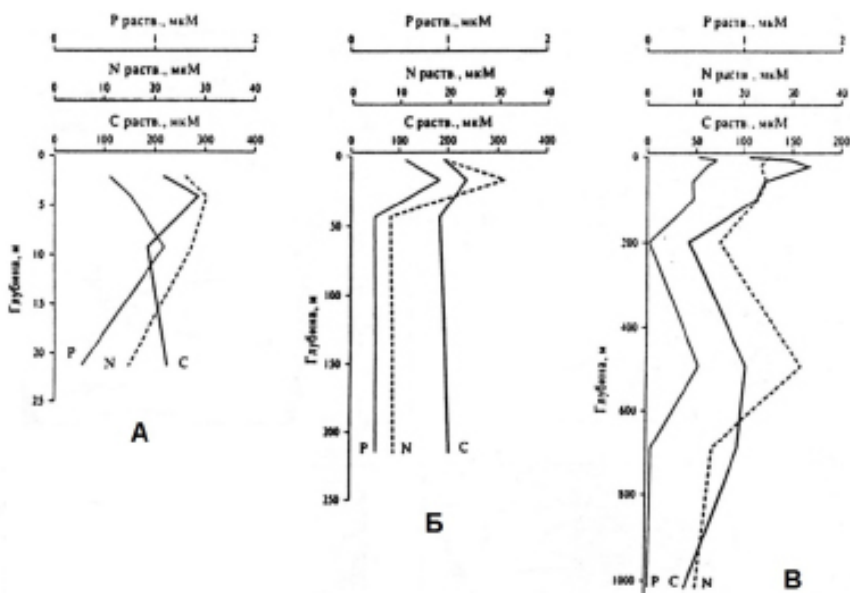
Рис. 50. Распределение растворенного  $C_{орг}$  (мкм/л) на поверхности:  
А – Охотское море; Б – Сахалинский залив

Выделяются два крупных района с различным содержанием  $C_{\text{орг}}$ : северный, относительно мелководный, с высокими концентрациями 250–300 мкМ/л, и южный, относительно глубоководный район, в котором количество  $C_{\text{орг}}$  варьирует от 50–100 мкМ/л  $C_{\text{орг}}$  на юго-востоке центральной глубоководной части моря до 200–250 мкМ/л  $C_{\text{орг}}$  на периферии района. В Сахалинском зал. содержание РОУ в поверхностных водах заметно выше, чем в северной части моря. Здесь сказывается влияние стока р. Амур, воды которой приносят более 667 мкМ/л  $C_{\text{орг}}$  [Nakatsuka et al., 2004].

Наибольшие концентрации  $C_{\text{орг}}$  в виде отдельных локализаций наблюдали на шельфе Восточного Сахалина, с максимумом у северо-восточной оконечности острова (рис. 50 Б). Несмотря на большое разнообразие в распределении концентраций РОУ по всему морю все-таки можно проследить закономерное уменьшение содержания РОУ от шельфа к открытой части моря (рис. 50, табл. 21).

Вертикальное распределение РОУ также неоднородно, хотя значения по вертикали в столбе воды до 1000 м для растворенного  $C_{\text{орг}}$  изменяются в меньшей степени, чем по горизонтали (рис. 51).

Вертикальное распределение на шельфе довольно монотонно, тогда как в глубоководной части оно очень разнообразно. Как правило, на мористых станциях по всему морю наблюдали незначительное понижение концентраций растворенного  $C_{\text{орг}}$  от фотического слоя к ТПС. Однако, в районе Курильской гряды во всех проливах иногда фотический слой содержит меньшие концентрации РОУ, чем в ХПС и ТПС. Это, вероятно, можно объяснить глубоким перемешиванием в проливах.



**Рис. 51.** Вертикальное распределение растворенного  $C_{\text{орг}}$ ,  $N_{\text{орг}}$  и  $P_{\text{орг}}$  (мкМ/л) в Охотском море: А – на шельфе; Б – в районе материкового склона; В – в глубоководных районах

В толще 0–1000 м выделены два основных типа распределения  $C_{\text{орг}}$  по вертикали (рис. 51 В), Первый тип характеризуется равномерным распределением концентраций  $C_{\text{орг}}$  по всему столбу. Для второго типа распределения характерно наличие двух максимумов в верхних горизонтах – подповерхностного в слое 10–30 м и на границе фотического слоя (40–70 м), и одного или двух максимумов в слое 200–600 м. Значения концентраций  $C_{\text{орг}}$  в нижних и верхних максимумах сопоставимы. Перепады концентраций в толще вод значительны и могут достигать 125 мкМ/л  $C_{\text{орг}}$ .

Межгодовая изменчивость в концентрациях РОУ наиболее хорошо выражена в районах большой гидрологической активности с интенсивной и неустойчивой динамикой вод (Сахалинский зал., б. Кашеварова и проливы Курильской гряды). Например, если в прол. Фриза и Буссоль летом 1993 г. во всей толще вод в результате глубокого вертикального перемешивания наблюдали в целом однородный характер распределения  $C_{\text{орг}}$ , причем, в фотическом слое его концентрации были чуть ниже, чем в ХПС и ТПС, то летом 1994 г., при относительной стратификации вод в проливах, максимальные концентрации  $C_{\text{орг}}$  были характерны для фотического слоя. При этом во все годы проводившихся исследований РОВ в этом слое было обогащено и азотом, и фосфором, а концентрации ВОВ были выше, чем в нижележащих слоях [Агатова и др., 1996 б].

Работы японских исследователей в западном регионе Охотского моря в июне 2000 г. (53°–57°N; 137°–145°E) показали практически полное совпадение значений и результатов распределения РОУ в этом регионе с результатами, полученными ранее российскими исследователями в июне – августе 1992–1994 гг. В обоих случаях отмечен очень широкий диапазон пространственной изменчивости значений  $C_{\text{орг}}$ : от 74 до 417 мкМ/л  $C_{\text{орг}}$  в 90-х гг. и от 60 до 450 мкМ/л  $C_{\text{орг}}$  в 2000 г. [Агатова и др., 1996 б; Nakatsuka et al., 2004]. Однако результаты более поздних японских работ в западном регионе Охотского моря (46°–56°N; 145°–150°E), проводимых в августе – сентябре 2006 г. и в мае – июне 2010 г., дали в основном намного более низкие значения концентраций  $C_{\text{орг}}$  даже в Сахалинском зал. [Sohrin et al., 2014].

Распределение ВОУ на поверхности моря значительно однороднее, чем РОУ (рис. 52, табл. 22). В основном концентрации варьируют в пределах от 7 до 15 мкМ/л  $C_{\text{орг}}$ . Так же как и для растворенного  $C_{\text{орг}}$  повышенные концентрации взвешенного приурочены к шельфу (до 25 мкМ/л). Самые высокие значения концентраций ВОУ (до 75 мкМ/л  $C_{\text{орг}}$ ) были зафиксированы в период разведочного бурения (1992 г.) на Пильтунском и Луньском нефтяных месторождениях восточного шельфа о. Сахалин [Агатова и др., 1996]. Спустя примерно год после его окончания эти концентрации уменьшились в 2–3 раза.

Следует отметить довольно большие колебания концентраций взвешенного  $C_{\text{орг}}$  по вертикали, особенно в глубоководной части моря (рис. 53). Значения могут изменяться более, чем в пять раз. Как правило, максимальные для данного района концентрации ВОУ приурочены к подповерхностным горизонтам (5–20 м), где максимальна и ПП, а также к скачку плотности. После 100 м эти концентрации уменьшаются в 2–3 раза. Интересно, что

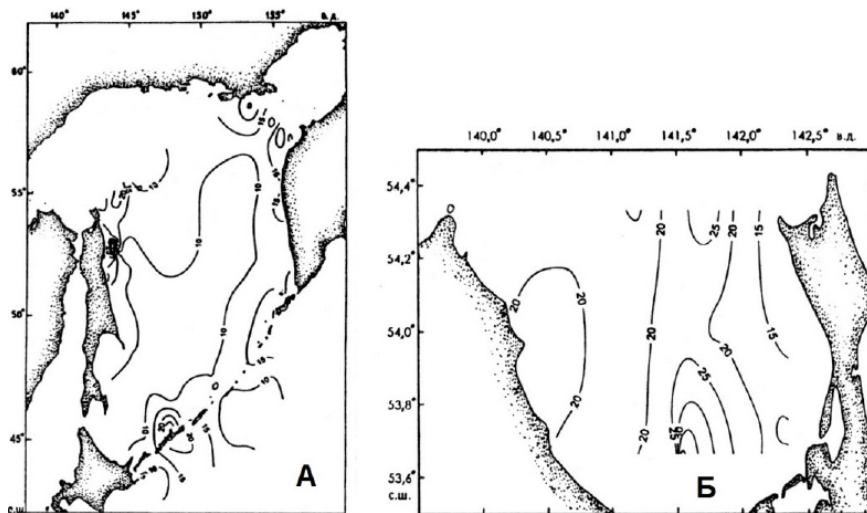


Рис. 52. Распределение взвешенного  $C_{орг}$  (мкМ/л) на поверхности: А – Охотское море; Б – Сахалинский залив

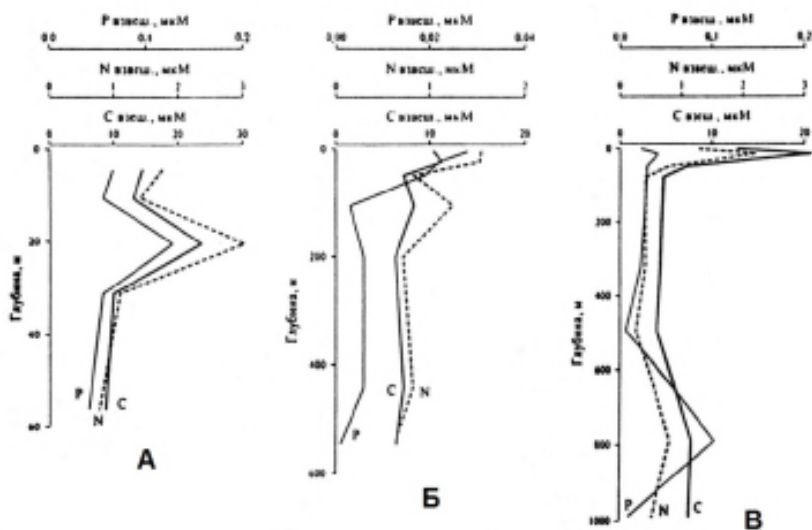


Рис. 53. Вертикальное распределение взвешенного  $C_{орг}$ ,  $N_{орг}$  и  $P_{орг}$  (мкМ/л) в Охотском море: А – на шельфе; Б – в районе материкового склона; В – в глубоководных районах

в ТПС на горизонтах с минимальными значениями кислорода концентрации  $C_{орг}$  в 1,5–2 раза больше, чем в ХПС.

**Растворенный и взвешенный  $N_{орг}$**  – также как и  $C_{орг}$  в водах Охотского моря распределены очень неравномерно. Значения их концентраций изменяются от 0,1 до 45,4 мкМ/л для РОВ и от 0,2 до 9,0 мкМ/л для ВОВ [Агатова и др., 1996 б; Sohrin et al., 2014]. К сожалению, этих данных очень мало.

При значительной неоднородности поверхностного распределения  $N_{орг}$  по всему морю оно в основных чертах противоположно горизонтальному распределению растворенного  $C_{орг}$ . Так, в северной части моря, где высоки фоновые концентрации  $C_{орг}$ , концентрации  $N_{орг}$  относительно низкие (5–10 мкМ/л). Напротив, в южной части моря, особенно в его наиболее глубоководных районах, где сравнительно немного  $C_{орг}$ , концентрации  $N_{орг}$  относительно велики (10–25 мкМ/л). Максимум растворенного  $N_{орг}$  (более 40 мкМ/л) обнаружен на шельфе Восточного Сахалина, но не в северо-восточной его части, как в случае с  $C_{орг}$ , а на юге вблизи мыса Терпения. И только в Сахалинском зал. при общем пониженном, как и в северной части моря, фоне  $N_{орг}$  высокие концентрации азота содержатся в водах с высокими концентрациями  $C_{орг}$  (рис. 54).

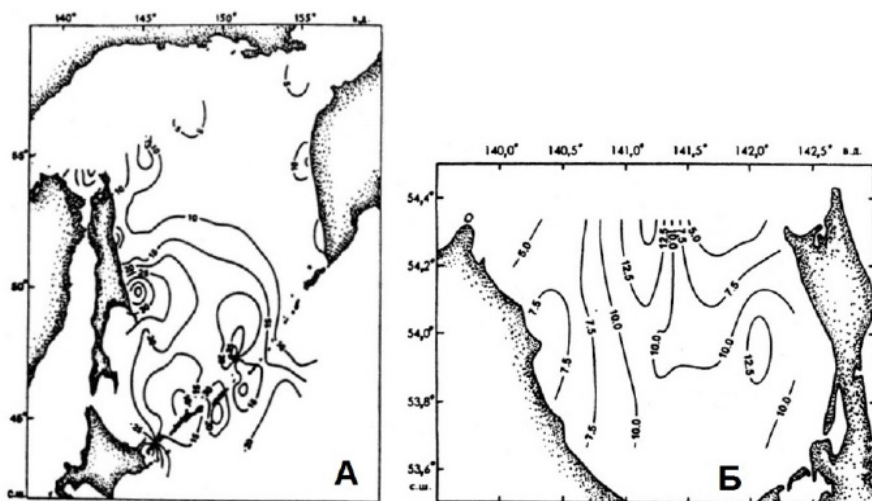


Рис. 54. Распределение растворенного  $N_{орг}$  (мкМ/л) на поверхности:  
 А – Охотское море; Б – Сахалинский залив

Вертикальное распределение растворенного  $N_{орг}$ , тоже неоднородно (рис. 51 В). Для пелагиали собственно Охотского моря характерно уменьшение его концентраций от фотического слоя к ТПС, тогда как в районе Курильской гряды, как правило, максимальные концентрации  $N_{орг}$  содержатся как в фотическом слое, так и в ТПС. В этом районе наиболее значительны и перепады его концентраций в столбе воды до 1000 м. Следует отметить, что необязательно горизонтам с максимальным содержанием  $C_{орг}$  соответствуют горизонты с максимальным содержанием  $N_{орг}$ . Вертикальное распределение растворенного  $N_{орг}$  на шельфе тоже разнообразно (рис. 51 А), и трудно выделить какие-либо различия в распределении этого параметра на Камчатском и Сахалинском шельфах.

В общих чертах поверхностное распределение взвешенного  $N_{орг}$  соответствует полю взвешенного  $C_{орг}$  (рис. 55). Содержание взвешенного  $N_{орг}$  также уменьшается от шельфа к открытой части моря, где его концентрации в



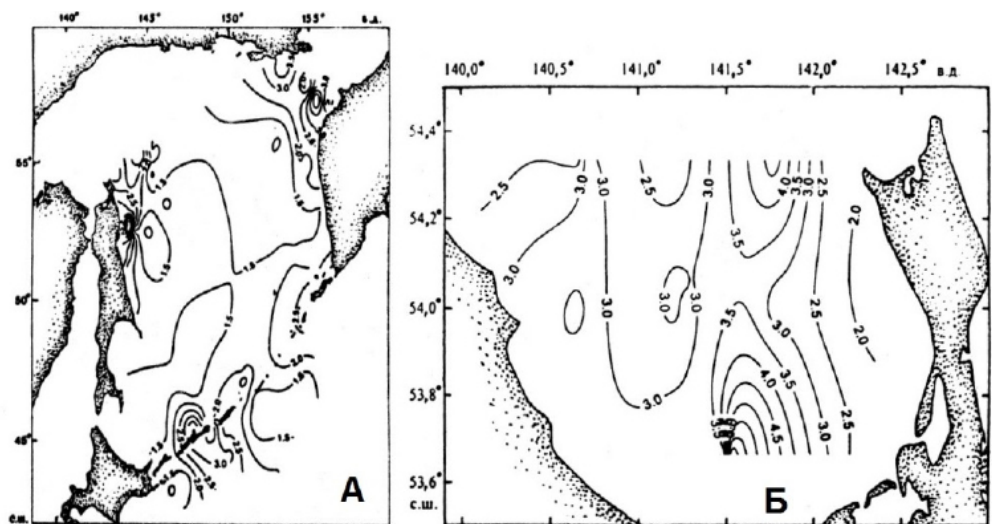


Рис. 55. Распределение взвешенного  $N_{\text{орг}}$  (мкМ/л) на поверхности:  
 А – Охотское море; Б – Сахалинский залив

основном варьируют в пределах 1–2 мкМ/л. Похоже и распределение мелкомасштабных локализаций максимальных поверхностных концентраций  $N_{\text{орг}}$ . Так же, как и в случае с взвешенным  $C_{\text{орг}}$ , заметно выше, чем в собственно Охотском море, количество  $N_{\text{орг}}$  в Сахалинском зал. с максимумом около 6,5 мкМ/л приурочено к эстуарию р. Амур.

Изменение концентраций взвешенного  $N_{\text{орг}}$  по вертикали как на шельфе, так и в пелагиали одинаковы – максимальные величины в фотическом слое уменьшаются в 1,5–3 раза с глубиной (рис. 53). Однако, на самых мелководных станциях, глубина которых не превышала 40 м, концентрации  $N_{\text{орг}}$  увеличивались от поверхности к придонному слою. В то же время в период разведочного бурения в районе Пильтунского месторождения концентрации в водах поверхностного слоя были в 3–5 раз выше, чем в придонном. В поверхностных водах они были сопоставимы с концентрациями растворенного  $N_{\text{орг}}$ . Спустя год после окончания бурения концентрации взвешенного  $N_{\text{орг}}$  в поверхностных водах не превышали 2 мкМ/л и на мелководье увеличивались в придонном слое, а мористее его концентрации уменьшались в этом слое приблизительно в два раза.

По данным ВНИРО межгодовая изменчивость концентраций и растворенного, и взвешенного  $N_{\text{орг}}$  проявляется по-разному в различных районах моря. В целом по морю можно отметить тенденцию к небольшому повышению концентраций всех форм  $N_{\text{орг}}$  в фотическом слое от 1992 к 1994 г. [Агатова и др., 1996 б].

**Растворенный и взвешенный органический фосфор.** К сожалению, данных по распределению органических форм фосфора в водах Охотского моря еще меньше, чем для  $N_{\text{орг}}$ . Наиболее полно для всего моря они представлены в исследованиях сотрудников ВНИРО [Агатова и др., 1996,

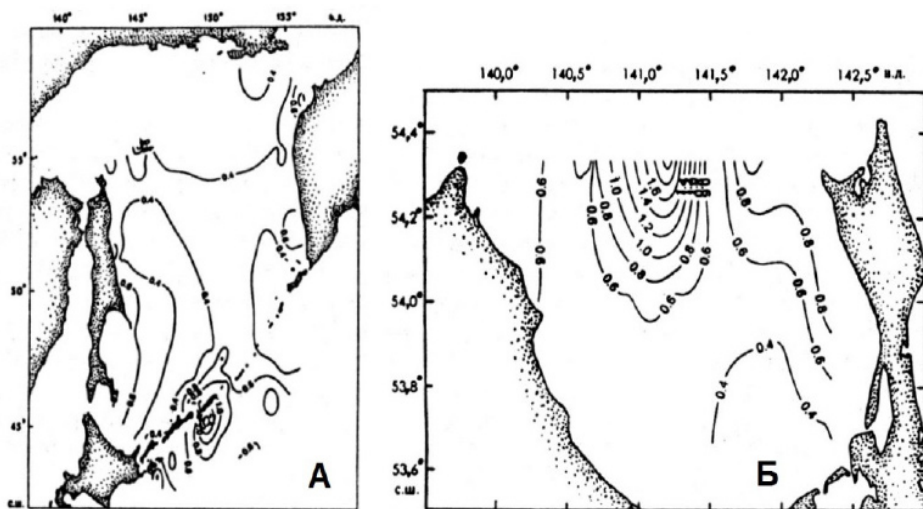


Рис. 56. Распределение растворенного  $P_{орг}$  (мкМ/л) на поверхности:  
 А – Охотское море; Б – Сахалинский залив

Hydrochemical Atlas..., 2001]. Распределение растворенного  $P_{орг}$  на поверхности довольно однородно, концентрации в основном варьируют в пределах 0,4–0,6 мкМ/л. Высокие значения концентраций (0,8–1,3 мкМ/л) характерны для вод б. Кашеварова и тихоокеанских вод, прилегающих к Курильской гряде в районе о. Уруп, а также для прибрежных экосистем, подверженных большой антропогенной нагрузке [Журавель и др., 2004]. В Сахалинском зал. на большей его части концентрации  $P_{орг}$  мало отличаются от концентраций в водах собственно Охотского моря и только на выходе из залива отмечен очаг повышенных его концентраций с максимумом (более 2 мкМ/л) для охотоморских вод (рис. 56).

Вертикальное распределение растворенного  $P_{орг}$  тоже очень неоднородно. В прибрежных водах можно наблюдать как увеличение, так и уменьшение его концентраций от поверхности к придонному слою, часто проявляется подповерхностный максимум. В глубоководных районах, как правило, для  $P_{орг}$  также характерно пилообразное распределение по вертикали, как для  $S_{орг}$  и  $N_{орг}$ . Однако максимальные значения концентраций  $P_{орг}$  в столбе воды не всегда соответствуют максимальным концентрациям  $S_{орг}$  и  $N_{орг}$  здесь. Максимальные концентрации характерны для фотического слоя, уменьшаясь с глубиной в 2–3 раза. В целом ряде глубоководных районов, например, в центральной части моря, на траверзе м. Терпения и в водах южной части Курильской гряды, где исследования проводили до глубины 1000 м, концентрации растворенного  $P_{орг}$  уменьшались на порядок. Следует отметить, что в ХПС происходит увеличение концентраций растворенного  $P_{орг}$ , величины которых в ряде случаев достигают значений, характерных для фотического слоя (рис. 51 В). Минимальные концентрации получены в ТПС. Интересно вертикальное распределение  $P_{орг}$  в Сахалинском зал. Здесь четко разделяются зоны увеличения концентраций ко дну и уменьшения. В районах, наибо-

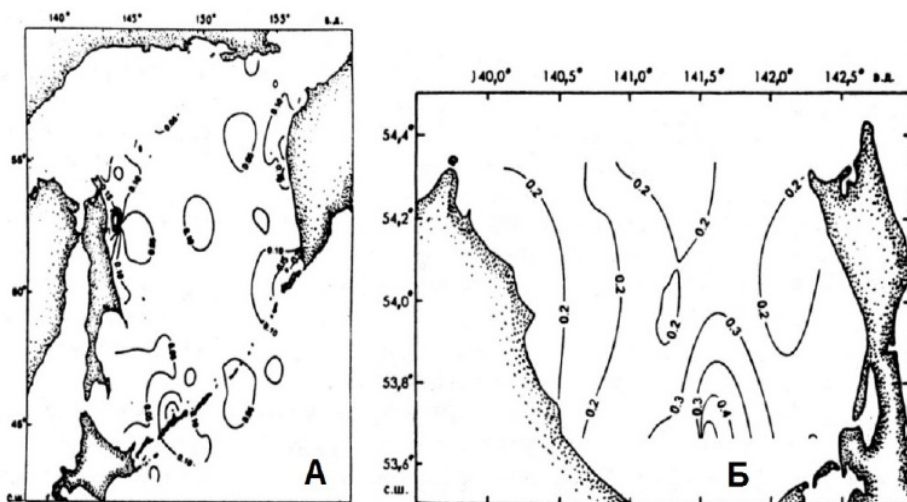


Рис. 57. Распределение взвешенного  $P_{орг}$  (мкМ/л) на поверхности:  
 А – Охотское море; Б – Сахалинский залив

лее приближенных к Амурскому лиману, отмечено уменьшение растворенного  $P_{орг}$ , а на более отдаленных – увеличение.

Содержание взвешенного  $P_{орг}$  в поверхностных водах собственно Охотского моря колеблется в пределах концентраций 0,05–0,10 мкМ/л. При этом распределение имеет в известной степени пестрый характер. Концентрации же свыше 0,10 мкМ/л наблюдаются не только на шельфах Восточного Сахалина, Камчатки, у Южных и Северных Курил, но и в центральной части моря. Поверхностные воды Сахалинского зал. заметно богаче взвешенным  $P_{орг}$  (рис. 57). Максимальные концентрации, также как и в случае со взвешенным  $N_{орг}$ , зафиксированы в водах ближе к эстуарию р. Амур.

Очень неоднородно и вертикальное распределение взвешенного  $P_{орг}$ . Так в прибрежных водах может быть либо увеличение его концентраций от поверхности до дна, либо уменьшение, а в районах материкового склона часто можно наблюдать чередование слоев воды с высоким и низким содержанием взвешенного  $P_{орг}$ . Для открытого моря характерны самые высокие концентрации в фотическом слое, которые постепенно уменьшаются с глубиной (рис. 53). Однако в ряде случаев вертикальное распределение взвешенного  $P_{орг}$  носит пилообразный характер, особенно это проявляется в водах проливов Курильской гряды.

Межгодовая изменчивость содержания  $P_{орг}$  в различных районах моря проявляется по-разному. Она особенно хорошо прослеживается в водах Сахалинского зал. и в районе Пильтунского месторождения нефти. Здесь концентрации в 1992 г. были выше концентраций 1993 г. в 2–5 раз, при этом концентрации растворенного  $P_{орг}$  практически не изменялись. Можно отметить только изменение тенденции в его горизонтальном распределении. Если летом 1992 г. концентрации растворенного  $P_{орг}$  увеличивались от берега к морю, то летом 1993 г. они повышались к берегу.

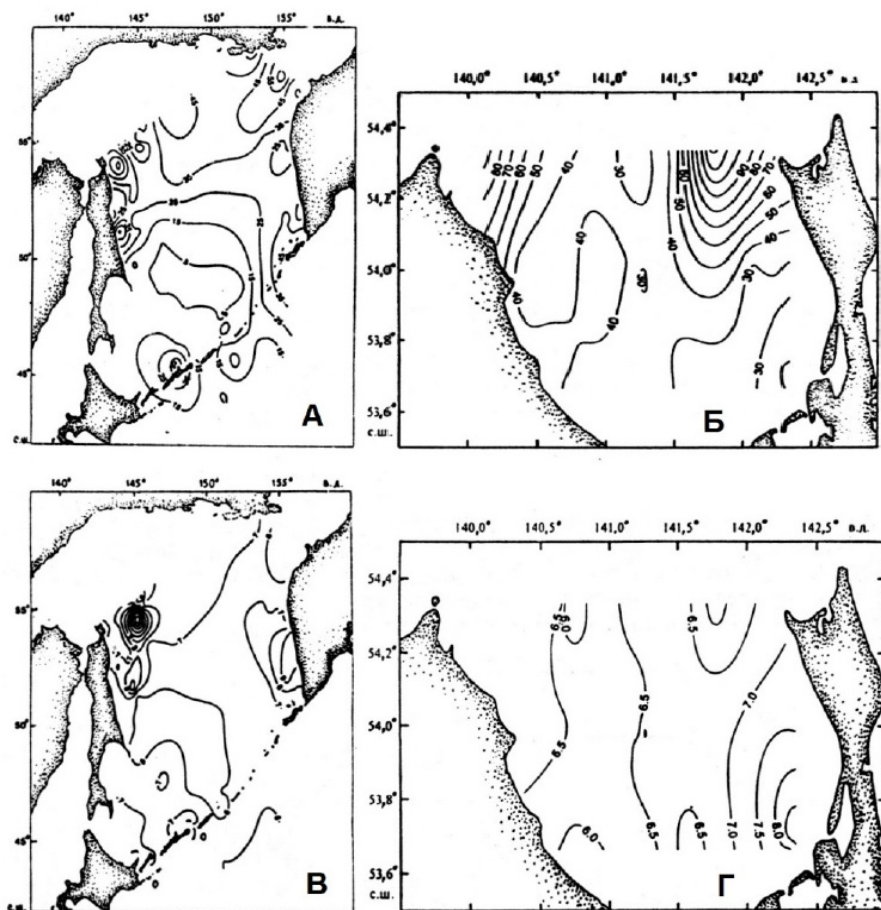


Рис. 58. Значения молярных отношений C/N на поверхности в ПОВ: (А) – Охотское море, (Б) – Сахалинский залив; в ВОВ: (В) – Охотское море, (Г) – Сахалинский залив

Межгодовая изменчивость содержания растворенных форм  $P_{орг}$  достаточно четко проявляется только в таких динамичных районах как банка Кашеварова и воды Курильской гряды. На б. Кашеварова концентрации  $P_{орг}$  уменьшились в 1993 г. по сравнению с 1992 г. в 2 раза, тогда как в 1994 г. в столбе воды они были равны значениям 1992 г. В охотоморских водах, прилегающих к Курильской гряде, концентрации растворенного  $P_{орг}$  были в 2–4 раза ниже в 1993 г., чем в 1994 г., при практически одинаковых концентрациях взвешенного  $P_{орг}$ .

Большие диапазоны не синхронных изменений концентраций  $C_{орг}$ ,  $N_{орг}$  и  $P_{орг}$  в водах Охотского моря обуславливают и значительные колебания величин молярных отношений C/N и C/P в растворенном ОВ. Значения C/N изменяются от 2 до 682. Следует отметить, что крайние величины встречаются только в глубинных водах, а в основном в поверхностных водах эти значения лежат в диапазоне 10–40 (рис. 58). Для открытой части моря про-

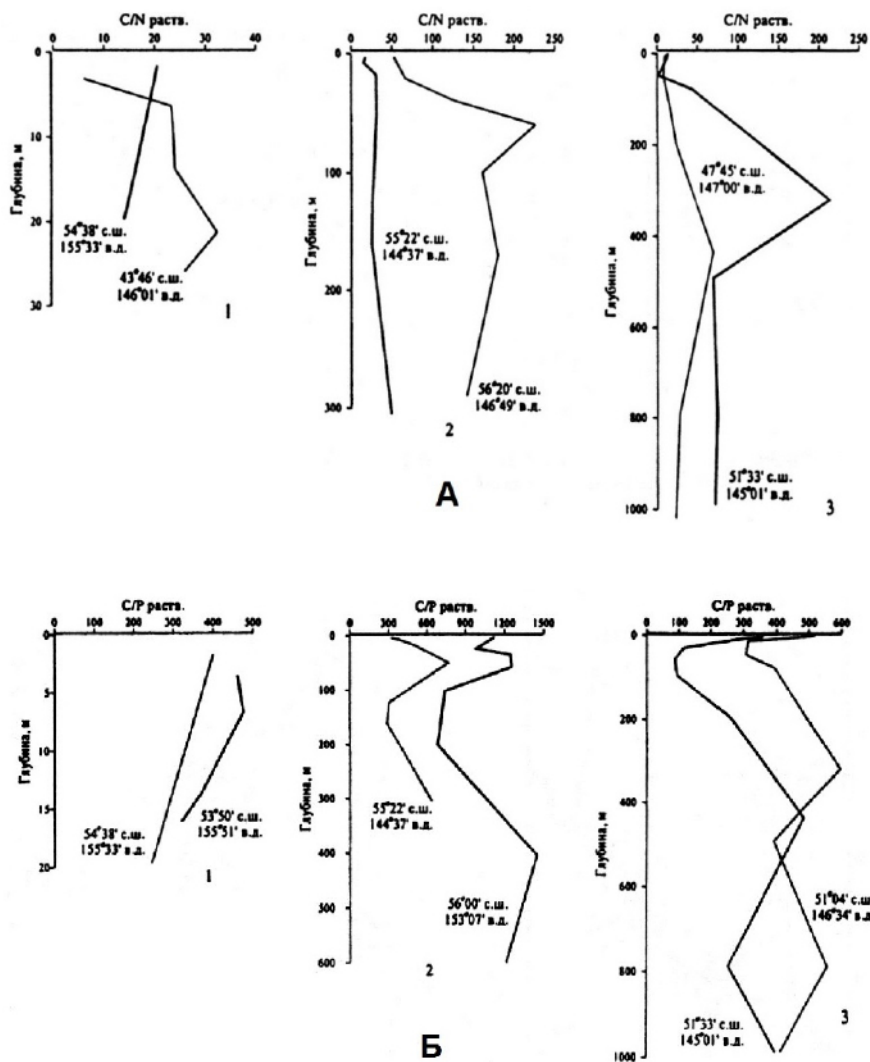


Рис. 59. Вертикальное распределение молярных отношений (А) – С/Н и (Б) – С/Р.  
 1 – на шельфе; 2 – в районе материкового склона; 3 – в глубоководных районах

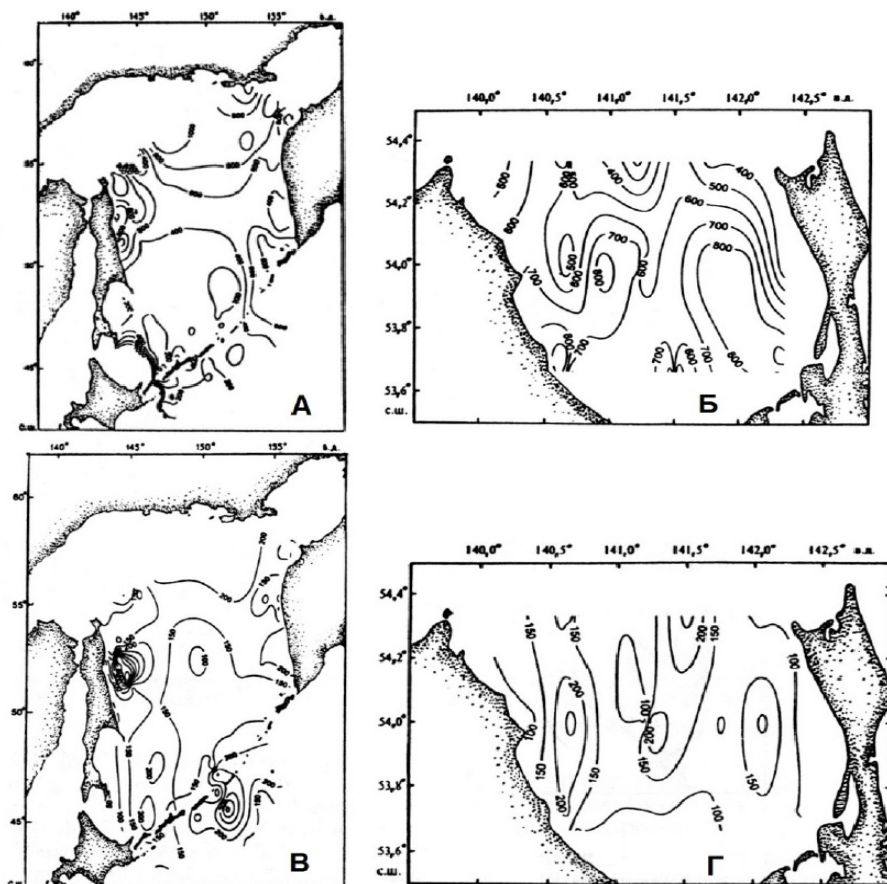
слежена тенденция уменьшения этого отношения с севера на юг от 50 до 5, в основном за счет увеличения концентраций  $N_{\text{орг}}$ . Самые низкие величины С/Н в поверхностных водах отмечены в южной части Охотского моря у Курильской гряды (3–10). Значения выше 70 зафиксированы в северной части моря в горле зал. Шелехова. Для шельфа Западной Камчатки и восточного шельфа о. Сахалин значения этих отношений лежат в диапазоне 30–60.

По вертикали отношение С/Н в разных водах изменяется по-разному (рис. 59). Практически везде в глубоководной части моря отмечены самые высокие отношения С/Н в ХПС по сравнению с фотическим слоем и ТПС. На мелководье сахалинского и магаданского шельфов прослеживается

основная тенденция увеличения этого отношения от поверхности ко дну, тогда как на мелководье камчатского шельфа картина обратная (рис. 9 А). В особо динамичных водах в районе материкового склона и в проливах Курильской гряды трудно выделить какую-либо закономерность в вертикальном распределении С/Н отношения. Однако на б. Кашеварова это отношение уменьшается от поверхности ко дну. В поверхностных и придонных водах Сахалинского зал. отношение С/Н изменяется в пределах 13–30 и 16–40, соответственно.

Молярное отношение С/Н во взвешенном ОВ по сравнению с растворенным почти не изменяется и для всей поверхности моря практически равно шести. С глубиной изменения С/Н также очень малы и лишь на отдельных горизонтах, приуроченных, как правило, к слою скачка плотности, это отношение увеличивается до 10–15.

Молярное отношение С/Р в растворенном ОВ на поверхности изменяется в широком диапазоне от 50 до 3600 и похоже на горизонтальное распре-



**Рис. 60.** Значения молярных отношений С/Р на поверхности в NOV: (А) – Охотское море, (Б) – Сахалинский залив; в NOV: (В) – Охотское море, (Г) – Сахалинский залив.

ление отношения  $C/N$  в растворенном  $OB$  (рис. 60). Максимальные значения определены в северной части Охотского моря – в горле зал. Шелехова (1345), в водах, прилегающих к б. Кашеварова (1319), в северной части о. Сахалин (1477, 1039) и на его восточном шельфе (1033, 1189), а также у побережья западной Камчатки (1121) и на тихоокеанском побережье о. Кунашир (1477). Следует отметить, что средние значения – 500–700 этого отношения характерны для вод и камчатского, и сахалинского шельфов, тогда как для центральной части моря и вод, прилегающих к Курильскому архипелагу средние значения  $C/P$  равны 200–400.

По вертикали изменения этого отношения также значительны (рис. 59 Б). На мелководье с глубиной отмечена тенденция к уменьшению величин отношения  $C/P$  в 1,5–2 раза, а на глубоководье – к увеличению, и разница в значениях отношения  $C/P$  в водах фотического слоя и ТПС может быть более, чем в 500 раз. Однако в водах на свалах глубин и в проливах Курильской гряды трудно выявить какие-либо закономерности в вертикальном распределении величин  $C/P$  отношения, т.к. здесь перемежаются слои с высокими и низкими значениями этих величин в растворенном  $OB$ . Такая же неоднородность в распределении  $C/P$  отношения отмечена и для б. Кашеварова. В Сахалинском зал. диапазон изменений величин  $C/P$  отношения очень широк как в поверхностных (от 161 до 3478), так и в придонных (от 157 до 1420) водах. Причем, характер распределения этих величин зависит от распространения здесь вод р. Амур. Как правило, максимальные величины характерны для наиболее распресненного поверхностного слоя, т.к. речные воды приносят большое количество  $OB$ , обедненное фосфором.

Молярное отношение  $C/P$  во взвешенном  $OB$  в поверхностных водах изменяется от 81 до 583. Здесь нельзя четко отделить зоны с пониженными и повышенными значениями, средние значения для всего региона составляют 100–200. Максимальные значения в поверхностных водах отмечены в водах Луньского и Пильтунского месторождений (583, 548), в тихоокеанских водах у Курильской гряды (438, 274, 261), в водах, прилегающих к б. Кашеварова (260). Вертикальное распределение также не однородно как и  $N_{орг}$  и  $P_{орг}$ . В прибрежных водах и водах материкового склона, как правило, наблюдается уменьшение этого отношения. В пелагиали значения менее 100 характерны для слоя скачка плотности и в ТПС в слое минимума кислорода.

Таким образом в отличие от  $POB$  величины молярных отношений  $C/N$  и  $C/P$  в  $BOB$  близки к классическим отношениям Редфильда [Redfield, 1963]. Как правило,  $POB$  же обеднено и азотом и фосфором.

Большое разнообразие в концентрациях растворенных и взвешенных форм  $C_{орг}$ ,  $N_{орг}$  и  $P_{орг}$  в Охотском море в летний период в основном может быть связано с различной интенсивностью ПП в различных районах моря, т.к. разрушение и исчезновение ледового покрова происходит неравномерно, и пятна цветения фитопланктона можно встретить даже в начале августа [Sorokin, Sorokin, 1999].

Обычно интенсивное ПП происходит в многочисленных бухтах и заливах шельфовой зоны, где наряду с высоким содержанием хлорофилла «а» [Мордасова, 1996] наблюдаются максимальные концентрации  $BOB$  и  $POB$ ,

значения которых уменьшаются от шельфа к открытой части моря по мере уменьшения интенсивности ПП (рис. 50). Однако, когда концентрации хлорофилла в фотическом слое достигают максимума (5–16 мг/м<sup>3</sup>), здесь возникает обратная корреляционная зависимость между растворенными и взвешенными элементами ОВ. Это указывает на большую роль сорбционных процессов в перераспределении ОВ в водах Охотского моря. Сорбционные процессы имеют особое значение в местах интенсивных нефтеразработок, когда при бурении с промывными растворами в море поступает большое количество минеральной взвеси.

Высокие концентрации ОВ, также как и особенности распределения его основных элементов, в ряде районов связаны не только с интенсивностью ПП, но и с воздействием материкового стока. Прежде всего это положение относится к Сахалинскому заливу. Максимальные концентрации взвешенных и растворенных органических форм С, N и P в заливе приурочены к желобу, их абсолютные значения могут изменяться от года к году в связи с колебаниями стока р. Амур. В местах интенсивного образования биогидрохимического барьера (зоны смешения речных вод и вод залива и смешения вод залива и собственно моря) для ВОВ и для РОВ характерны минимальные отношения С/N и С/P, присущие клеткам живого микропланктона. Также с распространением распресненных вод у Северного Сахалина и вдоль побережья Восточного Сахалина связаны в значительной степени аномально высокие величины содержания РОВ и ВОВ в слое 0–20 м в районе м. Елизаветы и, видимо, самые высокие концентрации  $C_{орг}$  в осадках на восточном шельфе Сахалина, обнаруженные еще в 1956 г. С.В. Бруевичем [Бруевич, 1956].

Система р. Амур, являясь одной из самых больших речных систем Азии, поставляет значительное количество ОВ в Охотское море и Тихий океан. Японскими исследователями подсчитано, что холодными промежуточными водами (DSW – dense shelf water), богатыми РОВ, ВОВ и хлорофиллом «а», с восточного шельфа о. Сахалин приносится в Курильскую впадину за год около 13,6 Тг РОУ и 0,9 Тг ВОУ. Здесь и в пр. Буссоль происходит активное перемешивание охотоморских промежуточных вод и промежуточных северных вод Тихого океана, в результате которого последние обогащаются ОВ не только за счет DSW, но и за счет взмучивания осадков. С такими обогащенными водами на север океана из Охотского моря может в год поступать 68–72 Тг  $C_{орг}$  и 5,4 Тг  $N_{орг}$  [Nakatsuka et al., 2004; Sohrin et al., 2014].

### Пространственное распределение основных биохимических компонентов РОВ и ВОВ

К сожалению, в литературе очень мало данных о биохимическом составе РОВ и ВОВ в Охотском море, поэтому в разделе в основном рассматриваются результаты, полученные сотрудниками ВНИРО. Основным биохимическим компонентом РОВ в Охотском море так же, как и в других морях, являются углеводы (табл. 23).

В верхнем деятельном слое (до 200 м) сумма углеводов, белков, липидов и НК в среднем не превышает 60% от РОВ.



**Таблица 23.** Содержание биохимических компонентов РОВ в Охотском море в летний период

Район моря	Слой, м	Углеводы		Белок		Липиды		Нуклеиновые кислоты	
		мг/л	% от РОВ	мг/л	% от РОВ	мг/л	% от РОВ	мг/л	% от РОВ
Прикурильский район	0-5	0,32-0,91	5-20	0,06-0,28	2-9	0,30-1,60	6-22	0,37-0,56	7-9
	10-20	0,39-1,18	7-16	0,08-0,21	2-7	0,20-1,4	3-15	0,25-0,57	3-10
	30-50	0,59-3,30	10-58	0,09-0,21	3-7	0,40-1,10	7-13	0,37-0,68	4-12
	60-100	1,84-4,52	32-70	0,07-0,16	2-4	0,00-0,23	0-4	0,25-0,51	4-10
	200-500	2,26-5,15	43-79	0,04-0,09	1-3	0,25-0,90	1-17	0,12-0,49	2-6
	600-800	2,97-5,51	54-83	0,05-0,08	1-2	0,23-1,10	1-15	0,25-0,52	4-5
	900-1000	2,54-5,90	49-88	0,02-0,08	1-2	0,00-0,90	0-13	0,19-0,43	4-6
Центральная часть моря	0-5	0,12-1,08	2-21	0,04-0,10	1-3	0,21-0,66	2-13	0,17-0,75	3-13
	10-25	0,32-1,84	6-24	0,03-0,11	1-5	0,23-0,54	3-10	0,06-0,60	1-10
	30-60	0,76-3,82	12-69	0,04-0,14	2-3	0,12-0,81	3-17	0,06-0,56	1-9
	100-200	1,39-4,34	25-77	0,03-0,09	1-2	0,14-0,54	5-10	0,06-0,56	1-9
	300-500	3,34-5,89	67-89	0,03-0,06	1-2	0,19-0,54	1-11	0,03-0,56	1-8
	600-800	3,96-5,91	70-88	0,03-0,06	1-2	0,19-0,60	1-12	0,22-0,56	5-8
	900-1000	4,11-5,79	80-86	0,03-0,06	1-2	0,35-0,45	2-4	0,00-0,45	0-7
Шельф Западной Камчатки	0-5	0,36-0,75	6-15	0,07-0,12	2-5	0,21-0,91	3-16	0,06-0,81	1-12
	10-20	0,36-0,77	7-17	0,07-0,13	3-6	0,31-0,73	5-17	0,56-0,87	8-13
	20-30	0,53-1,30	0-20	0,07-0,09	3-4	0,16-0,87	3-16	0,06-0,68	1-11
	40-60	1,40-1,74	4-33	0,05-0,11	2-4	0,12-0,98	2-19	0,00-0,68	0-11
Шельф Восточного Сахалина	0-5	0,27-2,14	0-29	0,05-0,06	2-4	0,01-0,50	1-18	0,00-0,78	0-8
	10-25	1,55-2,88	28-80	0,03-0,04	1-2	0,03-0,04	1-2	0,00-0,66	0-7
	30-55	1,21-3,57	1-83	0,03-0,06	1-3	0,14-0,23	0,2-18	0,00-0,23	0-6
Сахалинский залив	Поверхностный	0,13-1,16	1-18	0,04-0,21	3-7	0,01-0,67	5-13	0,23-1,86	5-29
	Придонный	0,13-1,21	2-31	0,03-0,20	3-4	0,14-0,73	5-14	0,23-0,62	4-11

Как правило, основным компонентом РОВ являются углеводы, причем их количество увеличивается с глубиной, особенно это ярко выражено в Прикурильском районе и центральной части моря, где концентрации их возрастают от поверхности до глубины 1000 м в пять раз. Благодаря этому,

в глубинных водах сумма основных биохимических компонентов составляет 90–95% от РОВ. В фотическом слое концентрации углеводов находятся в пределах 0,3–1,3 мг/л, исключение составляют воды Сахалинского шельфа, где их концентрации увеличиваются до 3,0 мг/л; минимальные же концентрации характерны для вод Камчатского шельфа. В мелководных районах (до 30 м) вертикальное распределение углеводов довольно равномерно, как правило, с небольшим увеличением их концентраций ко дну (рис. 61 А). Тогда как в Прикурильском районе и в центральной части моря распределение их по вертикали, при общей тенденции увеличения концентраций с глубиной, очень неравномерно, с промежуточными максимумами и минимумами (рис. 61 Б).

Межгодовая изменчивость концентраций углеводов по всему морю незначительна, она, в основном, проявляется на мелководных станциях Сахалинского шельфа. Например, концентрации углеводов здесь в 1994 г. увеличились в 2–2,5 раза по сравнению с 1992 г.

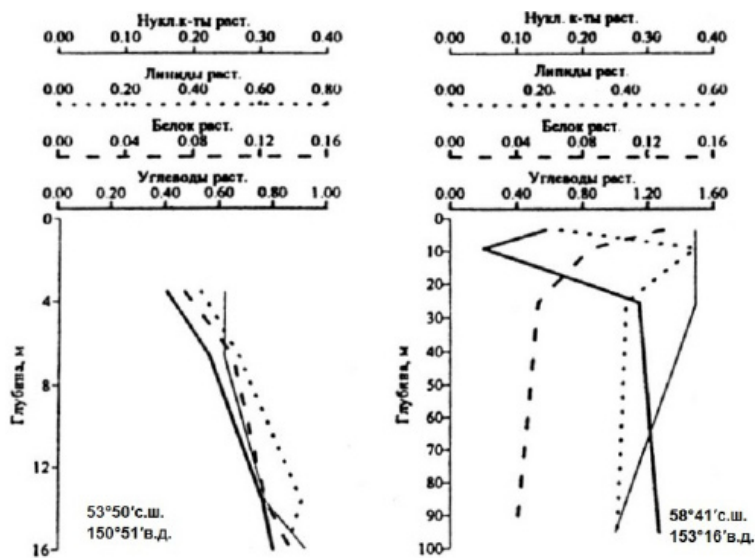
Доля углеводов в ВОВ также весьма значительна (табл. 24), особенно на мелководье и в фотическом слое пелагиали.

Максимальные концентрации углеводов (до 0,240 мг/л) зафиксированы на Сахалинском шельфе, а минимальные (около 0,010 мг/л) – на глубинах более 200 м в Прикурильском районе и в центральной части моря. При общей тенденции уменьшения концентраций взвешенных углеводов с глубиной распределение их по вертикали очень неравномерно, с промежуточными максимумами в слое 600–800 м и минимумами в слое 300–500 м (рис. 62). Следует отметить, что только в водах Прикурильского района происходит уменьшение с глубиной и относительного содержания углеводов в ВОВ (табл. 24), в остальных же районах этот показатель практически не меняется по всей толще вод.

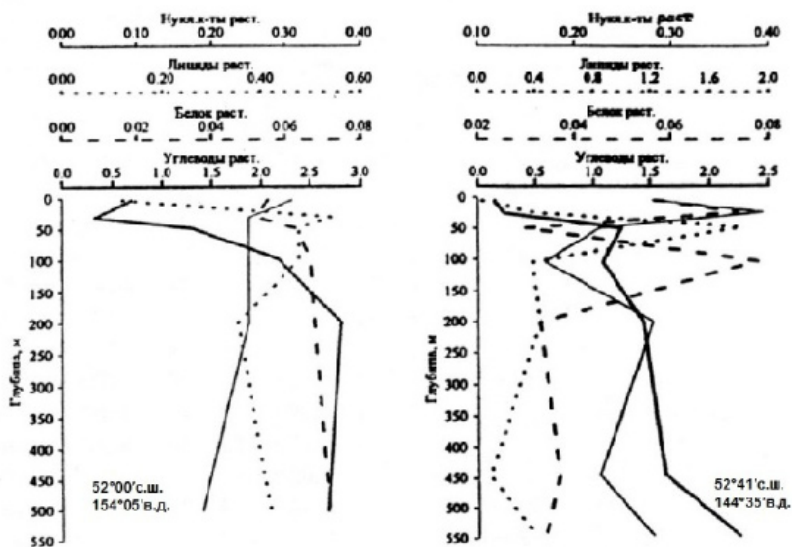
Межгодовая изменчивость концентраций углеводов хорошо выражена только в фотическом слое, максимальные их величины наблюдались летом 1993 г. и были в процентном отношении сопоставимы с содержанием взвешенного белка. В 1992 и 1994 гг. концентрации взвешенных углеводов в два раза превышали содержание белка в ВОВ.

В фотическом слое изменения концентраций углеводов в первую очередь зависят от интенсивности ПП. Поэтому в тех районах, где наблюдали максимальные величины фитопигментов, ПП и биомассы фитопланктона [Мордасова, 1996; Sorokin, Sorokin, 1999] в фотическом слое, были зарегистрированы и максимальные концентрации не только взвешенных, но и растворенных углеводов. При этом доля углеводов в ВОВ могла достигать 50%.

Изменчивость содержания углеводов зависит также от интенсивности деструкционных процессов. С этой точки зрения интересны данные по вертикальному распределению концентраций растворенных углеводов в открытой части моря (рис. 61), где были зафиксированы интенсивные продукционные процессы. Здесь, при общей тенденции увеличения их концентрации с глубиной, в слое 10–40 м происходит уменьшение количества растворенных углеводов до величин в 1,5–2 раза меньших, чем на поверхности или в слое максимальной продукции (15–20 м). Это уменьшение связано с потреблением растворенных углеводов микрогетеротрофами, т.к. на этих



**А**



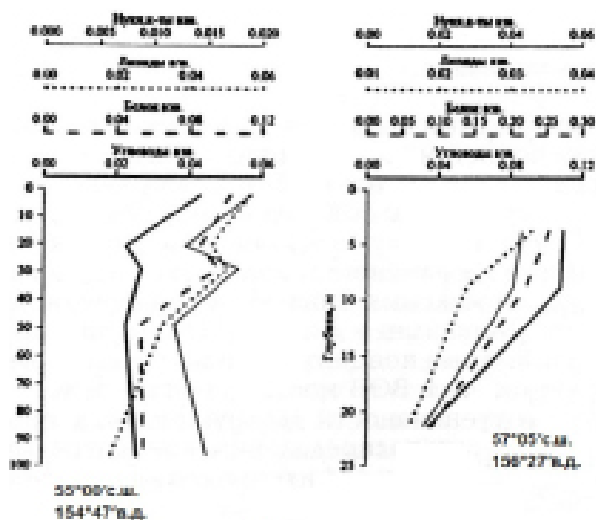
**Б**

**Рис. 61.** Вертикальное распределение растворенных биохимических компонентов (мг/л) в летний период в Охотском море: А – на шельфе; Б – в пелагиали

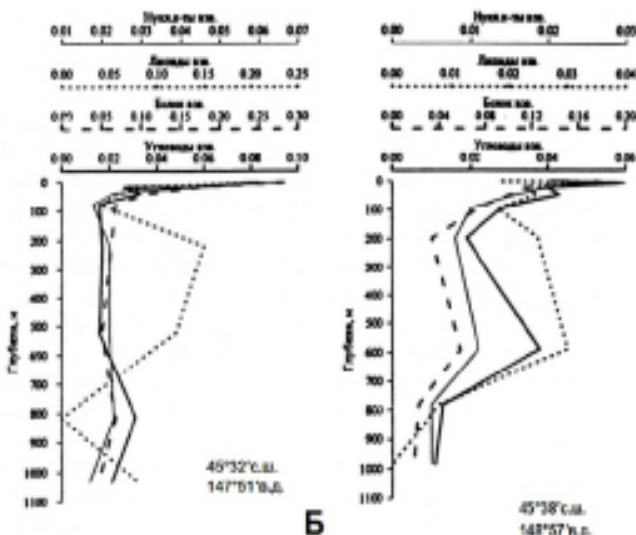
же горизонтах увеличивается концентрация взвешенного белка и скорость потребления кислорода микропланктоном [Агатова, Лапина, 1997]. Такой промежуточный минимум наблюдали также в районе материкового склона и глубоководной части Берингова моря [Агатова и др., 1995].

Таблица 24. Содержание биохимических компонентов ВОВ в Охотском море в легний период

Район моря	Слой отбора м	Углеводы		Блок		Липиды		Нуклеиновые кислоты	
		мг/л	% от ВОВ	мг/л	% отВОВ	мг/л	% от ВОВ	мг/л	% от ВОВ
Прикурльский район	0-5	0,032-0,092	14-28	0,110-0,312	42-63	0,027-0,200	10-29	0,013-0,067	6-10
	10-20	0,034-0,126	15-37	0,124-0,270	46-57	0,021-0,090	7-23	0,003-0,058	1-11
	30-50	0,014-0,113	10-32	0,060-0,160	30-49	0,010-0,060	8-21	0,009-0,023	3-9
	60-100	0,013-0,046	8-27	0,045-0,090	38-46	0,009-0,100	8-30	0,002-0,018	1-12
	200-500	0,009-0,016	6-14	0,031-0,085	9-52	0,000-0,120	0-47	0,001-0,022	1-10
	700-800	0,010-0,031	9-23	0,019-0,082	26-53	0,000-0,040	0-26	0,002-0,023	1-13
	900-1000	0,012-0,021	7-15	0,031-0,080	33-45	0,000-0,080	0-34	0,000-0,017	0-9
	0-5	0,029-0,092	3-29	0,076-0,164	5-52	0,020-0,119	13-39	0,007-0,040	2-16
Центральная часть моря	10-25	0,029-0,072	3-24	0,087-0,189	41-58	0,031-0,185	14-37	0,011-0,036	5-11
	30-60	0,020-0,069	6-21	0,055-0,197	40-50	0,013-0,050	12-29	0,008-0,045	6-11
	100-200	0,011-0,047	3-24	0,032-0,108	6-47	0,012-0,080	11-48	0,007-0,034	8-13
	300-500	0,012-0,035	2-20	0,020-0,057	21-50	0,000-0,044	0-40	0,002-0,012	2-7
	600-800	0,014-0,047	2-26	0,038-0,049	20-46	0,012-0,077	6-42	0,005-0,033	4-16
	900-1000	0,010-0,026	10-17	0,034-0,042	23-40	0,000-0,092	0-51	0,003-0,007	2-13
	0-5	0,065-0,178	19-32	0,111-0,254	31-52	0,016-0,120	5-34	0,020-0,075	6-17
	10-20	0,039-0,183	22-28	0,098-0,262	28-55	0,010-0,131	6-19	0,014-0,061	8-15
Шельф Западной Камчатки	20-30	0,024-0,075	13-25	0,056-0,092	26-47	0,000-0,178	0-31	0,003-0,041	3-8
	40-60	0,023-0,035	12-20	0,056-0,078	26-40	0,010-0,098	6-46	0,011-0,013	5-6
	0-5	0,068-0,248	22-39	0,110-0,309	36-49	0,018-0,107	3-15	0,048-0,131	9-18
	10-25	0,044-0,125	15-32	0,130-0,243	39-45	0,011-0,084	3-14	0,038-0,051	13-16
	30-55	0,051-0,121	22-36	0,111-0,148	40-49	0,011-0,053	3-14	0,028-0,038	7-10
	Поверхностный	0,048-0,201	14-22	0,110-0,397	36-53	0,022-0,126	8-37	0,013-0,210	4-21
	Придонный	0,042-0,125	15-32	0,106-0,296	34-59	0,018-0,116	7-40	0,012-0,055	5-16
	Шельф Восточного Сахалина								
Сахалинский залив									



**А**



**Б**

**Рис. 62.** Вертикальное распределение взвешенных биохимических компонентов (мг/л) в летний период в Охотском море: А – на шельфе; Б – в пелагиали

Интенсивность продукционно–деструкционных процессов влияет и на соотношение между растворенными и взвешенными формами углеводов. Так, в местах активного фотосинтеза и большой биомассы микрофитопланктона взвешенные углеводы составляют 10–30% от растворенных. В фотическом слое, когда скорость деструкции ОВ превышает скорость ПП, а также в глубинных водах, взвешенные углеводы от растворенных составляют всего 0,5–2%. В глубинных водах такой низкий процент взвешенных углеводов относительно растворенных связан с тем, что здесь практически во всех исследованных районах моря значительно возрастает концентрация последних.

Увеличение растворенных углеводов с глубиной в 1,5–2 раза было отмечено еще японскими исследователями в водах Индийского океана в 1963 г. [Handa, 1966] и в три раза в водах Берингова моря в 1985 г. [Sakugawa, Handa, 1985]. Такое необычное вертикальное распределение также как и для описанных выше случаев в Баренцовом и Беринговом морях, можно объяснить наличием здесь нефтеносных слоев, из которых при интенсивном обмене вода – дно в раствор поступают углеводороды метанового ряда, окисленные формы которых абиотическим путем могут полимеризоваться до углеводоподобных соединений [Reid, Orgel, 1967]. Например, высокие концентрации растворенных углеводов в глубинных водах Прикурильского района, по всей вероятности, связаны с поступлением сюда окисленных нефтепродуктов с шельфа. На разрезе от Сахалинского шельфа к пр. Фриза, с выходом в тихоокеанские воды (рис. 63), по распределению растворенных углеводов хорошо прослеживается такое распространение нефтепродуктов. В 1998–2000 гг. на свале глубин (около 200 м) вдоль восточного шельфа о. Сахалин были зафиксированы аномально высокие концентрации метана от 488 нМ/кг до 981 нМ/кг [Yoshida et al, 2004].

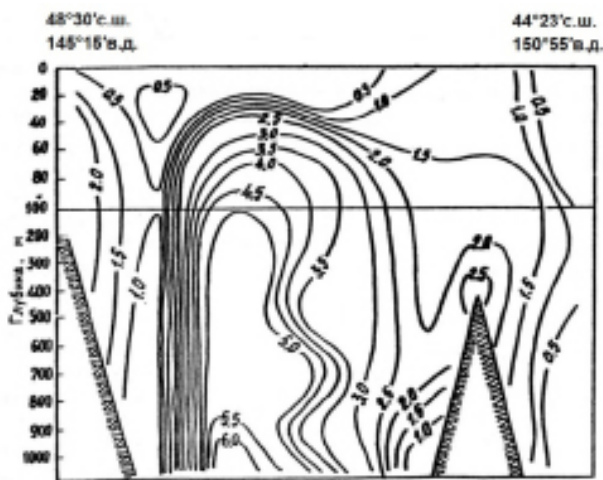


Рис. 63. Распределение растворенных углеводов ( мг/л) на разрезе от Сахалинского шельфа к проливу Фриза

Большая межгодовая изменчивость содержания углеводов, как растворенных, так и взвешенных, отмеченная на сахалинском шельфе, главным образом связана с интенсивностью нефтегазразработок здесь. При проведении буровых работ происходит увеличение концентрации взвешенных частиц, на которых сорбируются растворенные ОВ, в частности, высокополимерные полисахариды, что приводит к уменьшению концентрации углеводов в растворе и увеличению во взвеси.

Наряду с углеводами большой вклад в РОВ (до 20%) вносят липиды (табл. 23). В отличие от углеводов максимальные их концентрации (выше 1 мг/л) характерны для фотического слоя вод Прикурильского района, а ми-

нимальные (менее 0,03 мг/л) – для вод сахалинского шельфа. Вертикальное распределение липидов на мелководье камчатского и сахалинского шельфов довольно равномерно (рис. 61А), тогда как в глубоководной части моря на вертикальном профиле наблюдаются промежуточные максимумы и минимумы их концентраций при общей тенденции уменьшения с глубиной (рис. 61Б).

Межгодовая изменчивость концентраций растворенных липидов довольно значительна. Например, в Прикурильском районе и на сахалинском шельфе концентрации липидов летом 1994 г. были в 2–6 раз меньше, чем летом 1993 г. А в районе б. Кашеварова в 1994 г. их концентрации, по сравнению с 1993 г., когда были зафиксированы максимальные величины (0,690 мг/л), понизились на порядок.

Максимальные концентрации взвешенных липидов характерны для фотического слоя, при этом следует отметить очень большой разброс их значений в пределах исследуемой акватории (табл. 24). Этот разброс отмечался в каждой из трех выполненных в разные годы съемок. Максимальные концентрации взвешенных липидов, так же как и растворенных, наблюдались в фотическом слое вод Прикурильского района и камчатского шельфа. Минимальные же значения концентраций взвешенных липидов, равно как и их относительного содержания отмечались в водах сахалинского шельфа. Большая неоднородность проявляется и в их вертикальном распределении (рис. 62).

Довольно значительные межгодовые изменения характерны для растворенных липидов, особенно в рыбопродуктивных районах камчатского шельфа и Прикурильского района. Интересно, что при этом из года в год отмечается уменьшение концентраций липидов до минимальных значений (0,1 мг/л) вдоль Курильской гряды – от Южных Курил к Северным. Эти данные находятся в прямой зависимости с распределением здесь скоплений рыбы [Баланов, Радченко, 1995] и зоопланктона [Мусаева, Колосова, 1996]. Тесная связь липидов с биомассой зоопланктона, по-видимому, обуславливает и большую пятнистость в пространственном распределении взвешенных липидов.

Доля белков в РОВ минимальна, в среднем 4–7% (табл. 23). Наибольшие их концентрации характерны для фотического слоя вод в Прикурильском районе (до 0,28 мг/л), а наименьшие (около 0,03 мг/л) – для глубинных вод пелагиали и Сахалинского шельфа. Вертикальное распределение белка на шельфе Камчатки и Сахалина довольно равномерно и концентрации его практически не изменяются от поверхности до дна (рис. 61 А). В пелагиали же, как правило, концентрации белка увеличиваются в слое скачка плотности и на границе между ТПС и ХПС. Концентрации белка в глубинных водах в 2–3 раза меньше, чем в фотическом слое (рис. 61 Б). Межгодовая изменчивость концентраций растворенного белка и относительного содержания его в РОВ невелика.

Также как и в рассмотренных выше морях, здесь белок является основным биохимическим компонентом ВОВ, доля которого может составлять более 60% (табл. 24). Максимальные концентрации белка характерны для фотического слоя как шельфа, так и пелагиали. Наибольшие величины (около 0,300 мг/л) отмечены в районах Курильской гряды и сахалинского шельфа.

Для вертикального распределения взвешенного белка во всех районах моря характерно резкое уменьшение концентраций в верхнем слое (0–50 м) и довольно равномерное распределение в более глубоких слоях (рис. 62). Изменения относительного содержания белка с глубиной незначительны, причем, в промежуточных водах на некоторых горизонтах даже может превышать их содержание в фотическом слое.

Межгодовая изменчивость концентраций взвешенного белка наиболее ярко выражена на мелководье камчатского и сахалинского шельфов, а также в фотическом слое пелагиали.

При интенсивных процессах ПП в продукционном слое происходит увеличение содержания взвешенного белка, причем, не только за счет роста численности и биомассы фитопланктона, но также за счет увеличения численности и биомассы микропланктона [Sorokin, Sorokin, 1999]. Повышение численности бактериопланктона в результате интенсивного первичного продуцирования сказывается не только на увеличении количества взвешенного белка, но и растворенного. Это скорее всего связано с большим содержанием нано- и пикоформ в бактериопланктоне.

Уменьшение по вертикали доли взвешенного белка относительно растворенного связано с изменением соотношения микро- и пикоформ планктона вследствие уменьшения биомассы микропланктона с глубиной. Наличие промежуточных максимумов растворенного и взвешенного белка указывает на то, что в скачке плотности и на границе между ХПС и ТПС происходит скопление бактериопланктона.

Доля НК в РОВ вод Охотского моря по сравнению с другими морями довольно велика (до 13%). Их концентрации часто в несколько раз превышают содержание белка (табл. 23). Максимальные концентрации НК (до 0,8 мг/л) характерны для вод камчатского шельфа и Прикурильского района. Наиболее богат НК фотический слой вод шельфа и пелагиали, ниже которого концентрации их равномерно уменьшаются с глубиной, оставаясь довольно высокими (рис. 61). Однако в слое кислородного минимума на глубинах 600–800 м зафиксировано увеличение концентраций НК по сравнению с выше- и нижележащими слоями. Необходимо отметить очень высокую межгодовую изменчивость концентраций НК, особенно на шельфах Камчатки и Сахалина. В 1992 г., даже в фотическом слое концентрации НК были минимальными, вплоть до аналитического нуля; в 1994 г., напротив, – максимальными; в 1993 г. наблюдались промежуточные значения концентраций НК.

Доля же НК в ВОВ минимальна, в среднем менее 10%. Наибольшие концентрации НК, так же как и других биохимических компонентов, отмечены в фотическом слое вод мелководья и пелагиали. Максимальные величины (около 0,130 мг/л) зафиксированы на мелководье сахалинского шельфа. Вертикальное распределение концентраций НК в пелагиали подобно таковому для взвешенных белков и углеводов (рис. 62). На камчатском и сахалинском шельфах происходит резкое уменьшение концентраций НК от поверхности ко дну (рис. 62 А).

Увеличение концентраций растворенных и взвешенных НК и их доли относительно белка в этих же слоях не только подтверждает скопление бактериопланктона, но и позволяет предположить его активное размножение,



поскольку при размножении бактериальных клеток значительно увеличивается доля последних в РОВ и ВОВ [Karl, Bailiff, 1989].

Максимальные концентрации НК зафиксированы в фотическом слое при интенсивном ПП. Однако очень большой процент НК в ОВ и особенно низкое соотношение белок/НК могут быть только в половых продуктах. Поэтому наличие высоких концентраций НК в РОВ мы связываем с местами интенсивного нереста гидробионтов, т.к. во всех известных рыбопродуктивных районах Охотского моря (Шунтов, 1995) были обнаружены наибольшие концентрации и растворенных, и взвешенных НК. Поэтому именно для НК отмечена самая большая по сравнению с другими биохимическими компонентами межгодовая изменчивость.

Таким образом, изменение концентраций растворенных и взвешенных биохимических компонентов и их соотношений в различных районах Охотского моря в большой степени определяется изменением активности автотрофных и гетеротрофных обитателей экосистем шельфа и глубоководных районов.

Влияние же гидрологических условий на изменчивость биохимического состава РОВ и ВОВ достаточно очевидно только в Сахалинском зал., на б. Кашеварова и в проливах Курильской гряды.

Так, распространение пресных вод р. Амура в Сахалинском зал. привело к увеличению концентраций ВОВ и всех вышеперечисленных его биохимических компонентов в поверхностном слое, а концентраций РОВ и его компонентов – в придонном слое. Это объясняется созданием биологического барьера в зоне смешения речных и морских вод за счет увеличения биомассы гетеротрофов и их активности [Агатова, Лапина, 1996]. Картина аналогична описанной выше для Анадырского зал. Берингова моря.

В свою очередь, активное перемешивание вод в проливах Курильской гряды и над б. Кашеварова обуславливает однородный характер вертикального распределения биохимических компонентов в них. На б. Кашеварова концентрации и растворенных и взвешенных веществ практически не изменяются от поверхности до дна. В проливах Курильской гряды только концентрации биохимических компонентов ВОВ в фотическом слое до некоторой степени зависят от интенсивности биологических процессов. Ниже этого слоя концентрации и взвешенных и растворенных биохимических компонентов практически не меняются с глубиной, за исключением растворенных углеводов. Однако увеличение их концентраций с глубиной незначительно по сравнению с мористой частью Прикурильского района. Это еще раз подтверждает предположение о том, что углеводоподобные соединения могут быть указателем мест высачивания углеводов метанового ряда.

### Скорости трансформации органического вещества и регенерации биогенных элементов

В различных районах Охотского моря в летний период 1992–1994 гг. сотрудниками ВНИРО измерялась во взвеси активность ферментов ЭТС и щелочных фосфатаз. Для Охотского моря и тихоокеанских вод в районе Курильской гряды такие исследования были проведены впервые.

Результаты по скоростям ферментативных реакций были приведены к температуре *in situ*, исходя из соответствующих энергий активации этих реакций, вычисленных по уравнению Аррениуса [Агатова, Лапина, 1994].

**Активность ферментов ЭТС** в водах Охотского моря изменялась в широких пределах, как по горизонтали, так и по вертикали. Значения ЭТС<sub>общ</sub> варьировали от аналитического нуля до 18,9 мкл O<sub>2</sub>/л\*ч, а ЭТС<sub>уд</sub> от 0 до 210,5 мкл O<sub>2</sub>/ч\*мг белка.

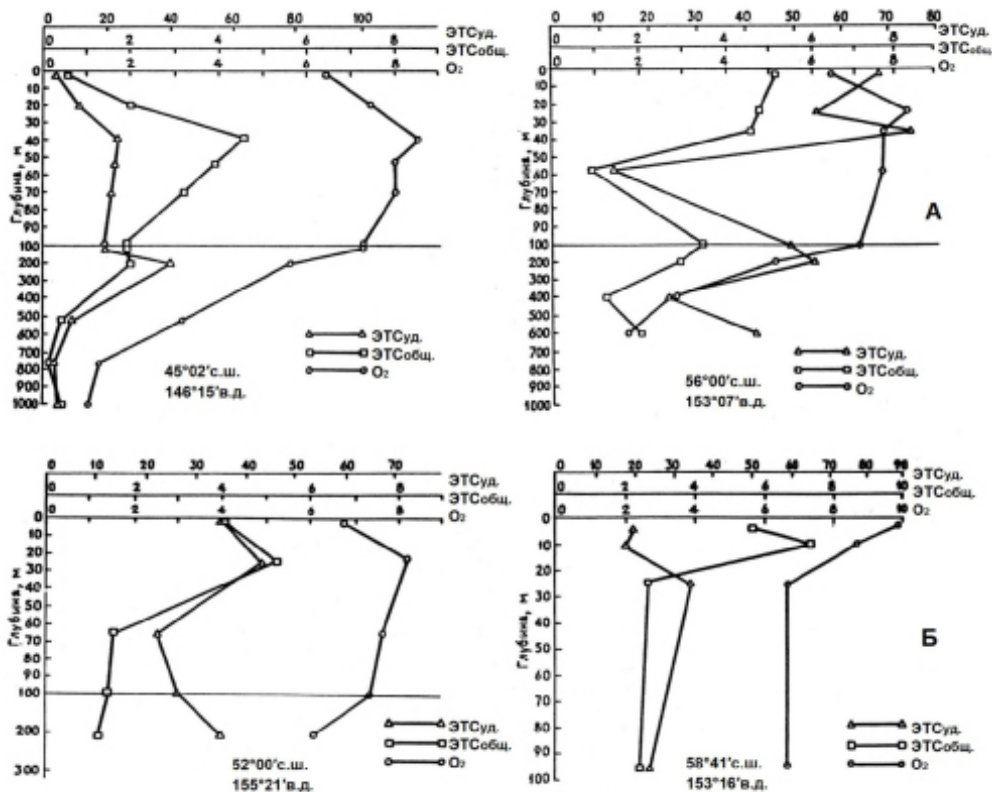
Максимальные скорости потребления кислорода в 1992 г были зарегистрированы на сахалинском шельфе, а в 1994 г. – на шельфе Камчатки. Минимальные значения активностей ЭТС характерны для центральной части моря.

Самые высокие скорости потребления кислорода в фотическом слое отмечены в водах, которые характеризуются повышенной ПП. Например, охотоморские воды в Прикурильском районе, на входе в зал. Шелихова и северо-восточной части шельфа Сахалина. Создается впечатление, что активные продукционные процессы инициируют и активные деструкционные процессы, причем, как правило, пик максимальной активности ферментов ЭТС<sub>общ</sub> расположен ниже на 5–10 м максимума ПП. Именно этим можно объяснить нулевые значения скоростей потребления кислорода в поверхностном слое и довольно высокие их значения в слое 10–20 м в ряде районов Охотского моря.

В фотическом слое Прикурильского района летом 1993 и 1994 гг. скорости потребления кислорода в водах со стороны Охотского моря были в 2–3 раза выше, чем в тихоокеанских водах. Это, вероятно, связано с более высокой окислительно-восстановительной способностью популяции охотоморского микропланктона, т.к. увеличение ЭТС<sub>общ</sub> здесь происходит за счет увеличения удельной активности этих ферментов.

Вертикальное распределение общей и удельной активности ЭТС в Охотском море очень неоднородно. В глубоководной части моря, как правило, наблюдаются два максимума скоростей потребления кислорода: первый – под скачком плотности, в слое 20–50 м; второй – в слое максимальных градиентов кислорода. Такой же характер вертикального распределения зафиксирован и в проливах Курильской гряды (рис. 64 А).

Причины изменения активности ферментов ЭТС по вертикали разные: в верхнем слое (примерно до 50 м) определяющую роль играет соотношение автотрофных и гетеротрофных организмов в популяции планктона; в более глубоких слоях изменение активности, как правило, определяется изменением концентрации гетеротрофов. Последнее хорошо видно на примере ХПС. Для этого слоя характерны минимальные значения ЭТС<sub>общ</sub>, что обусловлено в основном уменьшением биомассы гетеротрофного микропланктона, так как значения удельных активностей здесь даже выше, чем в фотическом слое, а концентрации взвешенного белка ниже (рис. 64). Величина удельной активности изменяется не только при изменении состава популяции планктона, но и при активации и ингибировании ферментов ЭТС. Поэтому, естественно, что не во всех районах максимум ЭТС<sub>уд</sub> наблюдается глубже нижней границы фотического слоя. Второй значительный максимум активности ферментов



**Рис. 64.** Вертикальное распределение активности ферментов ЭТС в водах Охотского моря: А – глубоководная часть; Б – районы шельфа и материкового склона.  
 ЭТС<sub>уд</sub> – мкл O<sub>2</sub>/мг белка×час; ЭТС<sub>общ</sub> – мкл O<sub>2</sub>/л×час; O<sub>2</sub> – мл/л

ЭТС, расположенный в слое максимальных градиентов кислорода, обусловлен не скоплением здесь микрогетеротрофов, а интенсификацией ими процесса потребления кислорода. На это указывает значительное увеличение в данном слое ЭТС<sub>уд</sub> при практически неизменной биомассе гетеротрофов (концентрации взвешенного белка почти не меняются).

Скорость потребления кислорода, как правило, изменяется в gradientных зонах, например, в скачке плотности, на границе ТПС и ХПС, в слое минимума кислорода и в зонах смешения вод разного генезиса. По данным, полученным для Сахалинского зал., хорошо выделяется зона смешения речных и морских вод, так как в ней увеличивается скорость потребления кислорода, как за счет увеличения биомассы микрогетеротрофов в 2–3 раза, так и за счет увеличения ЭТС<sub>уд</sub> в 1,5–4 раза. Здесь, так же как и в Анадырском зал. Берингова моря, происходит смена популяционного состава микропланктона, в котором преобладающую роль начинает играть гетеротрофный планктон. С этой точки зрения интересен факт перехода именно в этой части залива фитопланктона на гетеротрофное питание [Вентцель и др., 1995].

Таким образом, здесь тоже создается активный гетеротрофный барьер для быстрой ассимиляции веществ, поступающих с речным стоком.

Исходя из величин ЭТС<sub>общ</sub> и кажущегося потребления кислорода (apparent oxygen utilization – AOU), было оценено время, за которое может быть достигнут тот минимум кислорода, который наблюдается в различных водных массах глубоководных районов Охотского моря. В центральной части моря, а также в его восточной и западной части, как правило, эти времена минимальны в холодных промежуточных водах (3–15 сут) и максимальны (100–250 сут) в слое ТПС. Однако в более динамичном прикурильском районе, где сильнее выражено влияние тихоокеанских вод, увеличиваются пределы изменения этих величин как в ХПС, так и в ТПС (6–60 сут и 100–800 сут, соответственно). А активное перемешивание вод в проливах Курильской гряды приводит к тому, что не только значительно увеличиваются времена достижения кислородного минимума, но, в ряде случаев, нарушается закономерность изменения временных величин по вертикали – от меньших к большим по мере увеличения глубины. Следует отметить, что все эти изменения связаны с соответствующими изменениями активности ферментов ЭТС (рис. 64). Например, наблюдаемый минимум кислорода в зоне смешения тихоокеанских и охотоморских вод образуется не в результате приноса вод, более бедных кислородом, а в результате повышения здесь дыхательной активности микрогетеротрофов.

**Активность щелочной фосфатазы.** В Охотском море наблюдается тоже довольно значительная пространственно–временная неоднородность и величин активности щелочной фосфатазы. Самые высокие значения фосфатазной активности характерны для фотического и придонного слоя шельфа. В фотическом слое величины  $P_{общ}$  варьировали от 0,000 до 0,047 мкМ Р/л × ч, а  $P_{уд}$  – от 0,000 до 0,253 мкМ Р/ч × мг белка (табл. 25). Здесь прослеживается прямая зависимость величин активности фосфатазы от концентрации минерального фосфора. На шельфе Сахалина и Камчатки, где содержание минерального фосфора в фотическом слое не превышало 0,10 мкМ Р/л, наблюдались высокие скорости расщепления фосфоорганических соединений ( $P_{общ}$  – 0,015–0,019 мкМ Р/ч × л). В Прикурильском районе самая высокая активность, как общая (0,024 мкМ Р/ч × л), так и удельная (0,124 мкМ Р/ч × мг белка), отмечалась при концентрациях минерального фосфора равных аналитическому нулю.

В Восточно–Сахалинском и Западно–Камчатском районе по мере удаления от шельфа в открытую часть моря скорости регенерации фосфатов в фотическом слое уменьшались, как правило, за счет уменьшения  $P_{уд}$ . При этом концентрации минерального фосфора изменялись незначительно, не более, чем на 0,007 мкМ Р/л.

Вертикальное распределение величин фосфатазной активности в фотическом слое глубоководной части Охотского моря и на его шельфе находится в обратной зависимости от распределения минерального фосфора (рис. 65). При увеличении концентраций минерального фосфора с глубиной значения общей активности фосфатазы уменьшаются в среднем в 5–10 раз. В пелагиали же, в ХПС и ТПС часто можно наблюдать значительное увеличение общей и удельной активности фосфатазы по сравнению с выше- и нижележащими слоями воды (табл. 25).

**Таблица 25.** Активность ферментов фосфатазы в различных районах  
Охотского моря летом 1992–1994 гг.

Район	Слой отбора м	$P_{\text{общ}}$ мкМ Р /л×ч	$P_{\text{уд}}$ мкМ Р/ч×мг белка	$T_{\text{об}}$ фосфатов час
Западный шельф Камчатки	0–5	<u>0,004–0,022</u> 0,010	<u>0,040–0,129</u> 0,068	<u>36–91</u> 65
	10–20	<u>0,008–0,025</u> 0,013	<u>0,051–0,137</u> 0,076	<u>32–109</u> 64
	30–60	<u>0,003–0,010</u> 0,007	<u>0,032–0,132</u> 0,097	<u>65–230</u> 134
Восточный шельф Сахалина	0–5	<u>0,008–0,047</u> 0,023	<u>0,063–0,203</u> 0,125	<u>14–75</u> 45
	10–20	<u>0,002–0,017</u> 0,009	<u>0,017–0,167</u> 0,066	<u>46–403</u> 152
	30–50	<u>0,004–0,006</u> 0,005	<u>0,028–0,044</u> 0,036	<u>106–172</u> 140
Центральный район	60–100	<u>0,004–0,006</u> 0,005	<u>0,028–0,060</u> 0,048	<u>100–172</u> 114
	0–5	<u>0,000–0,015</u> 0,008	<u>0,000–0,150</u> 0,068	<u>37–87</u> 56
	10–20	<u>0,000–0,022</u> 0,010	<u>0,000–0,169</u> 0,084	<u>30–56</u> 42
	30–50	<u>0,000–0,009</u> 0,005	<u>0,000–0,104</u> 0,058	<u>37–270</u> 125
	60–90	<u>0,000–0,009</u> 0,006	<u>0,000–0,115</u> 0,078	<u>39–140</u> 89
	100–200	<u>0,000–0,008</u> 0,005	<u>0,000–0,126</u> 0,075	<u>36–195</u> 98
	300–500	<u>0,000–0,011</u> 0,004	<u>0,000–0,242</u> 0,083	<u>50–140</u> 81
	600–800	<u>0,002–0,010</u> 0,005	<u>0,043–0,112</u> 0,083	<u>58–213</u> 130
	900–1000	<u>0,002–0,010</u> 0,004	<u>0,062–0,245</u> 0,125	<u>64–220</u> 157
	Прикурильский район	0–5	<u>0,006–0,036</u> 0,019	<u>0,030–0,409</u> 0,171
10–20		<u>0,004–0,035</u> 0,017	<u>0,035–0,385</u> 0,142	<u>11–167</u> 61
30–50		<u>0,000–0,011</u> 0,005	<u>0,000–0,091</u> 0,041	<u>115–150</u> 132
60–90		<u>0,001–0,017</u> 0,007	<u>0,021–0,426</u> 0,153	<u>61–410</u> 144
100–200		<u>0,000–0,010</u> 0,004	<u>0,000–0,239</u> 0,070	<u>65–136</u> 100
300–500		<u>0,000–0,015</u> 0,004	<u>0,000–0,536</u> 0,106	<u>15–190</u> 99
600–800		<u>0,000–0,006</u> 0,004	<u>0,000–0,271</u> 0,130	<u>40–395</u> 127
900–1000		<u>0,000–0,015</u> 0,004	<u>0,000–0,375</u> 0,124	<u>5–319</u> 137

**Примечания:** над чертой – пределы значений, под чертой – средние значения.

В Сахалинском зал. в зоне распространения амурского стока  $P_{\text{общ}}$  возрастает в 3–4 раза, несмотря на довольно высокие концентрации неорганического фосфора. Здесь в зоне смешения морских и речных вод минерализация органического фосфора происходит в среднем за 40–60 ч, в то время как в остальной части залива – за 90–120 ч. В водах Охотского моря прослеживается та же закономерность, которая была отмечена для фотического слоя вод Берингова, Белого и Баренцева морей – скорости минерализации органических фосфатов возрастают как только концентрации минерального фосфора становятся лимитирующими для первичного продуцирования. При этом значительная часть ПП (70–90%) образуется за счет рециклинга фосфатов. Так, в тех районах моря, где концентрации фосфатов были близки к аналитическому нулю, а концентрации органического фосфора – довольно высокими (0,7–0,9 мкМ Р/л), ПП, рассчитанная по скорости минерализации фосфатов, составила 10–12 мг С/м<sup>3</sup>×ч, что близко к данным по первичной продукции, полученным в тех же районах кислородным методом [Агатова, Лапина, 1997]. Однако высокие скорости расщепления фосфоорганических соединений могут быть обусловлены не только недостатком фосфатов для создания ПП, но и особенностями метаболизма данной популяции микропланктона. Например, на мелководье вдоль западного берега Камчатки и на входе в зал. Шелихова высокие скорости минерализации фосфора ( $P_{\text{общ}}$  в среднем составила 0,010–0,012 мкМ Р/л×ч) были определены при довольно высоких концентрациях минерального фосфора (более 0,4 мкМ Р/л). Здесь было скопление микропланктона, активно расщепляющего фосфоорганические соединения, о чем свидетельствуют высокие величины взвешенных углеводов и белка и довольно высокие величины  $P_{\text{уд}}$ .

Неравномерное вертикальное распределение интенсивности процессов регенерации фосфатов обусловлено различными причинами. Так, в фотическом слое это связано в основном с интенсивностью процессов ПП: при уменьшении фосфатов в подповерхностных горизонтах, где фиксируется максимум продукции, фосфатазная активность увеличивается, и времена рециклинга фосфатов изменяются в пределах 9–20 ч; но как только содержание минерального фосфора начинает расти, активность фосфатазы падает, и соответственно увеличиваются времена рециклинга фосфатов. На шельфе, где происходит равномерное увеличение минерального фосфора ко дну, уменьшается и общая и удельная активность фосфатазы. В пелагиали появление вторичного максимума активности фосфатазы, особенно удельной, на границе ТПС и ХПС, как правило, обусловлено повышением концентраций органического фосфора (рис. 65). Здесь наиболее четко проявляется свойство индуцибельности ферментов щелочной фосфатазы, т.е. количество субстрата определяет количество фермента [Siuda, Gude, 1994].

Низкие величины энергии активации (3–6 ккал/моль), полученные для ферментов ЭТС и щелочной фосфатазы у микро- и зоопланктона (*Calanus cristatus*, *Calanus phumchrus*, *Parasagitta elegans*, *Hyperiidiae-Parathemisto japonica*), позволяют им в холодных водах поддерживать активный метаболизм, по интенсивности равный обитателям теплых вод. Интересно, что увеличение температуры воды в фотическом слое летом 1994 г. в 1,5–2 раза

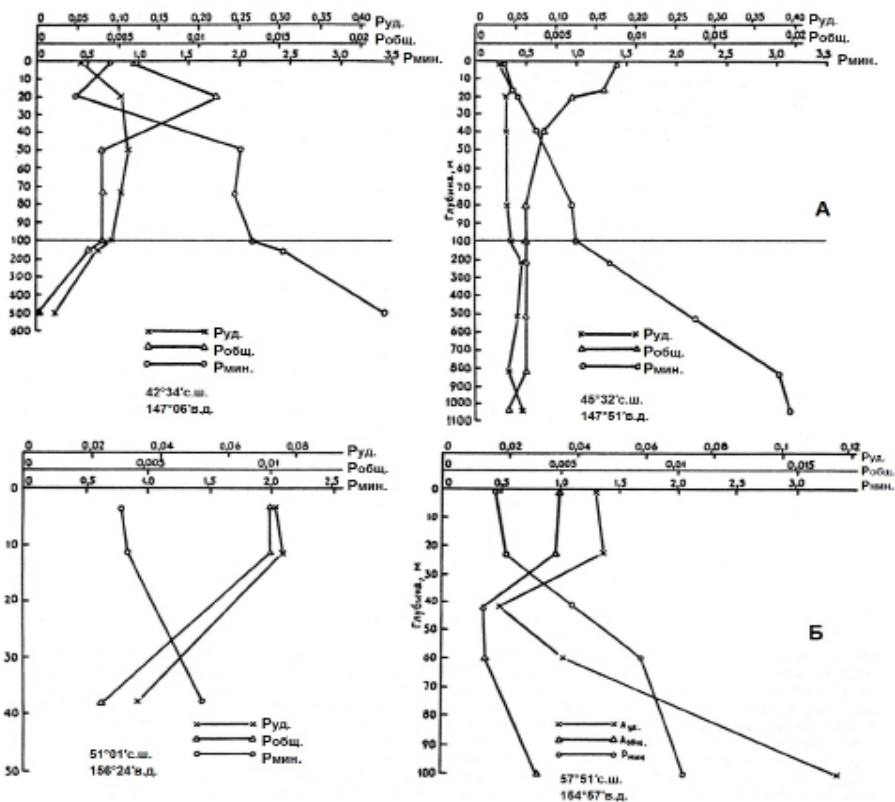


Рис. 65. Вертикальное распределение активности фосфатазы в водах Охотского моря.

А – глубоководная часть; Б – районы шельфа и материкового склона.

$P_{уд}$  – мкМ Р/ мг белка·час;  $P_{общ}$  – мкМ Р/л·час;  $P_{мин}$  – мкМ/л

по сравнению с тем же периодом 1992 и 1993 гг. [Богданов, 1997] привело к значительному повышению энергии активации как ферментов ЭТС (12–14 ккал/ моль), так и ферментов щелочной фосфатазы (16–23 ккал/ моль) только во фракции микропланктона. Это указывает на способность микропланктона к быстрой перестройке метаболизма в ответ на изменения условий окружающей среды.

Весьма вероятно, что такое свойство микропланктона играет значительную роль в обеспечении высокой продуктивности охотоморских вод.

### Биологическая продуктивность

Высокая продуктивность Охотского моря на всех трофических уровнях, а также активные биогеохимические циклы в его водах обусловлены целым рядом локальных физических процессов таких как образование и таяние льдов, поступление пресных вод и в первую очередь разгрузка р. Амур, системы течений и противотечений, апвеллинги, приливно–отливное перемешивание и обмен водами с Тихим океаном через проливы.

Ключевым моментом, определяющим продуктивность Охотского моря, является ПП ледовых экосистем и их перемещение с севера на юг. Главную роль в этом перемещении играет ветровое перемешивание [Simizu et al., 2014].

Первый пик цветения фитопланктона наблюдается в январе при формировании ледового покрова, второй – в апреле – мае при начале таяния льдов. На мелководном шельфе северного и северо-восточного районов моря в создании ПП большое значение имеет фитобентос [Шунтов, 2001].

Сообщества диатомей, образовавшиеся за время интенсивного весеннего цветения (ПП 1,5–4 гС/м<sup>2</sup>×сут), биомасса которых достигает 40–70 г/м<sup>2</sup>, постепенно отмирают и скапливаются на границе пикноклина, обогащая верхние слои воды ОВ. Наступает фаза летнего минимума с биомассой фитопланктона 9–12 г/м<sup>2</sup>. Этот период соответствует гетеротрофной фазе сезонной сукцессии планктонного сообщества, когда максимальной интенсивности достигают процессы гетеротрофной деструкции ОВ. Ключевую роль в этих процессах играют микрогетеротрофы – бактерии и простейшие. Биомасса бактерий в этот период достигает значений, характерных для эвтрофных вод (150–500 мг/м<sup>3</sup>). Не менее значительна здесь и биомасса основных потребителей бактериопланктона – планктонных простейших (3–12 г/м<sup>2</sup>), в свою очередь основными потребителями которых являются рачки и личинки рыб [Sorokin, Sorokin, 2002].

Таким образом, не только высокая ПП, но и активная трансформация ОВ в микробиологической петле создают пищевую биомассу, обеспечивающую продуктивность высших трофических уровней в водах Охотского моря, которая превосходит эту продуктивность в других арктических и субарктических морях. Например, по оценкам ТИНРО, промысловые запасы минтая здесь в 2–3 раза превышают промысловые запасы этой рыбы в Беринговом море, промысловые же запасы краба выше почти в пять раз (сравни табл. 20 и 26).

Охотское море является важным плацдармом для нагула таких ценных пород рыб, как лососевые, и для китов. Нагул этих животных в основном происходит в эстуарных районах и в мелководных заливах северного шельфа, которые являются самыми продуктивными экосистемами моря. Например, гидрологические условия в зал. Академии способствуют образованию в придонном слое густых скоплений зоопланктона по большей части колянид. Это в свою очередь привлекает сюда для откорма большое количество гренландских китов *Balaena mysticetus* [Rogachev et al., 2008].

В настоящее время для Охотского моря также как для других арктических и субарктических морей трудно сказать, каким образом наблюдаемое изменение климата повлияет на величины запасов основных промысловых рыб и беспозвоночных. В табл. 26 представлены данные по изменению этих величин для некоторых видов гидробионтов с 2007 г. по 2016 г.

Существует мнение, что в результате глобального потепления ослабляется циркуляция промежуточных вод, что в свою очередь приводит к ослаблению обмена между охотоморскими и тихоокеанскими водами и, как следствие этого, к уменьшению биопродуктивности [Wakatsuchi, 2006]. Однако за последние 5 лет термические условия в северо-западном районе Тихого океана очень изменчивы, что затрудняет прогнозирование подходов и вы-



**Таблица 26.** Изменение промыслового запаса (тыс. тонн) некоторых промысловых гидробионтов в Охотском море в период наиболее интенсивного освобождения Арктического бассейна ото льда [Сырьевая база..., 2012; ИАС «Водные биоресурсы 2017»]

Объект промысла	Год									
	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016
Минтай	6667	6667	7500	15582	19921	10232	11871	8626	11073	12760
Сельдь	1280	1276	1296	1678	1663	1171	1456	1328	2074	2146
Треска	50	60	90	64	164	80	164	97	169	169
Камбала	180	250	125	100	–	120	172	–	177	156
Навага	175	125	75	51	84	99	95	157	168	213
Лососи	–	–	–	303	186	345	264	190	190	–
Камчатский краб	36	32	20	44	105	40	62	105	158	57
Краб-стригун оплио	150	135	140	160	131	132	133	143	162	231
Креветка северная	32	31	32	44	38	45	44	54	50	46
Трубачи	80	55	40	38	–	55	62	55	59	52

живания молоди промысловых рыб в различных экосистемах Охотского моря. Так в 2013 г. был низкий возврат горбуши в районы Северо-Восточной Камчатки и материкового побережья Охотского моря, потому что в конце зимнего начале весеннего сезонов 2012–2013 гг. из-за задержки льдов у берегов и низкой температуры поверхностного слоя вод условия для выживания ее молоди были неблагоприятны [Шунтов и др., 2013].

По аналогии с Беринговым морем, по-видимому, можно предположить, что, если потепление будет продолжаться, то к середине настоящего столетия произойдет значительное изменение в составе пелагических рыбопромысловых сообществ и Охотского моря тоже. В частности, в их составе может возрасти доля теплолюбивых видов [Cheung et al., 2015].

## ГЛАВА V ОРГАНИЧЕСКОЕ ВЕЩЕСТВО ЮЖНЫХ МОРЕЙ

На юге Россия имеет выход к трем морям – Черному, Азовскому и Каспийскому. У всех этих морей один древний прародитель – пресноводное Сарматское море. Однако после разобщения, которое между Черным морем и Каспием произошло около 6–10 млн лет назад, а между Азовским и Черным морями около 6000 лет назад, дальнейшее их развитие пошло настолько разными путями, что к настоящему времени сложившиеся в этих морях экосистемы имеют больше различий, чем сходств, как по биотическим, так и по абиотическим параметрам.

### Черное море

Черное море является самой большой акваторией, основную часть которой составляют воды, содержащие сероводород. Эти воды занимают до 90% объема моря. Впервые о наличии  $H_2S$  в глубинных водах было сообщено в 1890 г. в отчете о результатах российской экспедиции в Черное море [цит. по Коновалов, Еремеев, 2012]. Только прибрежные воды (если в них нет заморных явлений) и воды верхнего 80–200-метрового слоя глубоководной части моря не содержат этого ядовитого газа.

По биогидрохимическим характеристикам глубоководные экосистемы делятся на три основные зоны: 1) верхний слой, насыщенный кислородом, в котором происходят основные процессы создания ОВ за счет фотосинтеза и развитие гидробионтов высших трофических уровней, включая рыбу; 2) субкислородный слой, который является результатом формирования вертикальных и горизонтальных потоков кислорода, с одной стороны, и вертикальных потоков  $VOB$  и  $H_2S$ , с другой; 3) сероводородная зона, в которой происходит анаэробное разложение поступающего сюда ОВ за счет деятельности соответствующих микроорганизмов, и в которой нет условий для жизни представителей высших трофических уровней.

Горизонты появления  $H_2S$  в глубоководной части изменяются в зависимости от синоптической и сезонной изменчивости гидрологической структуры вод. В центре положения этих границ колеблются в пределах 80–110 м, на периферии – от 160 до 250 м. Положение нижней границы в основном определяется соотношением потока  $H_2S$  и горизонтального потока кислорода, поступающего с трансформированными босфорскими водами. Этот кислород осуществляет окисление не менее 40%  $H_2S$  в водах Черного моря.

Анализируя изменчивость биогидрохимических характеристик этих основных зон за последние 15–20 лет, С.К. Коновалов и В.Н. Еремеев приходят к выводу, что в настоящее время экосистема Черного моря довольно неустойчива, и, вполне вероятно, дальнейшее уменьшение содержания кислорода и расширение субкислородной зоны [Коновалов, Еремеев, 2012].

С этой точки зрения особое значение приобретает исследование ОВ, анализ его пространственной и временной изменчивости как в прибрежных экосистемах, так и во всех трех основных зонах глубоководной экосистемы моря.

## Пространственно-временное распределение органического вещества

**Растворенный и взвешенный  $C_{орг}$ .** Данные по распределению этих показателей в водах Черного моря из разных источников колеблются в очень широких пределах: от 60 до 1000 мкМ/л для РОУ и от 2,83 до 104,16 мкМ/л для ВОУ [Скопинцев, 1975; Агатова и др., 1989; Агатова и др., 2005; Люцарев, 1996; Deuser, 1971; Karl, Knauer, 1991; Ducklow et al., 2007; Margolin et al. 2016].

С одной стороны, это объясняется большой пространственно-временной изменчивостью концентраций и свойств ОБ в различных по физико-химическому составу водах Черного моря. С другой, как уже упоминалось выше, нельзя исключать различия в методах отбора, фильтрации, обработки и времени хранения проб и, самое главное, в методах окисления  $C_{орг}$  до  $CO_2$ . Например, хранение проб более недели даже в холодильнике приводит к уменьшению концентрации определяемого  $C_{орг}$  в 1,5–2 раза. Замораживание же проб, а потом оттаивание перед определением вызывает образование мути за счет денатурации высокополимерных ОБ, которые при долгом хранении могут также сорбироваться на стенках сосудов. Все это приводит к уменьшению концентрации РОУ в отобранных пробах [Скопинцев, 1975; Агатова и др., 1996].

Планомерное изучение органического углерода в водах Черного моря было начато В.Г. Дацко в конце 40-х начале 50-х гг. прошлого столетия, который в основном определял углерод ОБ в плаве селитры [Дацко, 1959]. Б. А. Скопинцев в 60–70-х гг. определял РОУ методом сухого сжигания после выпаривания проб воды [Скопинцев, 1975]. Следует отметить, что данные, полученные обоими исследователями, очень близки особенно для верхнего 200-метрового слоя (255–397 мкМ/л  $C_{орг}$  по Дацко; 271–314 мкМ/л  $C_{орг}$  по Скопинцеву). Однако от 200 м до 2000 м значения этих концентраций уже различаются – у Дацко они мало изменяются по вертикали от 290 до 258 мкМ/л  $C_{орг}$ , а у Скопинцева прослеживается явное уменьшение с глубиной от 254 до 184 мкМ/л  $C_{орг}$ . Вполне вероятно, что при выпаривании могут теряться легколетучие низкомолекулярные ОБ, концентрации которых увеличиваются в бескислородной зоне моря [Morper, Kieber, 1991].

По данным же американских исследований, которые были проведены на НИС «Atlantis-11» в марте – апреле 1969 г. в районе восточного круговорота, концентрации РОУ увеличиваются с глубиной от 208 мкМ/л на поверхности до 500 мкМ/л на глубине 2000 м. В этих пробах концентрации  $C_{орг}$  определяли методом персульфатного окисления, фиксируя образующийся  $CO_2$  инфракрасным анализатором [Deuser, 1971]. Таким образом, были получены принципиально новые результаты по распределению РОУ в глубоководной части моря.

В марте – апреле 1988 г. сотрудниками ВНИРО во время 15 рейса НИС «Витязь» были получены данные по вертикальному распределению растворенного  $C_{орг}$  в местах восточного и западного круговоротов, которые по характеру распределения были идентичны распределению Дьюзера, но по значениям абсолютных концентраций в глубинных водах в два–три раза выше (рис. 66).

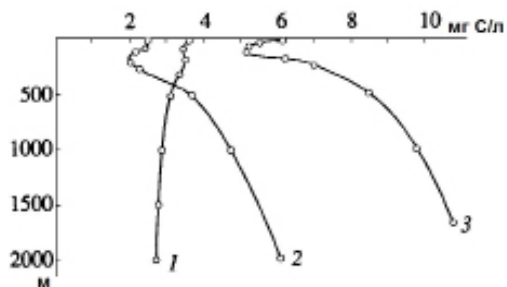


Рис. 66. Вертикальное распределение растворённого органического углерода (мг/л) в Чёрном море: 1 – Скопинцев (1959); 2 – Дьюзер (1969); 3 – Агатова и др. (1989)

ся спектрофотометрически при длине волны 540 нм по ослаблению окраски раствора фенолфталеина. Изменение окраски в результате подкисления пропорционально количеству поступившего в раствор  $\text{CO}_2$ . Специальными опытами было показано, что неорганические сульфиды не влияют на конечный результат определения РОУ. Однако нельзя исключить влияния органических сульфидов R-S-R, которые могут составлять 10–20% от восстановленных форм серы [Morper, Kieber, 1991]. Эти сульфиды легко окисляются до сульфонов R-SO<sub>2</sub>-R, обладающих повышенной кислотностью из-за сильного индуктивного эффекта SO<sub>2</sub>-группы. Вполне возможно, что при анализе глубоководных проб ослабление окраски раствора фенолфталеина происходило не только за счет выделения  $\text{CO}_2$  при окислении ОВ, но и за счет образования сульфонов. В пользу последнего предположения говорит и тот факт, что при использовании метода каталитического высокотемпературного сжигания РОВ, когда выделяющийся  $\text{CO}_2$  фиксируется инфракрасным датчиком, как правило, в глубинных водах не обнаруживается таких высоких концентраций РОУ.

Сотрудниками ВНИРО на основании полученных в двух рейсах данных (15 рейс НИС «Витязь» 1988 г. и 24 рейс НИС «Академик Книпович» 1989 г.) впервые были построены карты пространственного распределения  $\text{C}_{\text{орг}}$  в Черном море (рис. 67). К сожалению, очень слабо изучено северо-западное мелководье и турецкое побережье. Поэтому карты очень схематичны, однако дают общее представление о содержании РОУ в прибрежной части и в кислородной зоне глубоководья Черного моря в этот период.

На картах распределения растворенного  $\text{C}_{\text{орг}}$  прежде всего бросается в глаза последовательное уменьшение его концентраций от устья Дуная до берегов Крыма. Очевидно, основным источником ОВ являются крупные реки (Днепр, Днестр, Буг, Дунай). Именно оттуда начинается постепенное уменьшение концентрации ОВ, следуя за ходом Основного Черноморского течения (ОЧТ). Средняя концентрация  $\text{C}_{\text{орг}}$  в болгарских водах 667 мкМ/л, а в водах восточного побережья Черного моря – около 525 мкМ/л. На восточном берегу Крыма, в районе Судакской бухты концентрация  $\text{C}_{\text{орг}}$  падает до 483–500 мкМ/л, а на западном берегу Крыма несколько возрастает до

Во-первых, такие расхождения могут быть связаны с тем, что пробы Дьюзера до проведения анализа не менее месяца хранились в стеклянных ампулах. Это могло привести к значительной сорбции ОВ на стенках сосудов.

Во-вторых, сотрудниками ВНИРО анализ на содержание  $\text{C}_{\text{орг}}$  проводился методом персульфатного и УФ-окисления проб на борту судна непосредственно после их отбора [Агатова и др., 1989]. Образующийся при окислении  $\text{CO}_2$  регистрировался

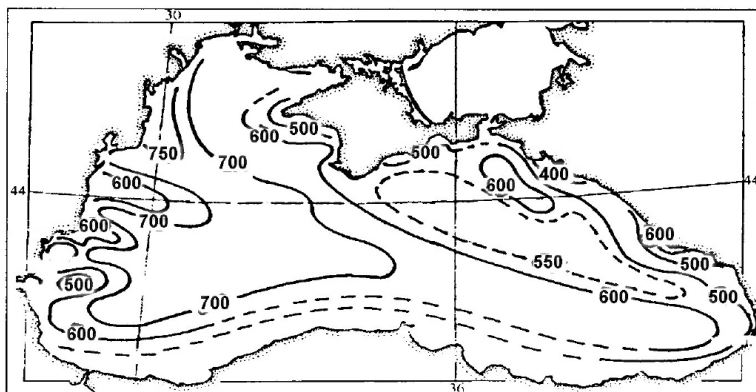


Рис. 67. Карта распределения РОУ (мкМ/л) в поверхностных водах Черного моря

542–592 мкМ/л. Для фотического слоя южной части моря в это же время (1986–1990 гг.) турецкими учеными приводятся более низкие значения концентраций РОУ: 158–208 мкМ/л [Tugrul, 1993].

В прибрежной зоне следует выделить самые мелководные зоны с глубиной до 10 м, на содержание ОВ в которых оказывает большое влияние как береговой сток, так и обмен вода – дно. Здесь, как правило, наблюдается уменьшение концентраций растворенного  $C_{орг}$  от поверхности ко дну, но разница в величинах невелика и составляет не более 42 мкМ/л.

В пределах ОЧТ отмечен под поверхностный максимум растворенного и взвешенного  $C_{орг}$ , глубина залегания которого колеблется от 10 до 50 м в зависимости от сезона и района. Этот максимум совпадает с максимальными концентрациями хлорофилла «а». Ниже идет довольно равномерное распределение РОУ по всей вертикали.

Для глубоководной зоны Черного моря характерно неравномерное вертикальное распределение растворенного  $C_{орг}$  в верхнем 150-метровом слое, что определяется состоянием фито- и зоопланктонных сообществ. В период интенсивного фотосинтеза в поверхностных слоях возможны большие колебания концентраций растворенного  $C_{орг}$  (от 667 до 250 мкМ/л). Глубже 200 м наблюдается постепенное увеличение концентраций  $C_{орг}$  до 1000 мкМ/л. Аккумуляция ОВ в анаэробных водах Черного моря, вероятно, является результатом накопления продуктов неполного окисления ОВ.

Необходимо отметить еще одну важную особенность вертикального распределения РОУ – уменьшение концентрации  $C_{орг}$  на глубине 100–200 м. Этот минимум был замечен еще Дьюзером [Deuser, 1971]. Существующий минимум характерен для субкислородного слоя, ниже же наблюдается довольно равномерное увеличение концентраций  $C_{орг}$  до дна, превышающее поверхностные концентрации в два–три раза (рис. 66). Этот минимум возможен за счет жизнедеятельности микроаэрофильных организмов, которые при концентрациях растворенного кислорода в воде около 0,3 мгО<sub>2</sub>/л поглощают растворенные аминокислоты и моносахара со скоростью гораздо большей, чем чистые аэробные и анаэробные бактерии [Seki, 1991].

Такие количественные различия между вышеприведенными результатами могут быть связаны не только с разными методами хранения, обработки проб воды и определения в них  $C_{орг}$ , но вполне возможно, что эти различия связаны и с большими временными разрывами между исследованиями. Тогда можно предположить, что в результате антропогенного воздействия происходит накопление ОВ – за первые 10 лет увеличение в 2,5 раза (разница между данными Скопинцева и Дьюзера), а в течение следующих 20 лет в три раза (разница между данными Дьюзера и ВНИРО). Это объяснение имеет под собой основание.

Активная химизация сельского хозяйства и зарегулирование стока рек черноморского водосбора в 60-х гг. вызвали большие изменения не только в прибрежных экосистемах Черного моря, но и в экосистемах глубоководного бассейна. Анализируя изменения, произошедшие за последние 40 лет с показателями, характеризующими уровень ПП в открытых водах моря, авторы работы [Mikaelyan et al., 2013] пришли к выводу, что по продуктивности этот период нужно разделить на три части: 1) перед эвтрофикацией 1969–1983 гг., характеризуется средним уровнем биомассы фитопланктона в фотическом слое  $3,3 \text{ г/м}^2$ ; 2) высокая эвтрофированность 1984–1995 гг., средний уровень биомассы фитопланктона увеличился до  $19,6 \text{ г/м}^2$ , т.е. в шесть раз и 3) после эвтрофикации 1996–2008 гг., средний уровень биомассы снизился до  $10,6 \text{ г/м}^2$ , т.е. почти в два раза. Естественно такие колебания в биомассе фитопланктона не могли не сказаться на концентрации ОВ в этих водах. Определения и Б.А. Скопинцева, и В. Дьюзера были сделаны в период перед эвтрофикацией, тогда как приведенные выше данные ВНИРО были получены во время периода эвтрофикации.

Прежде всего эвтрофикация сказалась на содержании РОУ в кислородной зоне, концентрации которого здесь увеличились почти в два раза (рис. 66).

К сожалению, мало работ по дальнейшему определению РОУ в глубоководной зоне моря от поверхности до дна. Американские ученые, исследуя вертикальное распределение  $C_{орг}$  в западном круговороте в мае – июне 2001 г. (постэвтрофикационный период) не получили увеличения концентраций РОУ в бескислородных водах. В среднем от поверхности до 2000 м их значения изменялись от 200 до 123 мкМ/л. При этом и на западном шельфе измеренные ими величины не превышали 275 мкМ/л [Ducklow et al., 2007].

Вообще для всей шельфовой зоны большое значение имеет речной сток, влияние которого неоднозначно в зависимости от концентрации ОВ в приносимых водах. В результате формируются области как повышенного, так и пониженного содержания РОУ.

Сотрудниками ВНИРО был проведен анализ изменчивости концентраций РОУ с семилетней периодичностью с 1989 по 2003 гг. на северо-восточном шельфе. В табл. 27 представлены данные по концентрации РОУ на мелководье, ограниченном 50-метровой изобатой.

Самые высокие концентрации РОУ и в поверхностном и в придонном слое по всему побережью были в 1989 г. (период высокой эвтрофированности). Максимальные концентрации характерны для проливного района.

**Таблица 27.** Концентрации растворенного  $C_{\text{орг}}$  (мг/л) и основных биохимических компонентов РОВ (мг/л) в водах северо-восточного шельфа Черного моря в 1989, 1996 и 2003 гг.

Район	Н, м	$C_{\text{орг}}$			Белки			Углеводы			Липиды		
		1989 лето	1996 осень	2003 лето	1989 лето	1996 осень	2003 лето	1989 лето	1996 осень	2003 лето	1989 лето	1996 осень	2003 лето
Проливной район (I)	0	7,20	5,15	7,65	<u>0,085</u> 0,6	<u>0,102</u> 1,0	<u>0,138</u> 0,9	<u>1,78</u> 12,4	<u>2,26</u> 21,9	<u>1,88</u> 12,3	<u>2,34</u> 16,3	<u>0,26</u> 2,5	<u>1,97</u> 12,9
	Дно	6,63	3,36	5,22	<u>0,064</u> 0,5	<u>0,095</u> 1,4	<u>0,083</u> 0,8	<u>1,51</u> 11,4	<u>1,69</u> 25,1	<u>1,30</u> 12,5	<u>1,37</u> 10,3	<u>0,14</u> 2,0	<u>0,76</u> 7,3
Анапа-Б. Утриш (II)	0	6,06	3,10	4,07	<u>0,118</u> 1,0	<u>0,110</u> 1,8	<u>0,080</u> 1,0	<u>2,21</u> 18,2	<u>1,90</u> 30,6	<u>1,03</u> 12,7	<u>1,20</u> 9,9	<u>0,45</u> 7,3	<u>1,28</u> 15,7
	Дно	5,43	2,45	3,35	<u>0,108</u> 1,0	<u>0,104</u> 2,1	<u>0,072</u> 1,1	<u>2,27</u> 20,9	<u>1,54</u> 31,4	<u>0,86</u> 12,8	<u>1,52</u> 14,0	<u>0,39</u> 8,0	<u>1,47</u> 21,9
Новороссийск-Геленджик (III)	0	5,10	2,40	3,66	<u>0,104</u> 1,0	<u>0,068</u> 1,4	<u>0,060</u> 0,8	<u>1,52</u> 14,9	<u>2,25</u> 46,9	<u>1,60</u> 21,9	<u>2,22</u> 21,8	<u>0,43</u> 9,0	<u>1,42</u> 19,4
	Дно	5,00	2,00	3,70	<u>0,089</u> 0,9	<u>0,056</u> 1,4	<u>0,035</u> 0,5	<u>0,89</u> 8,9	<u>1,88</u> 47,0	<u>1,40</u> 18,9	<u>1,17</u> 11,7	<u>1,22</u> 30,5	<u>1,27</u> 17,2
Туапсе-Магри (IV)	0	4,58	3,56	4,00	<u>0,082</u> 0,9	<u>0,041</u> 0,6	<u>0,051</u> 0,6	<u>1,33</u> 14,5	<u>2,79</u> 39,2	<u>1,28</u> 16,0	<u>1,32</u> 14,4	<u>0,72</u> 10,1	<u>0,79</u> 9,9
	Дно	4,40	-	3,53	<u>0,035</u> 0,4	-	<u>0,067</u> 0,9	<u>1,66</u> 18,9	-	<u>0,86</u> 12,2	<u>0,66</u> 7,5	-	<u>0,77</u> 10,9
Сочи-Адлер (V)	0	5,22	4,12	-	<u>0,174</u> 1,7	<u>0,127</u> 1,5	-	<u>1,73</u> 16,6	<u>2,22</u> 26,9	-	<u>1,17</u> 11,2	<u>2,33</u> 28,3	-
	Дно	5,22	4,30	-	<u>0,250</u> 2,4	<u>0,142</u> 1,7	-	<u>0,65</u> 6,2	<u>2,19</u> 25,5	-	<u>1,13</u> 10,8	<u>2,69</u> 31,3	-

**Примечания:** в числителе – концентрации, в мг/л; в знаменателе – % от РОВ.

Интересна тенденция уменьшения концентраций РОВ от проливного района до района Туапсе – Магри, которую можно проследить по данным всех трех годов. В районе же Сочи – Адлер они начинают возрастать. Это увеличение наиболее значительно в 1996 г. В этом году значения концентраций в районе Сочи – Адлер были почти в два раза выше по сравнению с минимальными концентрациями в районе Новороссийск – Геленджик. Выделяющееся пятно повышенных концентраций в проливной зоне связано с влиянием вод Азовского моря. Очевидно, это влияние распространяется вплоть до Анапы. В прибрежной зоне можно наблюдать самые большие перепады в концентрациях не только от региона к региону, но и по сезонам в одном регионе. Довольно трудно дать количественную оценку межсезонной изменчивости концентраций РОВ, т.к. слишком велика их межгодовая изменчивость. Однако по имеющимся данным можно говорить о тенденции уменьшения содержания РОВ в 1,5–3 раза от лета к осени как в поверхностном, так и в придонном слое. Вероятно, снижение к осени интенсивности ПП приводит к уменьшению концентраций РОВ в этот сезон. Например, в районе Каркинитского зал. в мае концентрации РОУ были почти в пять раз выше, чем в августе.

Как правило, концентрации РОВ в придонном слое ниже концентраций в поверхностных водах. Особенно эта закономерность хорошо выражена в проливном районе и в районе Анапа – Б. Утриш. Вероятно, уменьшение концентрации РОВ в придонном слое происходит за счет его частичной сорбции на поверхности осадка [Агатова и др., 2005].

Дальнейшие исследования распределения ОВ в восточной части Черного моря в 2010–2012 гг. показало малую пространственно-временную изменчивость концентраций РОУ по сравнению с 2003 г. в фотическом слое, но большую изменчивость его концентраций в субкислородной и бескислородной зонах (рис. 68 см. приложение, рис. 69). Как правило, в субкислородной зоне происходит уменьшение концентраций ОВ по сравнению с фотическим слоем, которые затем с глубиной либо уменьшаются, либо увеличиваются, вероятно, в зависимости от интенсивности вертикального перемешивания и антропогенной нагрузки на регион. К сожалению, за последнее десятилетие очень мало данных по распределению РОУ в глубинных водах в районах западного и восточного циклонических круговоротов. Поэтому нет однозначного ответа на вопрос, накапливается ли ОВ в сероводородной зоне, или его концентрации уменьшаются по мере увеличения глубины.

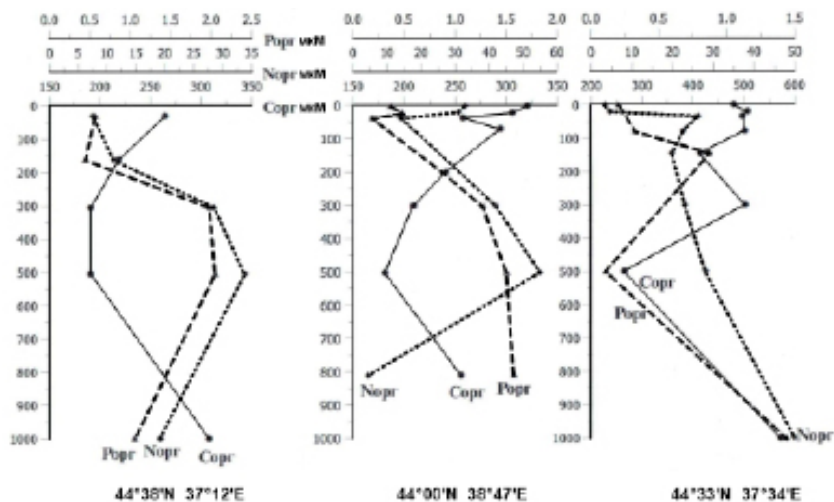
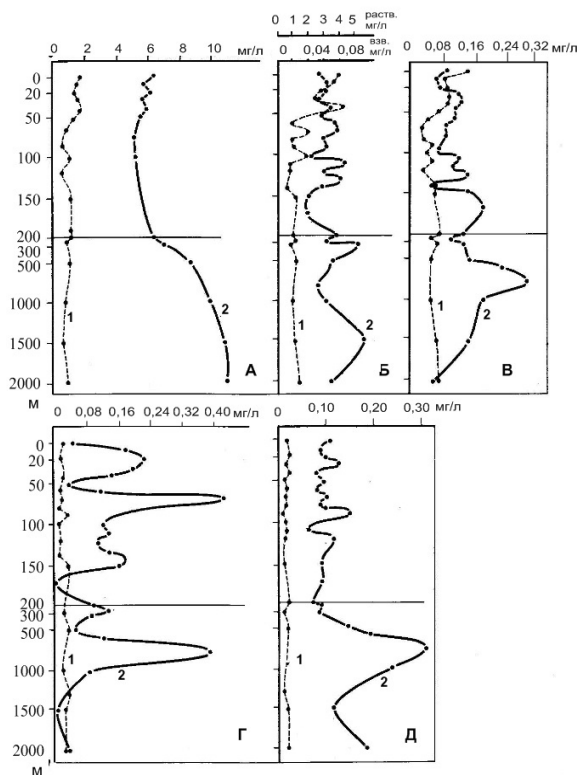


Рис. 69. Вертикальное распределение растворенного  $C_{орг}$ ,  $N_{орг}$  и  $P_{орг}$  в пелагиали Черного моря в 2010–2012 гг.

Особенностью ОВ Черного моря является низкое содержание в нем взвешенного  $C_{орг}$ , который составляет не более 5% от содержания растворенного. Наибольший вклад ВОУ имеет место в верхнем 100-метровом слое, а затем, вплоть до 2000 м, его содержание уменьшается и не превышает 1% от РОУ. В фотическом слое пелагиали концентрации взвешенного  $C_{орг}$  варьируют от 8,33 до 29,17 мкМ  $C_{орг}$ /л. Причем, так же как и для РОУ, наблюдается подповерхностный максимум ВОУ, глубина залегания которого изменяется в пределах 10–50 м. Этот максимум, величина и положение которого изменяется



в зависимости от сезона, совпадает с максимальными концентрациями хлорофилла «а». Как правило, второй максимум ВОУ характерен для субкислородной зоны. Вертикальное распределение ВОУ ниже субкислородной зоны отличается от распределения РОУ, и значения его концентраций уменьшаются с глубиной (рис. 70). Разные физико-химические свойства ОВ верхнего 100-метрового слоя и более глубоких слоев указывают на то, что значительная часть ОВ Черного моря находится не в истинно растворенном, а в мелкодисперсном и коллоидном состояниях, позволяющих легко осуществлять переход взвесь – раствор [Агатова, Торгунова, 1991].



**Рис. 70.** Вертикальное распределение ВОУ, РОУ и основных биохимических компонентов в пелагиали Черного моря: (А) – ВОУ и РОУ; (Б) – углеводы; (В) – белок; (Г) – НК и азотистые основания; (Д) – липиды. 1 – взвешенные вещества ( $1 \times 10^{-1}$ ); 2 – растворенные вещества

Однако в мелководных районах и в районах, подверженных влиянию речного стока, концентрации ВОУ могут резко возрастать. Мезомасштабное пространственное распределение взвешенного  $C_{\text{орг}}$  в шельфовой зоне аналогично распределению растворенного  $C_{\text{орг}}$  – уменьшение концентраций от устья Дуная к Кавказско-Крымскому региону. Как правило, в прибрежных водах максимальные концентрации ВОУ характерны для поверхностных вод и уменьшаются в 1,5–3 раза в придонном слое [Агатова и др., 2005; Agatova,

Sapozhnikov, 1998]. Разница значений концентраций взвешенного  $C_{\text{орг}}$  в поверхностных и придонных водах в летние месяцы выше, чем в осенние. Это можно объяснить более интенсивным первичным продуцированием ОВ летом, нежели осенью. Интересно, что только в проливном районе и незначительно в районе Анапа – Б. Утриш летом вклад ВОВ в общее содержание ОВ выше, чем осенью, причем, эта закономерность обнаруживается только в поверхностных водах. Тогда как в остальных исследованных районах процентное содержание ВОВ в общем ОВ осенью больше, чем летом, как в поверхностных, так и в придонных водах. Вероятно, в динамически активном проливном районе содержание ВОВ в основном зависит от интенсивности ПП и скорости роста и развития фитопланктона, а в других районах, особенно в местах культивирования беспозвоночных, концентрация ВОВ в большой степени зависит от роста и развития микрогетеротрофов (табл. 28).

Особняком следует выделить фронтальную зону между шельфовыми водами и водами ОЧТ, в которой скапливаются взвешенные частицы, что приводит к увеличению в этом районе концентраций ВОУ.

Анализ многолетней изменчивости концентраций ВОУ в поверхностном слое в западном и восточном районах моря в течение 1978–1995 гг. показал, что в период перед эвтрофикацией концентрации ВОУ во все сезоны по всей исследованной акватории были в 1,5–4 раза ниже, чем в период эвтрофикации (табл. 29). Особенно большие различия были характерны для лета. В период же после эвтрофикации (1998–2010 гг.) эти концентрации снизились, и средние их величины колебались в пределах от 12,1 до 16,2 мкМ  $C_{\text{орг}}$ /л в зависимости от продуктивности фитопланктона [Кукушкин, 2014].

**Растворенный и взвешенный  $N_{\text{орг}}$**  также как и  $C_{\text{орг}}$  в водах Черного моря распределены очень неравномерно. Значения этих концентраций изменяются от 3,1 до 80,3 мкМ  $N_{\text{орг}}$ /л для РОВ и от 0,3 до 8,5 мкМ  $N_{\text{орг}}$ /л для ВОВ [Лукашев, 1973, Скопинцев, 1975; Агатова и др., 1989 б; Кукушкин, 2014; Ducklow et al., 2007]. К сожалению, этих данных очень мало. Высокие концентрации и растворенного, и взвешенного  $N_{\text{орг}}$ , как правило, характерны для прибрежных экосистем и для фронтальной зоны между шельфовыми водами и водами ОЧТ. В пелагиали концентрации  $N_{\text{орг}}$  максимальны в слое максимума хлорофилла «а», уменьшаясь к субкислородной зоне. В анаэробной зоне происходит неравномерное увеличение концентраций  $N_{\text{орг}}$  с увеличением глубины (рис. 69). Не обязательно вертикальное распределение  $N_{\text{орг}}$  совпадает с вертикальным распределением  $C_{\text{орг}}$ . Это, вероятно, связано с разным биохимическим составом ОВ на разных глубинах.

Интересно, что в период перед эвтрофикацией концентрации взвешенного  $N_{\text{орг}}$  в поверхностном слое, также как и ВОУ, во все сезоны по всей исследованной акватории были в 1,2–6 раза ниже, чем в период эвтрофикации (табл. 29). Особенно большие различия были характерны для лета в восточном регионе. Изменения же концентраций растворенного  $N_{\text{орг}}$  в зависимости от изменения трофности черноморской экосистемы не так однозначны. Например, анализ изменчивости содержания растворенного  $N_{\text{орг}}$  в водах северо-западного шельфа с 70-х гг. прошлого века до 2005 г., сделан-

**Таблица 28.** Концентрации взвешенного  $C_{\text{орг}}$  (мг/л) и основных биохимических компонентов ВОВ (мг/л) в водах северо-восточного шельфа Черного моря в 1989, 1996 и 2003 гг.

Район	Н, м	$C_{\text{орг}}$			Белки			Углеводы			Липиды		
		1989 лето	1996 осень	2003 лето	1989 лето	1996 осень	2003 лето	1989 лето	1996 осень	2003 лето	1989 лето	1996 осень	2003 лето
Проливной район (I)	0	0,462	0,270	0,429	0,313 33,9	0,155 38,8	0,306 35,7	0,365 39,5	0,091 22,8	0,232 27,0	0,172 18,6	0,007 1,8	0,153 17,8
	Дно	0,170	0,122	0,217	0,131 38,5	0,148 60,7	0,195 44,9	0,128 37,6	0,064 26,2	0,073 16,8	0,021 6,2	0,010 4,1	0,101 23,3
Анапа-Б.Утриш (II)	0	0,339	0,167	0,291	0,202 29,8	0,172 51,5	0,188 32,3	0,281 41,4	0,093 27,8	0,097 16,7	0,130 19,2	0,021 6,3	0,182 31,3
	Дно	0,218	0,106	0,103	0,084 19,3	0,110 51,9	0,069 33,5	0,140 32,1	0,062 29,2	0,027 13,1	0,156 35,8	0,014 6,6	0,076 36,9
Новорос-ский-Геленджик (III)	0	0,320	0,218	0,156	0,256 40,0	0,208 47,7	0,121 38,8	0,200 31,3	0,115 26,4	0,053 17,0	0,110 17,2	0,045 10,3	0,092 29,5
	Дно	0,150	0,151	0,125	0,110 36,7	0,180 59,6	0,103 41,2	0,095 31,7	0,075 24,8	0,037 14,8	0,085 28,3	0,006 2,0	0,072 28,8
Туапсе-Магри (IV)	0	0,300	0,321	0,212	0,184 30,7	0,298 46,4	0,174 41,0	0,144 24,0	0,149 23,2	0,064 15,1	0,121 20,2	0,110 17,1	0,120 28,3
	Дно	0,250	-	0,131	0,134 26,8	-	0,101 38,5	0,127 25,4	-	0,039 14,9	0,050 10,0	-	0,084 32,1
Сочи-Адлер (V)	0	0,322	0,206	-	0,188 29,2	0,176 42,7	-	0,171 26,6	0,131 31,8	-	0,050 7,8	0,050 12,1	-
	Дно	0,230	0,191	-	0,168 36,5	0,201 52,6	-	0,147 32,0	0,109 28,5	-	0,060 13,0	0,020 5,2	-

**Примечание:** в числителе – концентрации, в мг/л; в знаменателе – % от ВОВ.

**Таблица 29.** Сезонные изменения содержания компонентов взвешенного органического вещества в поверхностном слое в глубоководных районах Черного моря в периоды 1978–1990 (1), 1991–1995 (2) гг.

Район	Сезон	Период	$C_{\text{воб}}$ , мкМ/л	$N_{\text{воб}}$ , мкМ/л	$C_{\text{хл}}$ , мг/м <sup>3</sup>	C/N	C/хл «а»
Западный	Зима	1	14,8±4,0	1,67±0,52	1,58±0,82	9,2±2,2	138±78
		2	16,7	1,94	1,55±0,17	8,6	131
	Весна	1	11,3±3,7	1,26 ±0,65	0,44 ±0,31	11,9 ±6,7	774±542
		2	14,7±6,9	2,17±1,38	0,54±0,37	7,8±2,3	318±123
	Лето	1	9,9±1,8	1,23±0,61	0,21±0,17	10,8±7,6	1060±635
		2	27,3±8,7	3,18±1,58	0,89±0,22	9,4±2,2	395±102
Осень	1	12,1±4,9	1,21±0,47	0,52±0,24	10,3±3,8	228±106	
	2	11,3±3,5	1,43±0,63	0,47±0,23	8,9±4,1	378±185	
Восточный	Зима	1	16,2±4,2	1,73±0,42	1,15±0,78	9,5±1,9	127±51
		2	15,9±2,2	2,71±0,86	1,32±0,62	6,2±1,2	130±24
	Весна	1	11,3±3,1	2,4±0,1	0,3±0,25	5,6±0,2	600±100
		2	17,8±6,0	2,72±0,8	0,36±0,19	7,6±2,3	872±606
	Лето	1	11,1±2,3	1,35±0,55	0,16±0,12	10,2±6,4	1286±430
		2	43,5±20,2	8,3±6,3	2,33±1,03	7,0±3,0	301±110
Осень	1	10,9±7,6	0,97±0,54	0,44±0,2	9,1±3,5	152±64	
	2	16,1±4,7	2,2±0,35	0,61±0,31	9,2±2,1	200±52	

**Примечание:** табл. взята из работы [Кукушкин, 2014].

ный турецкими учеными, показал, что в 1-й период эти средние величины равнялись 10 мкМ/л, во 2-й – 25 мкМ/л и в 3-й – 40 мкМ/л [Oguz, Velikova, 2010]. В тоже время американские исследователи в июне 2001 г. (постэвтрофикационный период) для вод северо-западного шельфа получили значения концентраций растворенного  $N_{\text{орг}}$  не превышающие 16 мкМ/л, а для пелагиали в районе западного круговорота – 12 мкМ/л [Ducklow et al., 2007]. По данным ВНИРО в период эвтрофикации в зависимости от сезона на восточном шельфе эти концентрации изменялись в пределах 21–42 мкМ/л, а в районе восточного круговорота от 21 до 28 мкМ/л. После выхода экосистемы из эвтрофикации средние величины концентраций растворенного  $N_{\text{орг}}$  в зависимости от сезона колебались в пределах 14–20 мкМ/л на шельфе и 16–23 мкМ/л в фотическом слое глубоководья. На шельфе максимальные концентрации были характерны для осени, а в пелагиали для лета. Исходя из вышеприведенных данных все-таки можно сказать, что в постэвтрофикационный период в водах Черного моря уменьшаются концентрации не только взвешенных, но и растворенных форм  $N_{\text{орг}}$ .

**Растворенный и взвешенный органический фосфор.** К сожалению, данных по распределению органических форм фосфора в водах Черного моря еще меньше, чем для  $N_{\text{орг}}$ . Пределы изменения этих концентраций значительны (0,08–3,54 мкМ/л Р) в зависимости от периода, сезона, региона и зоны отбора проб воды [Скопинцев, 1975; Сапожников, 1991; Лапина, Селин, 1994].

Самые низкие концентрации характерны для периода перед эвтрофикацией. В это время средние величины  $P_{\text{орг}}$  изменялись в кислородной зоне от 0,08 до 0,39 мкМ Р/л, в субкислородной – от 0,15 до 0,65 мкМ Р/л, а в анаэробной – от 0,55 до 0,81 мкМ Р/л, как правило, увеличиваясь с глубиной.

Сотрудниками ВНИРО самые высокие значения концентраций  $P_{\text{орг}}$  зафиксированы в конце периода эвтрофикации в пелагиали. Здесь на шельфе осенью концентрации изменялись в пределах 0,11–0,89 мкМ Р/л, незначительно уменьшаясь в придонном слое. В то же время в глубоководных районах колебания этих значений были гораздо больше: от 0,14 до 3,54 мкМ Р/л в фотическом слое, от 0,01 до 1,05 мкМ Р/л в субкислородной зоне и от 0,34 до 3,28 мкМ Р/л в сероводородной зоне (рис. 68).

В постэвтрофикационный период уменьшаются средние концентрации не только неорганического фосфора, но и  $P_{\text{орг}}$  (рис. 68, табл. 30).

**Таблица 30.** Изменение концентраций  $P_{\text{орг}}$  мкМ/л в разные сезоны 2010–2012 гг. в восточной части Черного моря

Район	Горизонт	Зима	Весна	Лето	Осень
Шельф	Поверхность (0–50м)	<u>0,10–0,79</u> 0,45	<u>0,09–0,30</u> 0,22	<u>0,05–1,61</u> 0,45	<u>0,15–1,19</u> 0,56
	Придонный слой	<u>0,14–0,69</u> 0,44	<u>0,11–0,29</u> 0,22	<u>0,02–1,59</u> 0,51	<u>0,32–1,65</u> 0,73
Пелагиаль	Фотический слой	<u>0,11–0,64</u> 0,33	<u>0,09–0,23</u> 0,16	<u>0,13–1,24</u> 0,66	<u>0,15–1,04</u> 0,50
	Субкислородная зона	<u>0,02–0,55</u> 0,27	<u>0,13–0,39</u> 0,22	<u>0,11–1,22</u> 0,69	<u>0,24–1,30</u> 0,54
	Сероводородная зона	–	<u>0,11–1,32</u> 0,48	<u>0,21–2,43</u> 1,15	<u>0,19–1,21</u> 0,56

**Примечания:** над чертой – пределы значений, под чертой – средние значения.

Анализируя представленные данные, можно сделать два основных вывода: 1) на шельфе, и в пелагиали величины концентраций  $P_{\text{орг}}$  значительно изменяются по сезонам. Минимальные средние значения характерны для весны, а максимальные – для лета и осени. Причем, такая закономерность прослеживается не только на шельфе, но и во всех зонах глубоководья;

2) как правило, концентрации  $P_{\text{орг}}$  уменьшаются от фотического слоя к субкислородной зоне, значительно возрастая в сероводородных водах.

Также как и для  $N_{\text{орг}}$ , не обязательно вертикальное распределение  $P_{\text{орг}}$  совпадает с вертикальным распределением  $C_{\text{орг}}$ . Большие диапазоны не синхронных изменений концентраций  $C_{\text{орг}}$ ,  $N_{\text{орг}}$  и  $P_{\text{орг}}$  в водах Черного моря

обуславливают и значительные колебания величин молярных отношений С/Н и С/Р в растворенном ОВ. Значения С/Н по всей исследованной акватории изменялись от 2 до 88, а С/Р – от 93 до 8687 в зависимости от сезона и региона. Самые высокие значения этих соотношений, как правило, были характерны для фотического слоя шельфа и пелагиали, а самые низкие – для сероводородной зоны. Такие большие колебания значений и С/Н, и С/Р наблюдали во все три периода различного трофического состояния экосистемы Черного моря.

Следует отметить, что во взвешенном ОВ значения этих соотношений близки к классическим значениям Редфильда.

### Пространственное распределение основных биохимических компонентов РОВ и ВОВ

Основным биохимическим компонентом РОВ в Черном море, так же как и в других морях, являются углеводы, а ВОВ – белки. Распределение взвешенных белков и нуклеиновых кислот до некоторой степени является отражением скоплений микропланктона на детрите, а неравномерности распределения растворенных и взвешенных углеводов в фотическом слое связаны в основном с неравномерностями распределения фитопланктона.

Формирование глубинного максимума фитопланктона в пелагиали дает максимальные значения концентраций растворенных и взвешенных углеводов на этих горизонтах. На границе субкислородной и сероводородной зоны (около 200 м) концентрация взвешенных углеводов достигает минимальных значений (0,02 мг/л) и практически не меняется вплоть до 2000 м. Растворенные же углеводы сохраняют значительную неравномерность распределения и в глубинных слоях. Причем, после 150 м происходит даже увеличение их концентрации (рис. 70). По характеру установленное Агатовой А.И. и Торгуновой Н.И в марте – апреле распределение [1991], практически не отличается от осеннего распределения растворенных и взвешенных углеводов, полученного ранее Стариковой Н.Д. и Яблоковой О.Г. [1972]. Однако средние концентрации растворенных углеводов как в верхних, так и в глубинных слоях раза в 3 меньше, чем по данным [Агатова, Торгунова, 1991] тогда как концентрации взвешенных углеводов примерно такие же. Эти расхождения могут быть связаны как с разными сезонами отбора проб, так и с разными периодами трофического состояния экосистемы Черного моря.

Вертикальное распределение растворенных и взвешенных белков аналогично распределению углеводов (рис. 70). Концентрации взвешенных белков, определенные в 1988 г. в период эвтрофикации, превышают в 2–3 раза концентрации взвешенных аминокислот, полученные в период до эвтрофикации [Старикова, Коржикова, 1972]. Однако в слое 100–200 м вертикальное распределение растворенных аминокислот такое же, как полученное позже распределение белка.

Здесь хотелось бы обратить внимание на два факта. Во-первых, только в верхнем 30-метровом слое концентрация взвешенного белка превышает концентрацию растворенного; далее, особенно после субкислородного

слоя концентрация растворенного белка намного выше взвешенного. Это, вероятно, связано с превышением биомассы пикопланктона в этих водах над биомассой нанопланктон. Во-вторых, увеличение концентрации белка в слое 150–2000 м указывает на значительные скопления здесь микрожизни. Ранее [Лопухин, 1987; Karl, 1978] было показано, что в пределах бескислородной зоны Черного моря (200–2100 м) концентрация АТФ в 5–10 раз выше, чем на этих же глубинах других морей, содержащих кислород. Исходя из данных по вертикальному распределению растворенных биохимических компонентов в слое 200–2000 м, максимальные скопления микроорганизмов и в Западном, и в Восточном циклонических круговоротах должны быть на горизонте 800 м, так как там зафиксированы максимальные концентрации белков, НК и липидов (рис. 70).

Интересно, что вертикальное распределение взвешенных НК практически повторяет вертикальное распределение взвешенного белка от поверхности до 2000 м, тогда как растворенные формы этих компонентов часто находятся в противофазе, особенно в верхнем 200-метровом слое. Часто величины концентраций растворенных НК значительно превышают величины растворенных белков. Такое соотношение белков и НК в растворе дает основание предположить, что воды Черного моря богаты микоплазмами и вирусами.

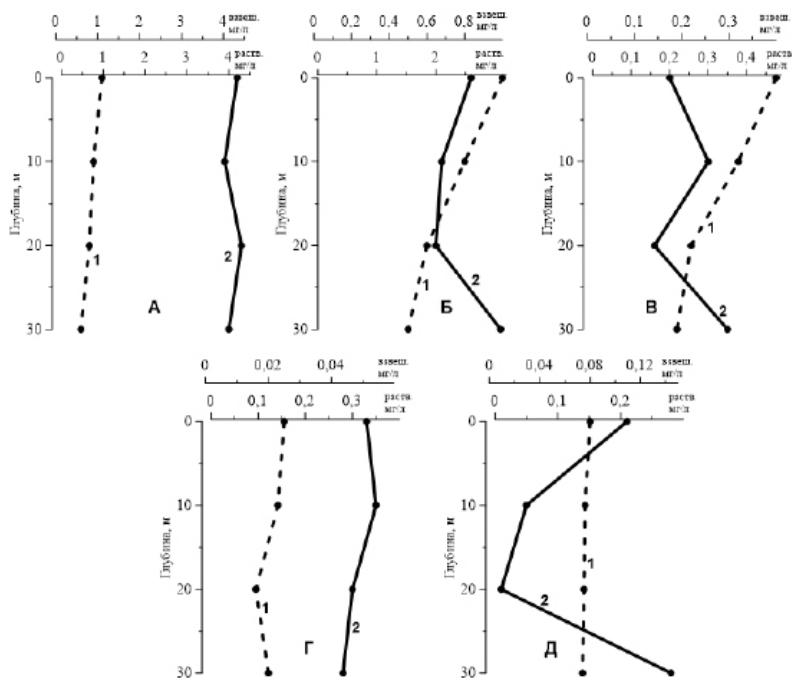
На мелководных же станциях (рис. 71) концентрации взвешенного белка выше, чем концентрации растворенного, соотношения белок: НК во взвеси, так же как и в глубоководных районах, равно 4–5, но в поверхностных водах и в придонном слое все-таки концентрация НК выше, чем белка.

По всем основным биохимическим компонентам верхний 30-метровый слой глубоководных районов богаче, чем мелководных, за исключением растворенных липидов. В мелководных районах концентрация их примерно в два раза выше, чем в глубоководных (рис. 70 и 71). Это может быть отражением антропогенного воздействия, поэтому соотношение липиды: белок дает возможность судить о степени загрязненности ОВ данного региона.

Для всех районов Черного моря характерно значительное превышение концентрации растворенных липидов над взвешенными. Особенно эти различия велики в прибрежных водах и в водах сероводородной зоны. Ниже оксиклина относительный вклад белка в ВОВ увеличивается, а липидов уменьшается. На границе субкислородной и сероводородной зоны значительно изменяется состав белка, т.к. увеличивается отношение пиррол/индол [Coban-Yıldız et al., 2006].

В состав черноморских РОВ входит большое количество низкомолекулярных соединений, например, аминок- и трикарбоновых кислот, низкомолекулярных сахаров, органических тиосоединений. В пелагиали часто концентрации этих веществ увеличиваются в сероводородной зоне. Здесь обнаружен целый ряд неизвестных аминов и карбонилсодержащих соединений, которые указывают на то, что в глубинных водах Черного моря обитают уникальные анаэробные бактерии с, возможно, новыми путями метаболизма ОВ [Morper, Kieber, 1991].

Биохимическая неоднородность ОВ особенно хорошо проявляется как на западном, так и на восточном шельфе моря. РОВ и ВОВ болгарского шельфа



**Рис. 71.** Вертикальное распределение  $BOU$ ,  $POU$  и основных биохимических компонентов на шельфе Черного моря: (А) –  $BOU$  и  $POU$ ; (Б) – углеводы; (В) – белок; (Г) – НК и азотистые основания; (Д) – липиды.  
1 – взвешенные вещества; 2 – растворенные вещества

богато липидами, концентрации которых в растворе часто превышают концентрации углеводов. В июле – августе 1990 г. здесь значения концентраций растворенных липидов колебались в пределах 1,5–3,0 мг/л, а взвешенных в пределах 0,40–1,00 мг/л. Максимальные концентрации характерны для прибрежных вод, что лишний раз подтверждает их значительную загрязненность. Однако на восточном шельфе от Анапы до Батуми концентрации растворенных липидов в 1,5–2 раза ниже, чем на западном (0,5–2,0 мг/л), а взвешенных в 2–5 раз ниже (0,075–0,20 мг/л). При этом на северо-западном шельфе во взвеси и концентрации белка, и концентрации углеводов тоже были в два раза выше, чем концентрации соответствующих компонентов во взвеси кавказского шельфа, концентрации же этих компонентов в растворе были несколько выше на восточном шельфе. Можно предположить, что загрязнение западного шельфа приводит к увеличению концентраций  $BOU$  и всех его основных биохимических компонентов главным образом за счет интенсивного развития микроорганизмов на  $OB$ , поступающим сюда со стоком рек. В устьях рек Дуная, Днепра и Днестра обнаружены повышенные концентрации мочевины (5–8 мкМ/л). Следует отметить, что развитие «красного прилива» в районе Варны резко увеличило концентрации всех и растворенных, и взвешенных биохимических компонентов, но особенно взвешенных углеводов и белков – до 360 и до 5 мг/л, соответственно [Agatova, Sapozhnikov, 1998].



Однако, исключая экстремальные случаи, по биохимическому составу ОВ западного шельфа мало отличается от ОВ восточного. Во всех районах кавказского побережья основными биохимическими компонентами растворенного ОВ являются углеводы и липиды (6–49 и 2–31%, соответственно). Содержание белка редко превышает 2%. Летом сумма основных биохимических компонентов составляет 20–40% от РОВ как в поверхностном, так и в придонном слое, что указывает на значительный вклад в РОВ в это время низкомолекулярных соединений, например, аминокислот, ди- и трикарбоновых кислот и мочевины. Осенью вклад в РОВ основных биохимических компонентов увеличивается за счет повышения концентрации углеводов, а иногда и липидов (район Сочи – Адлер) и составляет 40–80% от РОВ. Следует отметить, что возрастание вклада основных биохимических компонентов в РОВ в это время происходит не только в результате увеличения концентрации того или иного компонента, но и за счет снижения общей концентрации растворенного ОВ (табл. 27).

Во всех водах основными биохимическими компонентами ВОВ являются белки и углеводы (19–61 и 13–41%, соответственно). Как правило, максимальных значений вклад белков в ВОВ достигает осенью в придонном слое. Иногда летом значительный вклад в ВОВ, свыше 30%, вносят липиды, особенно в придонном слое. Следует отметить, что в первых трех рассматриваемых районах летом концентрации как растворенных, так и взвешенных липидов во много раз выше, чем осенью. В районе же Туапсе – Магри концентрации этих компонентов по сезонам практически не изменяются, тогда как в районе Сочи – Адлер осенью значительно возрастает концентрация растворенных липидов (табл. 27 и 28). Вероятно, летом на содержание липидов в Провлином районе, в районе Анапа – Б. Утриш и Новороссийск – Геленджик большое влияние оказывает интенсивное судоходство, которое загрязняет воды углеводородами топлива и маслами. С этой точки зрения самым чистым участком на северо-восточном побережье Черного моря является участок Туапсе – Магри. Содержание НК и азотистых оснований редко превышает 10%. Однако в местах интенсивного культивирования мидий в районе Туапсе – Магри летом вклад НК и азотистых оснований в ВОВ достигает 18% в поверхностных водах и более 20% в придонных. По-видимому, в это время идет интенсивное развитие микрогетеротрофов на метаболитах мидий.

Отличие от РОВ и летом и осенью сумма основных биохимических компонентов во взвеси составляет 75–99% от ВОВ как в поверхностном, так и в придонном слое, что указывает на незначительное содержание в ВОВ низкомолекулярных соединений, таких как, свободные аминокислоты и ди- и трикарбоновые кислоты [Агатова и др., 2005].

### Скорости трансформации органического вещества и регенерации биогенных элементов

Изменение активности ферментов ЭТС, фосфатазы, протеазы и терминального фермента гликолиза лактатдегидрогеназы (ЛДГ) во фракции взвеси показало, что происходит интенсивное преобразование ОВ, как в мелко-

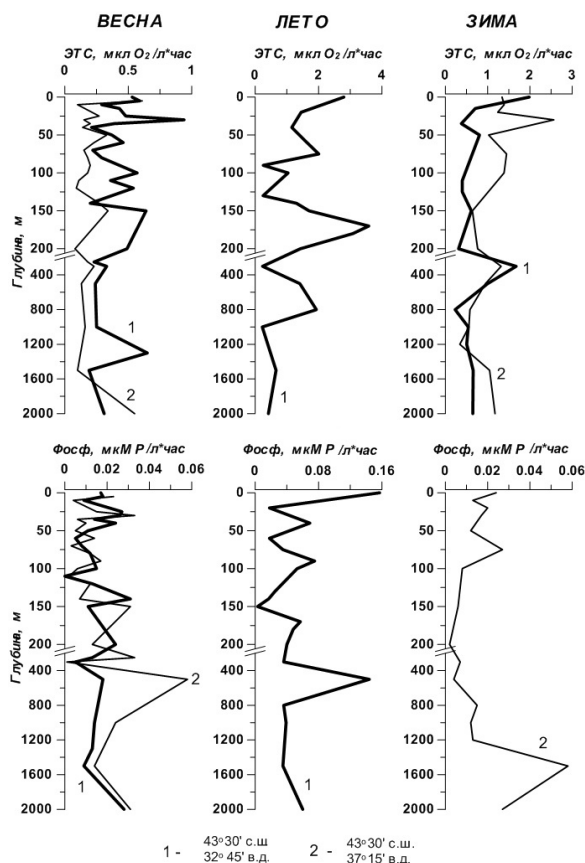


Рис. 72. Вертикальное распределение общих активностей ферментов в пелагиали Черного моря в разные сезоны

водных, так и в глубоководных районах Черного моря [Агатова, Торгунова, 1991; Агатова и др., 2005; Agatova, Sapozhnikov, 1998; Vesquevort et al., 2002].

**Активность ферментов ЭТС** в водах Западного и Восточного круговоротов в верхнем 150-метровом слое за три сезона (март – апрель; июль – август и ноябрь – декабрь) изменялась в очень широком диапазоне. Так диапазон значений  $ЭТС_{общ}$  составлял 0,03–4,69 мкл  $O_2$ /л\*ч, а  $ЭТС_{уд}$  0,33- 27 мкл  $O_2$ / мг белка\*ч. Изменения активности в верхнем 150-метровом слое в основном связаны с максимумами и минимумами в распределении фито- и микропланктона здесь (рис. 72). Как правило, во все сезоны максимальные величины характерны для кислородного слоя. В субкислородной зоне ближе к ее нижней границе также происходит увеличение  $ЭТС_{общ}$ , что сопровождается уменьшением концентрации РОУ и образованием минимума  $S_{орг}$  характерного для субкислородного слоя, (рис. 66).

Активности этой ферментной системы очень зависят от сезона – весной, когда активны процессы ПП, она минимальна, а летом увеличивается в 3–10 раз не только в фотическом слое, но и в субкислородной и сероводород-

ной зоне (рис. 72). Интересно, что в районе ОЧТ сезонные изменения активности ЭТС<sub>общ</sub> в глубинных сероводородных водах минимальны, тогда как в глубинных водах циклонических круговоротов в зависимости от сезона эти значения могут изменяться более чем в шесть раз. Вполне возможно, что это связано не только с межсезонной, но и с межгодовой изменчивостью, т.к. интервалы между измерениями составляли от года с лишним до 2,5 лет.

Сероводород, вероятно, не влияет на эту ферментную систему, т.к. микроорганизмы, приспособившись к жизни в анаэробных условиях, используют ее для передачи электронов на другой акцептор, например, на  $\text{SO}_4^{-2}$  при сульфатредукции.

После первых работ Ю.И. Сорокина по изучению сульфатного дыхания в сероводородной зоне Черного моря [1962] последовал целый ряд исследований этого процесса, как в столбе воды, так и в морских осадках в особенности в связи с изучением механизма окисления метана [Neretin et al., 2001; Knittel and Voetius, 2009]. Полученные разными авторами значения колебались в очень широких пределах от 3,5 до 1569 нМ  $\text{SO}_4^{-2}$ /л×сут. Максимальная скорость наблюдалась на глубине 200–300 м, 600–700 м и в придонном слое. Интересно, что также как в случае с активностью ЭТС<sub>общ</sub> в сероводородной зоне отмечались сезонные изменения активности сульфатредукции. Максимальные активности также были характерны для лета, а минимальные – для весны. Все это дало основание предположить, что активность ЭТС<sub>общ</sub> в сероводородных водах в основном отражает активность сульфатредукции здесь. Пересчет активности ЭТС<sub>общ</sub> в скорость восстановления сульфатов показал также большие пределы изменения этих значений от 40 до 1961 нМ  $\text{SO}_4^{-2}$ /л×сут. Полученные более высокие предельные значения при таком пересчете нежели при прямом измерении сульфатредукции, вероятно связаны с тем, что ЭТС<sub>общ</sub> отражает общую активность переноса электронов по дыхательной цепи, когда в качестве акцептора их могут выступать не только сульфаты, но и другие соединения серы (тиосульфат, сульфит и сера), восстанавливаясь до сульфида, а также нитраты и нитриты, восстанавливаясь до аммония.

Тем не менее, здесь нельзя исключить и возможность передачи электронов не с помощью ферментов ЭТС, а за счет физико-химических комплексов, например, кластеров Fe-S. Железо-серные образования входят в электрон-транспортные системы всех живых клеток. Однако ионы типа  $\text{Fe}_4\text{S}_4(\text{SR})_4^{n-}$  могут самопроизвольно образовываться из своих компонентов, т.е. белка, железа и сульфида [Job, Bruce, 1975]. В зависимости от того, с каким белком или полипептидом будет взаимодействие, образующиеся кластеры могут обладать различными стандартными потенциалами в широком интервале значений от -0,42 до +0,35 В.

Таким образом, в сероводородной зоне Черного моря имеются все возможности для образования таких внеорганизменных систем переноса электронов.

Для мелководных экосистем кавказского-крымского и болгарского шельфов характерно еще большее разнообразие величин активности ферментов ЭТС. Здесь значения ЭТС<sub>общ</sub> изменялись от 0,45 до 113 мкл  $\text{O}_2$ /л×ч и от

0,00 до 14,46 мкл  $O_2$ /л×ч, соответственно [Агатова, Торгунова, 1991; Агатова и др., 2005; Agatova, Sapozhnikov, 1998].

Основными факторами, изменяющими активность ЭТС в прибрежных экосистемах, являются сезонные изменения метаболизма этих экосистем и антропогенные воздействия на них. На примере многолетних данных по изменению скоростей ферментативных реакций в северо-восточной части Черного моря, которые представлены в табл. 31, можно видеть, что значения ЭТС<sub>общ</sub> во все годы наблюдений по побережью изменялись практически на два порядка.

Максимальные величины получены в проливной зоне, а минимальные в районе Новороссийск – Геленджик. Интересно, что по активности ферментов ЭТС летом прослеживается такая же закономерность, как в случае с описанным выше распределением ОВ – значительное уменьшение активности от проливной зоны до района Новороссийск – Геленджик, а затем увеличение активности в пять раз в районе Сочи – Адлер. Осенью изменение окислительно-восстановительной активности от проливной зоны до района Сочи – Адлер не такое резкое, от 8–10 мкл  $O_2$ /л×ч до минимального 3,8 мкл  $O_2$ /л×ч в районе интенсивной марикультуры (Туапсе – Магри). Следует отметить, что более высокая активность ферментов ЭТС (как удельной, так и общей) осенью по сравнению с летом, за исключением района Сочи – Адлер, обусловлена как увеличением биомассы микрогетеротрофов, так и активированием самих окислительно-восстановительных ферментов. Интенсификация процессов окисления ОВ осенью приводит к заметному уменьшению (в 1,5–2 раза) концентраций и РОВ, и ВОВ. Значительное падение (в ряде случаев более, чем на порядок) концентраций липидов позволяет предположить, что в первую очередь окисляются эти высокоэнергетические соединения.

Как правило, значения ЭТС<sub>общ</sub> в поверхностных водах выше этих значений в придонном слое, в то время как, активности ЭТС<sub>уд</sub> за исключением проливной зоны, увеличиваются с глубиной. Непропорциональное изменение общей активности относительно изменения удельной указывает на колебание количества микропланктона, способного на соответствующую ферментативную реакцию в данной популяции. В проливной же зоне зарегистрированная максимальная активность ЭТС<sub>уд</sub> соответствовала и максимальной ЭТС<sub>общ</sub>, т.е. высокая окислительно-восстановительная активность во фракции взвеси определялась здесь высокой окислительно-восстановительной способностью микропланктона. Интересно, что во многих районах (Темрюк, Б. Утриш, Новороссийск – Геленджик) при удалении от берега увеличивается ЭТС<sub>общ</sub> за счет увеличения в этих водах ЭТС<sub>уд</sub>, т.е. в популяции микропланктона возрастает доля гетеротрофов, способных окислять различные ОВ.

Определение скоростей реакций, катализируемых ферментами ЭТС, позволило оценить время распада ОВ в исследуемом районе. Широкий диапазон значений ЭТС<sub>общ</sub> обусловил и большие колебания времени полного окисления ОВ – от 16 до 463 сут. Полученные максимальные значения активностей ЭТС<sub>общ</sub> в проливной зоне, несмотря на высокие концентрации растворенного и взвешенного ОВ, определяют здесь минимальные времена рециклинга ОВ (от 23 до 99 сут). Исключая проливную зону, по всему побережью от Темрюка до Сочи среднее время оборота ОВ равно примерно 200 сут.

**Таблица 31.** Изменение скоростей ферментативных реакций в северо-восточной части Черного моря

Год	Район		Н, м	Ферменты ЭТС			Фосфатаза			Протеаза		
				ЭТС <sub>общ</sub>	ЭТС <sub>уд</sub>	Т <sub>обс</sub> сут	Р <sub>общ</sub>	Р <sub>уд</sub>	Т <sub>обс</sub> ч	П <sub>общ</sub>	П <sub>уд</sub>	Т <sub>обс</sub> ч
1989	I	Проливный	0 м	4,49	20,0	113	0,031	0,094	14,9	-	-	-
1996				8,07	53,7	56	0,059	0,358	10,5	-	-	-
2003				13,30	26	99	0,180	0,255	14,0	0,020	0,060	22,2
1989			Дно	0,89	10,0	445	0,076	0,57	22,0	-	-	-
1996				6,28	42,3	46	0,060	0,408	8,8	-	-	-
2003				4,33	10,3	78	0,101	0,204	4,0	0,166	0,395	3
1989	II	Анапа - Б. Утриш	0 м	7,87	39	70	0,086	0,423	2,4	-	-	-
1996				10,30	58,4	33	0,059	0,339	10,8	-	-	-
2003				2,13	13,1	221	0,033	0,205	34,2	0,031	0,185	7,4
1989			Дно	2,93	55,7	112	0,051	0,913	6,0	-	-	-
1996				3,86	34,6	52	0,037	0,321	12,1	-	-	-
2003				2,60	31,5	152	0,012	0,076	50,9	0,016	0,194	13,4
1989	III	Новороссийск - Геленджик	0 м	0,99	3,87	463	0,071	0,277	2,0	-	-	-
1996				8,60	41,7	22	0,107	0,514	8,5	-	-	-
2003				1,21	9,8	326	0,022	0,186	21,9	0,025	0,210	6,8
1989			Дно	0,00	0		0,013	0,155	8,5	-	-	-
1996				8,20	45,6	16	0,064	0,355	14,2	-	-	-
2003				1,13	12	368	0,023	0,211	20,6	0,015	0,155	12,8
1989	IV	Туапсе - Магри	0 м	1,35	7,59	421	0,067	0,350	1,3	-	-	-
1996				3,81	15,6	157	0,033	0,111	17,3	-	-	-
2003				1,97	12,09	194	0,086	0,502	5,1	0,034	0,200	2,8
1989			Дно	1,23	8,51	159	0,029	0,349	0,2	-	-	-
2003				1,44	13,3	264	0,025	0,229	15,7	0,018	0,158	13,1
1989	V	Сочи - Адлер	0 м	6,67	32,7	75	0,055	0,246	4,5	-	-	-
1996				5,34	30,2	88	0,045	0,265	10,5	-	-	-
1989			Дно	3,36	34,7	134	0,024	0,247	2,5	-	-	-
1996				1,85	12,7	270	0,037	0,282	12,1	-	-	-

**Примечания:** ЭТС<sub>общ</sub> – общая активность ферментов ЭТС, мкО<sub>2</sub>/ч×л; ЭТС<sub>уд</sub> – удельная активность ферментов ЭТС, мкО<sub>2</sub>/ч×мг белка; Р<sub>общ</sub> – общая активность фосфатазы, мкМ Р/ч×л; Р<sub>уд</sub> – удельная активность фосфатазы, мкМ Р/ч×мг белка; П<sub>общ</sub> – общая активность протеазы, мг казеина/ч×л; П<sub>уд</sub> – удельная активность протеазы, мг казеина/ч×мг белка

Для шельфа Болгарии так же, как и для Кавказского, можно выделить участки с максимальным и минимальным временем окисления ОВ. Максимальное время характерно для района Бургасского зал. (705 сут), а минимальное – для Варны (206 сут).

Таким образом, не только в пелагиали, но и на северо-западном и на северо-восточном шельфах Черного моря довольно интенсивны процессы окисления ОВ микроорганизмами.

**Активность ЛДГ** в глубоководной части моря практически отсутствует как в кислородной, так и в сероводородной зонах. Незначительная активность проявляется только на верхней и на нижней границе субкислородной зоны (0,1–0,3 мкг НАД×Н/л×ч). Вполне возможно, что процессы гликолиза идут здесь не по пути молочнокислого брожения с образованием лактата, а по пути алкогольного брожения с образованием спирта и CO<sub>2</sub>.

Однако летом (июль – август) и на Болгарском, и на Кавказско-Крымском шельфе, а также в районе ОЧТ была зафиксирована значительная активность ЛДГ (табл. 32).

**Таблица 32.** Активность ЛДГ в шельфовой зоне Черного моря

Регион	Глубина м	ЛДГ <sub>общ</sub> мг НАД Н/л×час	ЛДГ <sub>уд</sub> мг НАД Н/час×мг белка
Кавказский шельф	0–10	<u>0,00–0,51</u> 0,18	<u>0,00–2,74</u> 0,79
	15–20	<u>0,00–0,18</u> 0,06	<u>0,00–1,22</u> 0,32
	30–40	<u>0,00–0,19</u> 0,12	<u>0,00–1,72</u> 1,00
Крымский шельф	0–10	<u>0,00–0,37</u> 0,18	<u>0,00–1,87</u> 0,45
	15–20	<u>0,00–0,86</u> 0,28	<u>0,00–4,66</u> 1,82
	30–40	<u>0,00–0,27</u> 0,07	<u>0,00–4,09</u> 1,11
Болгарский шельф	0–10	<u>0,00–1,87</u> 0,74	<u>0,00–4,27</u> 1,18
	15–20	<u>0,00–0,21</u> 0,18	<u>0,00–2,49</u> 0,82
	30–40	<u>0,00–0,37</u> 0,08	<u>0,00–2,25</u> 0,65
ОЧТ	0–10	<u>0,00–4,06</u> 0,69	<u>0,00–3,18</u> 1,81
	15–20	<u>0,00–0,17</u> 0,07	<u>0,00–1,07</u> 0,45
	30–40	<u>0,00–0,37</u> 0,15	<u>0,00–4,46</u> 1,56
	50–100	<u>0,00–2,97</u> 0,33	<u>0,00–4,69</u> 3,19

**Примечания:** над чертой – пределы значений; под чертой – средние значения.

Максимальные величины ЛДГ<sub>общ</sub> зарегистрированы на шельфе Болгарии в зоне влияния ОЧТ. Вообще для поверхностных и глубинных вод ОЧТ характерны самые высокие значения как ЛДГ<sub>общ</sub> так и ЛДГ<sub>уд</sub>.

**Активность щелочной фосфатазы.** В Черном море наблюдается тоже довольно значительная пространственно-временная неоднородность величин активности щелочной фосфатазы, которая наиболее ярко проявляется в пелагиали. Здесь отмечена большая сезонная изменчивость этой активности не только в фотическом слое, но также в субкислородной и в сероводородной зоне (рис. 72). Летом в кислородной зоне активность увеличивается в 5–10 раз по сравнению с весной и в 2–10 раз по сравнению с зимой. В субкислородной зоне значения этих активностей минимальны, однако летом они тоже увеличиваются в 2–4 раза по сравнению с весной и в 3–7 раз по сравнению с зимой. В сероводородной зоне сезонная изменчивость фосфатазной активности проявляется не так определенно, тем не менее и здесь летние значения превышают в 2–3 раза весенние и зимние значения.

Летом для фотического слоя характерны самые большие пределы изменения величин как  $P_{общ}$  так и  $P_{уд}$  (0,018–0,157 мкМ Р/л×ч и 0,058– 1,098 мкМ Р/ч ×мг белка, соответственно). Это определяется интенсивностью ПП в каждом данном районе исследования и обеспеченностью этого продуцирования минеральным фосфором.

В мелководных экосистемах кавказско-крымского и болгарского шельфов зарегистрировано еще большее разнообразие величин активности фосфатаз. На шельфе, где происходит равномерное увеличение минерального фосфора ко дну, уменьшается и  $P_{общ}$  и  $P_{уд}$ , поэтому максимальные значения  $P_{общ}$ , как правило, наблюдали в поверхностных водах, в то время как в придонных слоях они обычно ниже, иногда более, чем в три раза. Исключение составляют динамически активные зоны. Например, в проливном районе в северо-восточной части Черного моря в придонном слое величины  $P_{общ}$  и  $P_{уд}$  были выше приблизительно в два и шесть раз, соответственно, чем у поверхности (табл. 31). Как правило, в зоне влияния ОЧТ максимальные значения этих показателей отмечаются не в поверхностных водах, а на глубинах от 20 до 80 м в зависимости от района. Максимальные значения  $P_{общ}$  и  $P_{уд}$  зарегистрированы на болгарском шельфе. Здесь  $P_{общ}$  изменялась от 0,155 до 0,816 мкМ Р/л ×ч, а  $P_{уд}$  от 0,124 до 0,647 мкМ Р/ч×мг белка. Высокие значения  $P_{общ}$  обусловили здесь и минимальные времена рециклинга фосфатов (0,1–7 ч).

На кавказско-крымском шельфе средние времена оборота фосфатов составляют 10–20 час. Несмотря на максимальные значения общей активности в проливной зоне времена рециклинга фосфатов здесь находятся в этом же пределе (табл.31). Это объясняется высокими концентрациями органического фосфора в этих водах (около 1,2 мкМ/л), превышающими средние концентрации, характерные для северо-восточного побережья, в 3–4 раза. В районе же Туапсе – Магри при средних значениях концентраций  $P_{орг}$ , повышенные значения  $P_{общ}$  обуславливают минимальные времена рециклинга фосфатов (3–5 час).

Таким образом, быстрая оборачиваемость фосфатов может обеспечить интенсивное первичное продуцирование ОВ на их рециклинге.

**Активность протеаз.** Насколько быстро происходит гидролиз других ОВ помимо фосфоорганических соединений можно составить представление, измеряя активность протеаз. К сожалению, очень мало работ по определению протеолитической активности в водах Черного моря. Исследования ВНИРО проводились только в прибрежных экосистемах северо-восточного шельфа Черного моря в июле 2003 г. [Агатова и др. 2005], а на северо-западном шельфе измерения были сделаны в зоне смешения дунайских и черноморских вод летом 1995 г. и в апреле – мае 1997 г. [Весquevort et al., 2002].

Вдоль кавказского шельфа средние значения общей протеазной активности ( $P_{\text{общ}}$ ) изменялись от 0,015 до 0,166 мг каз/л×ч, а удельной ( $P_{\text{уд}}$ ) – от 0,060 до 0,395 мг каз/мг белка×ч. Максимальные величины как общей, так и удельной активности характерны для проливной зоны. Исключая этот район, величины протеазной активности довольно равномерно распределены во всех прибрежных районах, уменьшаясь практически в 2 раза от поверхности до дна. Интересно, что в проливном районе протеаза почти на порядок активнее в придонном слое, чем в поверхностном. Это может быть связано с тем, что в динамически активной зоне происходит довольно интенсивный обмен на границе вода – дно, в результате которого либо в придонный слой поступает микробентос, обладающий протеазной активностью, либо происходит активация ферментов на частичках взвеси. Второе более вероятно, т.к. в это время здесь не отмечено увеличения концентрации ни взвешенного, ни растворенного белка, тогда как величина  $P_{\text{уд}}$  возрастает более, чем в 6 раз по сравнению с поверхностными водами. Средние времена оборота белка, рассчитанные исходя из величины  $P_{\text{общ}}$  и концентрации белка в исследуемом регионе, не превышают 20 ч, т.е. в течение суток весь имеющийся белок утилизируется прибрежными экосистемами. В придонном же слое проливого района и в поверхностном слое в районе Туапсе – Магри, где расположены мидийные плантации, эти времена минимальны – около 3-х ч (табл. 31).

Следует отметить, что значения протеолитической активности бактериопланктона на северо-западном шельфе, полученные в июле 1995 г. группой исследователей во время 21 рейса НИС «Проф. Водяницкий» [Весquevort et al., 2002], были в 5–50 раз ниже, чем вышеприведенные значения протеолитической активности во взвеси для северо-восточного шельфа. Вероятно, помимо бактериопланктона, в гидролитическом расщеплении ОВ большую роль играют другие микроорганизмы, а также ферменты, сорбированные на минеральных частичках взвеси.

Таким образом, микроорганизмы прибрежных экосистем способны перерабатывать разнообразные по химическому строению ОВ. Это способствует быстрой нейтрализации поступающих загрязнений и очищению прибрежных вод от метаболитов культивируемых беспозвоночных.

## Биологическая продуктивность

Только около 10% акватории Черного моря доступны для жизнедеятельности организмов высших трофических уровней, которые представляют промысловый интерес. Остальные 90%, отравленные сероводородом, засе-



лены разнообразными микроорганизмами, способными в бескислородных условиях создавать и перерабатывать ОВ с образованием  $H_2S$ . Основные взаимосвязи всех трофических уровней экосистемы сосредоточены в шельфовой зоне и в верхнем 90–200-метровом слое пелагиали. Такая биологическая структура очень чувствительна к различного рода воздействиям как природного, так и антропогенного происхождения. В целом ряде обзоров российских и иностранных ученых показаны изменения биоцинозов экосистемы Черного моря, начиная с конца 60-х гг. в течение периодов до эвтрофикации, во время эвтрофикации (период экологического кризиса) и после эвтрофикации [Латун, 2012; Юнев, 2012; Афанасьев и др., 2013; Oguz, Velikova, 2010; Mikaelyan et al., 2013]. Из анализа представленных в этих обзорах данных видно, что произошли большие количественные и качественные изменения не только в популяциях первого трофического уровня, но и в популяциях высших трофических уровней. Все вышесказанное наглядно демонстрирует табл. 34, взятая из работы [Oguz, Velikova, 2010].

**Таблица 33.** Приближенные значения основных показателей в экосистеме северо-западного шельфа Черного моря в течение трех разных периодов ее существования

Показатель	До эвтрофикации (<1970)	Интенсивная эвтрофикация (1975–1992)	После эвтрофикации (1993–2005)
Растворенный неорганический азот мкМ/л	1	8	7
Растворенный органический азот мкМ/л	10	25	40
$SiO_4$ мкМ/л	35–45	20–25	20–25
$PO_4$ мкМ/л	<2	3–8	<2
Фитопланктон г/м <sup>3</sup> (доминирующие группы)	<3,0 диатомовые	10–20 динофлагелляты	~5 диатомовые + динофлагелляты
Бактерии 10бкл/мл	<1,0	2–3	1–2
Кормовой зоопланктон мг/м <sup>3</sup>	250	75–150	50–100
<i>Noctiluca scintillans</i> мг/м <sup>3</sup>	<100	>1000	500–1000
<i>Aurelia</i> + <i>Mnemiopsis</i> мг/м <sup>3</sup>	50	≤ 3000	<500
Общее изъятие продукции 10 <sup>3</sup> т	30	>200	10
Общий вылов рыбы 10 <sup>3</sup> т	15	5–15	2
% хищников в общем улове рыб	40–50	15–30	<10

Такие устойчивые глубокие изменения произошли не только в экосистеме северо-западного шельфа, но и по всему морю.

Однако в последнее десятилетие наблюдаются заметные сдвиги в организации биотического сообщества, способствующие с большей эффективно-

стью использовать вещество и энергию на его разных трофических уровнях. Так: 1) произошло двукратное увеличение видового состава фитопланктона, правда, с большой долей зеленых и сине-зеленых водорослей; 2) обилие бактериопланктона заметно снизилось; 3) биологическое разнообразие сообщества кормового зоопланктона частично увеличилось за счет увеличения обилия и биомассы копепод и кладоцер; 4) появился исчезавший из планктонного сообщества вид копепод *Pontella mediterranea*, который является индикатором неэвтрофицированных вод; 5) более чем в 5 раз снизилась биомасса желетелого планктона; 6) наблюдается устойчивый рост среднегодовых уловов анчоуса.

К сожалению, шпрот является сегодня основной промысловой рыбой Черного моря. Максимальные промысловые запасы крупных хищников (пелагида, скумбрия, крупная ставрида) были в середине 20 века. Уже к 70-м гг. прошлого столетия из-за перелома этих ценных рыб они утратили свое промысловое значение, и основной промысловой рыбой стал черноморский анчоус. Катастрофическое уменьшение его биомассы произошло в период эвтрофикации в конце 80-х гг. вследствие «заморов» и максимального пресса мнемииопсиса. В этот период общие потери морских организмов оцениваются в  $60 \times 10^6$  т, из которых  $5 \times 10^6$  т приходится на промысловых рыб.

Несмотря на некоторые положительные сдвиги в структуре и метаболизме черноморской экосистемы, спустя 20 лет после экологической катастрофы, в ее новом уровне организации велика роль пищевой цепи, состоящей из организмов с высокими скоростями дыхания и низкой пищевой ценностью. На шельфе для защиты от разного рода загрязнений увеличивается роль микроорганизмов, способных утилизировать разнообразные химические вещества.

С этой точки зрения возврат черноморской экосистемы, особенно по составу и продуктивности ее высших обитателей, к уровню до эвтрофикации маловероятен.

В табл. 34 представлены данные по изменению этих величин для некоторых видов промысловых гидробионтов за последние 10 лет.

**Таблица 34.** Изменение промыслового запаса (тыс. т) некоторых рыбохозяйственных гидробионтов в Черном море с 2005 по 2014 гг.

Объект промысла	Год					
	2005-2009 гг.	2010 г.	2011 г.	2012 г.	2013 г.	2014 г.
Анчоус (хамса)	144	288	467	334	-	280
Шпрот (килька)	187	127	85	70	57	60
Ставрида	8,4	8,4	8,3	7,8	7,8	7,6
Кефали	3,7	4,0	3,5	1,9	1,4	1,3
Камбала-калкан	1,14	-	1,23	1,08	0,99	0,56
Пиленгас	50	40	32	20	13	7,0
Сельдь	1,30	2,00	1,52	2,27	-	3,30

Как видно из таблицы, в настоящее время для Черного моря трудно предсказать, каким образом пойдет дальнейшее развитие его экосистемы и каким образом будут изменяться величины ее запасов основных промысловых рыб и беспозвоночных.

## 2. Азовское море

Азовское море – это полузамкнутое море системы Атлантического океана, которое является самым мелководным. Его максимальная глубина не превышает 14 м. Впадение таких многоводных рек как Дон и Кубань определяет высокое соотношение пресных вод к объему моря (1:8), низкую соленость его вод (9,3–13,8‰), которая зависит также от интенсивности обмена с Черным морем через Керченский пролив, и баланс вещества [Дацко, 1959; Куропаткин и др., 2013].

За последний 50 лет Азовское море испытывает наиболее сильное, постоянно увеличивающееся антропогенное влияние, что сказывается не только на ПП этого эвтрофного водоема, но и на его биогидрохимических показателях и на рыбопродуктивности. Большой запас ОВ и слабое вертикальное перемешивание могут приводить к гипоксии в придонном слое в летний период. Отдельные локальные участки развития этого процесса были зафиксированы еще в конце 30-х гг. прошлого столетия. Однако с 90-х гг. и по настоящее время это явление стало широкораспространенным, захватывая до 50–90% площади моря [Дацко, 1959; Александрова, Баскакова, 2013].

С этой точки зрения наибольший интерес представляет количественное распределение и качественный состав ОВ в Азовском море.

### Пространственно-временное распределение органического вещества

**Растворенный и взвешенный  $C_{орг}$**  К сожалению, после первых классических работ В.Г. Дацко в 1949–50 гг. [Дацко, 1959] для Азовского моря практически больше не было данных по запасам и распределению ОВ в течение последующих 20 лет. Полученные в этих работах значения концентраций РОУ и ВОУ при определении в плаве селитры колебались в довольно широких пределах (особенно ВОУ), величины которых в основном зависели от сезона (табл. 35).

Самые большие пределы изменения концентраций и РОУ, и ВОУ характерны для периода наиболее интенсивного ПП, что, вероятно, связано с неравномерностью распределения фотосинтезирующего фитопланктона по акватории моря. Тогда же была отмечена еще одна особенность ОВ Азовского моря – большое содержание в его составе ВОВ.

В конце 1960-х гг. концентрации РОУ практически не изменились и в среднем составляли 458 мкМ/л [Бронфман и др., 1979]. Но уже в 1980–1990-х гг. средние концентрации РОУ по всему морю увеличились до 667–750 мкМ/л, что в основном было связано с его биологическим загрязнением гребневином *Mnemiopsis leidyi* [Александрова и др., 2000]. Однако, для оценки межго-

**Таблица 35.** Пределы изменения концентраций (мкМ/л) растворенного и взвешенного  $C_{орг}$  в разные сезоны в Азовском море по В.Г. Дацко (1949–1950 гг.)

Месяц	апрель	май-июнь	июль	сентябрь	ноябрь
Концентрация РОУ	<u>412-563</u> 448	<u>422-453</u> 428	<u>408-483</u> 456	<u>442-517</u> 487	<u>442-492</u> 467
Концентрация ВОУ	<u>73,3-183,3</u> 78,3	<u>38,3-115</u> 57,5	<u>20,8-93,3</u> 50,0	<u>47,5-221</u> 110	<u>13,3-105</u> 50,0
Отношение ВОВ к общему ОВ в %	<u>2-25</u> 13	<u>9-25</u> 11	<u>5-16</u> 10	<u>9-32</u> 19	<u>3-19</u> 10

**Примечание:** над чертой – пределы значений; под чертой – средние значения.

довых изменений ОВ в Азовском море следует сравнивать данные одного и того же сезона, поскольку внутригодовая изменчивость его содержания, обусловленная сезонностью биологических процессов, значительно превышает межгодовую изменчивость этих показателей.

Сотрудниками ВНИРО в 2006 г. были проведены подробные исследования пространственно-временной изменчивости ОВ в российской части Азовского моря [Агатова и др., 2008]. Для удобства рассмотрения исследованную часть моря по физико-географическому положению разделили на три основные части: устье р. Дон, Таганрогский зал. и собственно Азовское море (его восточная часть). Для этих трех экосистем наблюдается большая неоднородность в распределении как РОУ так и ВОУ (табл. 36).

Самые высокие концентрации и РОУ, и ВОУ, а также самые большие пределы их колебаний были характерны для Таганрогского зала, а самые низкие пределы колебаний – для устья р. Дон. Сравнивая данные табл. 35 и 36, можно видеть, что почти за 60 лет общее содержание  $C_{орг}$  в водах Азовского моря выросло приблизительно на 3 мг/л. Причем, интересно, что в июле средние концентрация РОУ и ВОУ увеличиваются одинаково на 1,5 мг/л, тогда как в сентябре валовое содержание  $C_{орг}$  увеличивается в основном за счет увеличения концентрации РОУ на 3 мг/л. За это время в море стало еще больше ВОВ, содержание которого в общем пуле ОВ возросло на 5–7%. Вероятно, это связано с резким увеличением с начала 90-х гг. и по настоящее время первичного продуцирования ОВ, что обусловлено распреснением и потеплением вод, а также ветровой депрессией [Матишов и др. 2006]. Однако нельзя исключать, что современные повышенные значения могли частично явиться результатом использования более совершенной методики при определении концентраций и РОУ, и ВОУ. Вообще характерной особенностью ОВ Азовского моря является большая доля в нем ВОВ (табл. 36). Например, в Таганрогском зал. летом эта доля превышала 35%, тогда как для других южных морей России эта величина составит около 10% [Агатова и др. 2005, а, б]. Во все сезоны во всех исследованных экосистемах высокие концентрации ВОВ в основном обусловлены большими скоплениями здесь микрогетеротрофов – основных преобразователях ОВ, что приводит к увеличению доли взвешенного белка (табл. 36).

**Таблица 36.** Концентрации  $C_{орг}$ ,  $N_{орг}$  и  $P_{орг}$  (мкМ/л), а также основных биохимических компонентов ОВ (мг/л) в различных районах Азовского моря в июле и сентябре 2006 г.

Компонент	Устье р. Дон		Таганрогский залив		Азовское море		
	июль	сентябрь	июль	сентябрь	июль	сентябрь	
POУ	<u>767–808</u> 785	<u>675–688</u> 682	<u>405–992</u> 571	<u>578–892</u> 775	<u>533–747</u> 580	<u>635–829</u> 744	
BOУ	<u>70,8–152</u> 96,7	<u>47,5–55,8</u> 50,8	<u>168–506</u> 312	<u>126–250</u> 208	<u>40,9–181</u> 122	<u>94,2–215</u> 161	
%BOB в ОВ	11,0	7,0	35,4	18,3	15,0	14,6	
$N_{орг}$	<u>61–64</u> 63	<u>74–86</u> 80	<u>89–136</u> 103	<u>86–144</u> 125	<u>66–156</u> 84	<u>110–171</u> 114	
$P_{орг}$	<u>1,29–1,94</u> 1,61	<u>1,61–3,87</u> 2,58	<u>2,90–3,87</u> 3,55	<u>2,90–3,22</u> 2,98	<u>1,29–2,26</u> 1,94	<u>1,94–2,90</u> 2,26	
$C_{орг}/N_{орг}$	12,8	9,3	8,6	8,8	8,5	7,1	
$C_{орг}/P_{орг}$	542	315	257	316	410	382	
$N_{орг}/P_{орг}$	42,3	33,0	31,7	38,1	48,7	54,4	
Белки растворенные	мг/л	0,42	0,91	0,91	0,84	0,71	0,30
	% в POB	2,2	5,6	6,6	4,6	5,1	1,7
Белки взвешенные	мг/л	2,00	1,12	3,38	2,45	1,31	1,78
	% в BOB	51,0	50,9	45,0	49,0	44,9	46,1
Углеводы растворенные	мг/л	5,32	2,09	3,24	3,15	3,06	3,32
	% в POB	28,2	12,8	23,6	16,9	22,0	18,6
Углеводы взвешенные	мг/л	0,69	0,41	1,87	1,47	0,74	1,40
	% в BOB	17,6	18,6	24,9	29,4	25,3	36,3
Липиды растворенные	мг/л	2,87	2,22	1,58	1,91	1,20	2,30
	% в POB	15,2	13,6	11,5	10,3	8,6	12,9
Липиды взвешенные	мг/л	0,58	0,30	1,30	0,47	0,60	0,33
	% в BOB	14,8	13,6	17,3	9,4	20,0	8,5

**Примечание:** над чертой – пределы значений; под чертой – средние значения.

Для Таганрогского зал. характерна большая неоднородность в распределении POB и BOB. Это, с одной стороны, зависит от влияния стока р. Дон, а с другой – от интенсивности обмена с более солеными водами моря.

Смешение с пресными речными водами приводит к созданию биологического барьера [Лисицын, 1994], который способствует увеличению продукции как РОВ, так и ВОВ.

Интересно, что летом в той части Таганрогского зал., где уже влияние пресного стока минимально, концентрации РОВ не только ниже, чем в устьевых, но и ниже, чем в морских водах. Это объясняется интенсивными гетеротрофными процессами, которые в это время идут в заливе и в результате которых происходит потребление РОВ. На это указывают не только максимальные значения биомасс пико- и микропланктона здесь (8,12 и 29,12 мг/л, соответственно), но и самые высокие активности и гидролитических, и ферментов ЭТС (табл. 37).

**Таблица 37.** Средние значения активностей ферментов в различных районах Азовского моря в июле и сентябре 2006 г.

Фермент		Устье р. Дон		Таганрогский залив		Азовское море	
		июль	сентябрь	июль	сентябрь	июль	сентябрь
Ферменты ЭТС	ЭТС <sub>общ</sub> мклО <sub>2</sub> /л×ч	457	121	1057	284	376	359
	ЭТС уд мклО <sub>2</sub> /ч×мг белка	244	114	294	112	289	202
Т оборота ОВ, сут.		1,9	6,6	1,1	4,8	2,6	3,1
Щелочная фосфатаза	Р <sub>общ</sub> мкМ Р/л×ч	3,98	1,00	6,40	1,02	2,29	1,02
	Р <sub>уд</sub> мкМ Р/ч×мг белка	2,08	0,92	3,37	0,60	1,74	0,60
Т минерализации фосфора, ч		0,5	2,7	0,5	1,8	1,5	4,0
Протеаза	П <sub>общ</sub> мг азоказеин/л×ч	0,71	0,58	4,58	2,74	1,69	1,28
	П <sub>уд</sub> мг азоказеин/ч×мг белка	0,36	0,46	1,35	1,09	1,33	0,76
Т расщепления белка, ч		3,7	3,9	1,7	2,4	2,8	2,4

**Растворенный и взвешенный органический азот и фосфор.** Картина, аналогичная описанным выше изменениям  $S_{орг}$ , характерна также для  $N_{орг}$  и  $P_{орг}$  (табл. 36). В период исследований минеральные формы N и P составляли ничтожную часть в валовом их количестве. На долю  $N_{орг}$  и  $P_{орг}$  приходилось около 99% и 90%, соответственно. Пределы колебаний концентраций  $N_{орг}$  в Таганрогском зал. практически одинаковы и летом и осенью. Пределы же изменения концентраций  $N_{орг}$  в собственно Азовском море несколько больше в сентябре, чем в июле.

Следует отметить, что содержание  $P_{орг}$  в водной толще было чрезвычайно высоким, особенно в Таганрогском зал. В собственно Азовском море концентрации  $P_{орг}$  от июля к сентябрю увеличивались в 1,5 раза.

Так же как и для  $S_{орг}$ , самые узкие пределы колебаний концентраций и  $N_{орг}$  и  $P_{орг}$  характерны для устьевой зоны:  $N_{орг}$  изменялся в пределах 61–64 мкМ/л в июле и 74–86 мкМ/л в сентябре.

Концентрации  $P_{\text{орг}}$  здесь были распределены довольно равномерно и не превышали значений 1,29 мкМ/л, в то время как осенью значения этих концентраций увеличились в 3–4 раза. Все это обусловлено осенней вспышкой цветения фитопланктона.

ОВ во всех исследованных экосистемах Азовского моря сохраняет значения молярных отношений  $C_{\text{орг}}/N_{\text{орг}}$  близкие к значениям, характерным для живого ОВ (табл. 36). Интересно, что самые высокие значения отмечены для устьевой области, что указывает на значительный вклад в ОВ этой экосистемы аллохтонного вещества, приносимого р. Дон. Следует отметить, что самые низкие средние значения  $C_{\text{орг}}/N_{\text{орг}}$  получены в водах собственно Азовского моря в период интенсивного осеннего цветения фитопланктона, т.е. здесь ОВ в основном автохтонного происхождения [Williams P. J. LeB., 1995].

Однако, несмотря на то, что содержание  $P_{\text{орг}}$  в водной толще чрезвычайно высоко, значения молярных отношений  $C_{\text{орг}}/P_{\text{орг}}$  и  $N_{\text{орг}}/P_{\text{орг}}$  во всех исследованных экосистемах Азовского моря превышают в несколько раз эти классические молярные отношения по Редфилду [Redfield et al., 1963]. Недостаток фосфатов восполняется их быстрой оборачиваемостью в продукционно-деструкционном цикле (в ряде случаев менее, чем за 0,5 часа), что характерно не только для Азовского моря, но и для других экосистем как теплых, так и холодных морей. Здесь же, рекордно низкие времена рециклинга, по сравнению с экосистемами Черного и Каспийского морей [Агатова и др. 2001, 2004, 2005, 2008].

**Пространственное распределение основных биохимических компонентов РОВ и ВОВ.** В Азовском море, также как и в экосистемах других морей основным биохимическим компонентом РОВ являются углеводы (~24%), а ВОВ – белок (44–51%) (табл. 36).

В этих водах тоже прослеживается четкая корреляционная связь между интенсивностью ПП и количеством растворенных углеводов, а также между концентрацией взвешенных углеводов и биомассой фитопланктона. Во всех исследованных экосистемах Азовского моря и летом, и осенью доля взвешенных углеводов относительно растворенных очень высока (11–36%). Максимальный процент получен для Таганрогского зал., величина которого практически в 2 раза выше, чем максимальные значения, характерные для других южных морей. Это значит, что здесь интенсивны процессы фотосинтеза и происходит значительное накопление биомассы микрофитопланктона. В экосистеме собственно Азовского моря осенью доля взвешенных углеводов относительно растворенных возрастает практически в 2 раза по сравнению с летом (19% – июль и 30% – сентябрь).

Таким образом, исходя из соотношения растворенных и взвешенных углеводов, можно предположить, что во всех рассмотренных экосистемах Азовского моря и летом и осенью скорость продукции ОВ превышала скорость его деструкции.

Максимальные концентрации и растворенного, и взвешенного белка характерны для Таганрогского зал. (табл. 36). Также как и для всего ОВ здесь наблюдается большая неоднородность в распределении этого компонента. Например, в зоне смешения соленых и пресных вод происходит резкое увеличение в 3–4 раза концентраций растворенного белка и в 1,5–2,5 раза

концентраций взвешенного белка по сравнению с поступающими сюда донскими водами, что является показателем увеличения в этой зоне биомассы пико- и микропланктона, соответственно.

Интересно, что в Таганрогском заливе средние концентрации и растворенного, и взвешенного белка незначительно уменьшаются от лета к осени, тогда как в водах собственно Азовского моря за этот же период концентрации растворенного белка уменьшаются почти в 2,5 раза (от 0,71 до 0,30 мг/л), а взвешенного практически на эту же величину (~0,4 мг/л) возрастают. Вероятно, в заливе в это время более интенсивны процессы осадкообразования, и белок, сорбированный на взвеси, выпадает в осадок. В море же белок, сорбированный на взвеси, в основном остается в воде, т.к. здесь процентное содержание BOB в общем пуле OB от июля к сентябрю практически не меняется, а в заливе эта величина уменьшается в 2 раза (табл. 36).

Взвесь является и хорошим сорбентом для липидов – основных трассеров аллохтонного OB [Bouloubassi, Saliot, 1993]. Вероятно, повышенные концентрации растворенных липидов, отмеченные в устьевой зоне, связаны с повышенным загрязнением этой части топливными полициклическими ароматическими углеводородами. Интересно, что летом в Таганрогском зал. концентрации растворенных и взвешенных липидов практически равны, и значения концентраций взвешенных липидов более чем в 3 раза превышают эти значения, полученные здесь осенью, и в 2–4 раза, полученные для экосистемы собственно Азовского моря (табл. 36). Можно предположить, что такое равномерное распределение липидов между растворенной и взвешенной фракцией связано с повышенной сорбцией растворенных липидов на частичках взвеси. Кроме того фитопланктон при активном цветении может синтезировать и выделять в окружающую среду различные полярные липиды, которые легко образуют коллоидные мицеллы, сорбирующиеся на взвеси [Saliot et al., 1991].

Таким образом, в рассматриваемых экосистемах Азовского моря не только интенсивность продукционно-деструкционных процессов определяет соотношение растворенных и взвешенных основных биохимических компонентов в POB и BOB, но и большую, если не определяющую, роль играют концентрации взвешенных веществ, обладающих высокими сорбционными свойствами. На взвеси сорбируются и экзогенные ферменты, которые активно участвуют в гидролитических и окислительно-восстановительных процессах разложения разнообразных OB.

### Скорости трансформации органического вещества и регенерации биогенных элементов

Измерение активности ферментов ЭТС, фосфатазы и протеазы во фракции взвеси показало, что происходит интенсивное преобразование OB в водах Азовского моря (табл. 37).

В сентябре в водах собственно Азовского моря и в Таганрогском зал. увеличивается интенсивность продукционных процессов, что приводит к увеличению концентраций POB почти в 2 раза по сравнению с концентрациями



в июле (табл. 36). Концентрации же ВОВ практически неизменны за счет уменьшения биомассы гетеротрофов в 1,5–2 раза и увеличения биомассы автотрофов почти в 2 раза. Уменьшение биомассы гетеротрофов приводит к значительному уменьшению как удельной (2–5 раз), так и общей (в 4–5 раз) активности ферментов ЭТС в устьевых водах и в водах залива, при этом в морских водах интенсивность окислительно-восстановительных процессов остается практически неизменной. Во всех исследованных экосистемах самые значительные изменения характерны для щелочной фосфатазы, тогда как активность протеазы уменьшается приблизительно в 1,5 раза (табл. 37). Такие изменения скоростей гидролитического расщепления ОВ и его окисления указывают на то, что от лета к осени в данной экосистеме меняется не только активность, но и состав популяции микропланктона. Летом метаболизм этой экосистемы можно охарактеризовать как гетеротрофный, а осенью – как автотрофный [Caffrey et al., 1998]. Изменение метаболизма экосистемы сказывается и на насыщении вод кислородом. Так летом по всему Таганрогскому зал. процент насыщения поверхностных вод колебался от 93 до 126%, тогда как осенью от 108 до 137%, в экосистеме же собственно Азовского моря насыщение вод кислородом летом изменялось от 86 до 120%, а осенью – от 102 до 138%.

Измерения активностей гидролитических и окислительно-восстановительных ферментов ЭТС, а также концентраций ОВ, белка и фосфоорганических соединений позволили рассчитать времена оборота этих веществ в продукционно-деструкционном цикле исследованных экосистем (табл. 37). Высокие активности расщепления фосфоорганических соединений и белка обуславливают низкие времена оборота этих соединений во всех выделенных экосистемах. Летом минерализация органического фосфата происходит менее, чем за 1,5 часа, что позволяет ему быстро опять включаться в продукционные процессы, не лимитировать их и таким образом увеличивать продукцию на рециклинге биогенных элементов. Как видно на примере расщепления белка, и другие биохимические компоненты ОВ быстро перерабатываются в водах исследованных акваторий. В устьевом районе эти времена самые большие, но и они не превышают 4 ч, а в Таганрогском зал. они минимальны – менее 2 ч. В заливе в это время минимальны и времена оборота ОВ, на полную минерализацию которого затрачивается всего около суток. Таким образом, экосистема Таганрогского зал., несмотря на очень высокие концентрации и РОВ, и ВОВ защищает себя от развития гипоксии за счет интенсивного окисления этих веществ. Следует отметить, что такое интенсивное окисление происходит во всей толще, и даже у дна скорости окисления ОВ, как правило, выше, что позволяет предположить об активном обмене на границе «вода – дно» и об активном участии микробентоса в переработке ОВ.

Несмотря на то, что к осени уменьшается интенсивность и гидролитических, и окислительно-восстановительных процессов по всей исследованной акватории, времена оборота всех вышеперечисленных веществ хотя и увеличиваются, но остаются все равно очень низкими (табл. 37), что указывает на сохранение основной направленности метаболизма исследованных экосистем – быстрая и полная утилизация как автохтонного так и аллохтонного ОВ.

## Биологическая продуктивность

До середины прошлого века самое маленькое по объему Азовское море по показателям биологической продуктивности, вообще, и по рыбопродуктивности, в частности, стояло на первом месте среди всех морских водоемов мира. Резкое изменение кормовой базы и рыбных запасов в его экосистемах произошло к началу 60-х гг. после зарегулирования стока рек, в основном Дона и Кубани [Иванов, 1960]. Уменьшение пресноводного стока вызвало значительное сокращение нерестилищ для проходных и полупроходных рыб. Это привело не только к потере уже в 80-х гг. прошлого столетия промыслового значения таких ценных рыб как севрюга, белуга, сазан и др., но и увеличило соленость Азовского моря. Повышение солености в свою очередь создало благоприятную обстановку для развития вселенца гребневика *Mnemiopsis Leidy*, занесенного сюда с черноморскими водами. Это привело в начале 90-х гг. и к потере промыслового значения азовской хамсы, т.к. *Mnemiopsis Leidy* выедает не только зоопланктон, но и икру и личинки рыб [Гребневик..., 2000]. Показано, что в пелагиали гребневик аккумулирует 50% продукции зоопланктона, составляя огромную конкуренцию рыбам-зоопланктофагам.

Современное состояние продуктивности экосистем собственно Азовского моря и Таганрогского зал. на разных трофических уровнях, несмотря на некоторое распреснение их вод к началу 21-го столетия, еще не достигло того уровня, который был характерен для первого десятилетия после зарегулирования рек. Например, ПП составляет только 65% от значений того периода и основная доля ее утилизируется бактериопланктоном. За счет бактериального звена скорость круговорота ОВ возросла более чем в 2 раза. Зоопланктофаги остаются самым необеспеченным звеном в трофологической структуре Азовского моря. В настоящее время основной трофический запас – это детрит и зообентос [Студеникина и др., 2006]. Поэтому промысловое значение могут иметь только рыбы-детритофаги и донные зоофаги (в основном пелингас).

Таким образом, в метаболизме экосистем Азовского моря, также как и Черного, в их новом уровне организации велика роль пищевой цепи, состоящей из организмов с высокими скоростями дыхания и низкой пищевой ценностью. Для защиты от разного рода загрязнений увеличивается потребность в микроорганизмах, способных утилизировать разнообразные химические вещества. С этой точки зрения возврат экосистемы собственно Азовского моря и его заливов, особенно по составу и продуктивности их высших обитателей, к прежнему уровню маловероятен.

## Каспийское море

Каспийское море по своему географическому положению и изолированности от Мирового океана является глубоководным морем – озером с обширной шельфовой зоной.

Главная характерная особенность рельефа его дна – мелководье на севере и глубокие разделенные подводным порогом впадины в центре и на юге.

Все это определяет разнообразие гидролого-гидрохимической структуры вод, их продуктивность и изменчивость этих показателей.

Особым отличием Каспийского моря является значительное многолетнее колебание уровня моря, положение которого за 180 летний период изменялось от – 24,0 м до – 30,0 м. Это оказывает большое влияние как на абиотические показатели экосистем Северного, Среднего и Южного Каспия, так и на их биоту [Катунин, 2014].

После резкого подъема уровня к 1995 г. до отметки – 26,49 м началось постепенное падение уровня с промежуточным подъемом в 2006 г. до – 27,07 м. По данным Гидрометцентра в 2015 г. положение уровня понизилось до – 28,00 м.

Поднятие уровня моря из-за ослабленного вертикального перемешивания приводит к развитию гипоксии, в первую очередь в глубоководных районах, и появлению сероводорода в придонном слое, т.е. к изменению гидрохимического режима бассейна [Сапожников, Белов, 2003; Серебренникова и др., 2015].

Это не может не отражаться на количестве и качестве такого интегрального показателя как РОВ.

### Пространственно-временное распределение органического вещества

Первые работы, в которых были даны количественные оценки содержания ОВ в водах различных районов Каспийского моря, относятся к середине 30-х гг. прошлого столетия [Дацко, 1959]. Спустя 30 лет А.С. Пахомовой и Б.М. Затучной было исследовано горизонтальное и вертикальное распределение РОВ в водах Среднего и Южного Каспия [Пахомова, Затучная, 1966]. Согласно их данным концентрации РОВ в этих водах за 30 лет увеличились более чем на 330 мкМ/л. Однако повышенные значения могли быть результатом использования более совершенной методики при определении ОВ. Результаты этих исследований РОВ получены в период максимального снижения уровня моря и начальный период его подъема (конец 70-х – начало 80-х годов прошлого столетия). В 2005 г. сотрудниками ВНИРО опубликована работа [Агатова и др., 2005], в которой проанализированы данные по пространственно-временной изменчивости количества и качества ОВ в водах Каспийского моря за 1995–2004 гг. – период относительной стабильности после завершения 20-летнего подъема в конце 90-х гг. прошлого столетия.

Для экосистемы Каспийского моря характерны высокие концентрации ОВ, пределы изменения которых значительны. Концентрации РОУ по всей акватории изменяются от 420 до 1270 мкМ/л  $C_{орг}$ , а ВОУ – от 4 мкМ/л до 397 мкМ/л  $C_{орг}$  [Хачатурова, 1981; Агатова и др., 2005].

Каспийское море по физико-географическому положению и по рельефу дна делится на три основные части: северную, среднюю и южную. Неоднородность географического положения определяет и неоднородность гидрологических и гидрохимических условий, характерных для этих трех экосистем. Удобнее поэтому рассматривать изменчивость концентраций и состава ОВ отдельно в каждой из основных акваторий моря.

**Северный Каспий** находится под определяющим влиянием стока р. Волги. Эволюция ее органического материкового стока в дельте и на устьевом взморье подробно описана М.П. Максимовой и М.П. Метревели [1982]. Согласно их данным в дельте может аккумулироваться около половины ОВ, поступающего сюда с волжским стоком.

Исследования ВНИРО, проведенные в период последнего максимального поднятия уровня моря и его относительной стабилизации (1996–2004 гг.), показали, что концентрация РОВ постепенно уменьшается в водах р. Волги от верховья к низовью, т.е. от максимальных значений в Ивановском и Углическом водохранилище (2085–2333 мкМ/л  $C_{орг}$ ) до минимальных значений (750–833 мкМ/л  $C_{орг}$ ) около астраханского вододелителя. Подобная закономерность была отмечена и В.И. Романенко [1984]. Он показал, что хотя в Средне- и Нижневолжских водохранилищах в процессе фотосинтеза ОВ образуется больше, чем в Верхневолжских водохранилищах, содержание ОВ уменьшается примерно на 500–600 мкМ/л  $C_{орг}$  по мере продвижения воды на юг из-за усиления деструкционных процессов с повышением температуры.

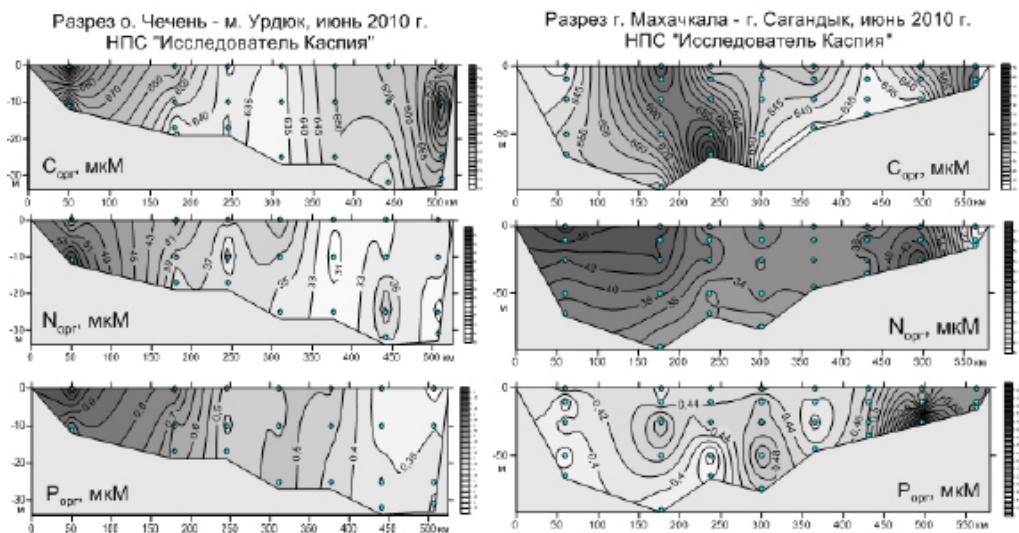
Аналогичным образом в этих водах изменяются концентрации  $N_{орг}$  от 54–85 мкМ/л в верховье до 20–28 мкМ/л в низовье, и  $P_{орг}$  от 5–4 мкМ/л до 0,7–1 мкМ/л, соответственно. Волжские воды постепенно обедняются и ВОВ. Максимальные концентрации ВОВ около Углического водохранилища (333–500 мкМ/л  $C_{орг}$ ) падают до минимальных значений 58–75 мкМ/л  $C_{орг}$  в районе Волгоградского водохранилища. В дельте Волги эти концентрации увеличиваются в 2 раза, вероятно, за счет увеличения биомассы микропланктона, т.к. концентрация взвешенного белка увеличивается тоже в 2 раза. Интересно, что здесь же почти в 2 раза увеличиваются концентрации общего органического азота и фосфора, обуславливая величины отношений С/Н и С/Р, приближающиеся к отношениям, характерным для живых клеток.

Трансформированные волжские воды из авандельты приходят в Северный Каспий с концентрациями растворенного  $C_{орг}$  и  $N_{орг}$  в 1,5–2 раза меньшими, чем в дельте (500–667 мкМ/л и 15–26 мкМ/л, соответственно), тогда как концентрации  $P_{орг}$  в них остаются практически неизменными (0,7–1,0 мкМ/л).

Помимо волжских вод, на содержание и распределение ОВ, а также на его элементный состав в водах собственно Северного Каспия большое влияние оказывают: сток р. Урал, интенсивность обмена вода – дно и интенсивность продукционно-деструкционных процессов. Поэтому значения концентраций  $C_{орг}$ ,  $N_{орг}$  и  $P_{орг}$  по всей акватории изменяются в довольно широких пределах: от 417 до 1602 мкМ/л; от 12 до 89 мкМ/л и от 0,3 до 4,5 мкМ/л, соответственно, в зависимости от сезона и района работ [Агатова и др., 2005, 2017].

Следует отметить, что места поступления загрязняющих веществ с речным стоком на 90% сосредоточены в Северном Каспии .

Самые большие концентрации всех основных элементов ОВ и в период подъема, и в период опускания уровня моря зафиксированы вдоль западного берега, в районе наибольшего стока р. Волга, а также на границе Северного и Среднего Каспия. Минимальные значения характерны для центральной части бассейна (рис. 73).



**Рис.73.** Концентрации и распределение основных элементов ОВ на границе Северного и Среднего Каспия

Вероятно, самый мощный сток волжских вод в западную часть этой акватории обуславливает здесь повышенное содержание  $C_{орг}$ ,  $N_{орг}$  и  $P_{орг}$  не только за счет поступления их с этими водами, но и за счет активизации продукционных процессов, которая часто наблюдается у фито- и бактериопланктона при смешении вод разного генезиса [Cauwet, 2002].

В восточной части акватории под воздействием стока р. Урал, который несет большое количество взвешенных веществ как органической, так и неорганической природы непосредственно в море [Леонов, Дубинин, 2001], по-видимому, происходит адсорбция и соосаждение поверхностноактивных ОВ, содержащих азот и фосфор. Это приводит к высоким молярным отношениям C/N и C/P в РОВ (27 и 800, соответственно).

Минимальные концентрации ОВ в центральной части Северного Каспия (417–525мкМ/л  $C_{орг}$ ) возможно обусловлены тем, что скорость продукционных процессов на мелководье (глубина 2–4 м) намного меньше, чем скорость изъятия ОВ из воды в результате ветрового взмучивания. С увеличением глубины бассейна происходит и увеличение концентрации ОВ, достигая максимальных значений на границе со Средним Каспием (рис. 73).

Интересно, что за последние 5 лет средние концентрации РОВ в водах Северного Каспия практически не изменились по сравнению с периодом поднятия уровня моря, тогда как средние концентрации  $N_{орг}$  и  $P_{орг}$  изменились заметно. Содержание  $N_{орг}$  увеличилось в 1,5 раза, а  $P_{орг}$  уменьшилось в 3 раза, т.е. произошло качественное изменение ОВ. Вероятно, в основном это связано с качественным изменением РОВ, приносимым волжскими водами. Ранее было показано, что из-за спада производства значительно сократилось количество загрязняющих веществ, выносимых р. Волга [Митина, Малашенков, 2013].

Следует отметить, что в последний период регрессии в водах Северного Каспия от лета к осени происходит увеличение концентраций всех определяемых элементов РОВ. Однако по имеющимся данным трудно выделить, насколько эти увеличения связаны с сезонной, а насколько с межгодовой изменчивостью (табл. 38). Скорее всего, основной является межгодовая изменчивость, т.к. согласно Катунину Д.Н. [2014] последнее понижение уровня моря сопровождалось увеличением ПП в водах Северного Каспия (данные до 2011 г.).

**Таблица 38.** Концентрации основных элементов РОВ и их соотношения в водах Каспийского моря в разные сезоны за последний период его регрессии

Регион	Дата	$C_{орг}$	$N_{орг}$	$P_{орг}$	C/N	C/P	O <sub>2</sub> фотический слой %
		мкМ/л	мкМ/л	мкМ/л			
Северный Каспий	июнь 2010 г.	<u>631-730</u> 656	<u>29,4-43,8</u> 35,3	<u>0,27-1,14</u> 0,50	<u>15-25</u> 19	<u>643-2453</u> 1037	<u>44-107</u> 87
	октябрь 2012 г.	<u>706-1602</u> 811	<u>77,8-83,3</u> 83,3	<u>0,61-0,83</u> 0,70	<u>8,2-18</u> 9,8	<u>862-2356</u> 1147	-
	июнь 2015 г.	<u>605-695</u> 645	<u>28,1-41,9</u> 35,5	-	<u>16-22</u> 18	-	<u>49-117</u> 103
	октябрь 2015 г.	<u>628-818</u> 694	<u>29,3-44,8</u> 36	-	<u>15-25</u> 19	-	<u>85-105</u> 97
Средний Каспий	июнь 2010 г.	<u>528-720</u> 643	<u>3,1-52,1</u> 26,3	<u>0,16-0,74</u> 0,44	<u>14-198</u> 24	<u>749-3059</u> 1466	<u>59-122</u> 84
	октябрь 2012 г.	<u>651-1130</u> 846	<u>38,7-100</u> 73,0	<u>0,25-1,52</u> 0,39	<u>8,0-25</u> 12	<u>697-3566</u> 2193	<u>74-96</u> 91
	август 2013 г.	<u>671-758</u> 714	<u>7,5-16,4</u> 12,5	-	<u>45-101</u> 57	-	<u>78-103</u> 93
	июнь 2015 г.	<u>515-785</u> 636	<u>24,2-66,2</u> 35,2	-	<u>10-24</u> 18	-	<u>95-165</u> 109
	октябрь 2015 г.	<u>596-896</u> 656	<u>23,9-47,9</u> 31,0	-	<u>16-25</u> 22	-	<u>71-143</u> 106
Южный Каспий	июнь 2010 г.	<u>513-902</u> 643	<u>20,9-69,8</u> 36,7	<u>0,14-0,82</u> 0,51	<u>9,0-38</u> 17	<u>808-4248</u> 1250	<u>56-130</u> 96
	октябрь 2012 г.	<u>678-1063</u> 827	<u>27,3-148</u> 89,5	<u>0,25-1,80</u> 0,44	<u>5,0-15</u> 9	<u>1305-2866</u> 1901	<u>82-93</u> 90
	август 2013 г.	<u>604-902</u> 737	<u>4,5-16,5</u> 11,4	-	<u>42-145</u> 78	-	<u>92-107</u> 97
	июнь 2015 г.	<u>586-1320</u> 737	<u>31,0-74,4</u> 38,9	-	<u>14-22</u> 18	-	<u>96-121</u> 101

**Примечания:** над чертой – пределы значений, под чертой – средние значения.

С увеличением глубины бассейна на границе со Средним Каспием вертикальное распределение растворенного  $C_{орг}$  очень неоднородно. Так на западном шельфе, где прослеживается наибольшее влияние волжских вод, происходит уменьшение его концентраций от поверхности ко дну, тогда как в центральной части значения этих концентраций ко дну увеличивают-

ся (рис. 73). Увеличение ОВ в придонном слое, вероятно, связано с интенсивным обменом вода – дно, а также зависит от интенсивности водообмена между Северным и Средним Каспием на Мангышлакском пороге.

**Средний Каспий** можно условно разделить на 4 основные области, отличные друг от друга по процессам, формирующим ОВ: мелководные – северная часть и западный и восточный шельф, а также глубоководная – Дербентская котловина.

В северной части на распределение ОВ большое влияние оказывают трансформированные волжские и северокаспийские воды. Здесь значения концентраций РОУ могут изменяться практически в два раза (578– 1130 мкМ/л), а концентрации  $N_{орг}$  и  $P_{орг}$  изменяются более, чем в 6 раз от 16,2 до 100 и от 0,25 до 1,53 мкМ/л, соответственно. Такие большие диапазоны изменения концентраций основных элементов ОВ в этой области отмечались и в период подъема каспийских вод [Агатова и др., 2005]. Район западной части Мангышлакского порога подвержен интенсивному влиянию трансформированных волжских вод, несущих высокие концентрации  $C_{орг}$ ,  $N_{орг}$  и  $P_{орг}$ . На принадлежность этих вод к трансформированному волжскому стоку указывает пониженная соленость этих вод – менее 12,5‰. На востоке района Мангышлакского порога происходит, видимо, проникновение собственно северокаспийских вод с минимальными для всей северной области концентрациями этих элементов (рис. 74). Их распространение прослеживается в виде градиентной зоны вдоль восточного побережья вплоть до 43°25' с.ш.

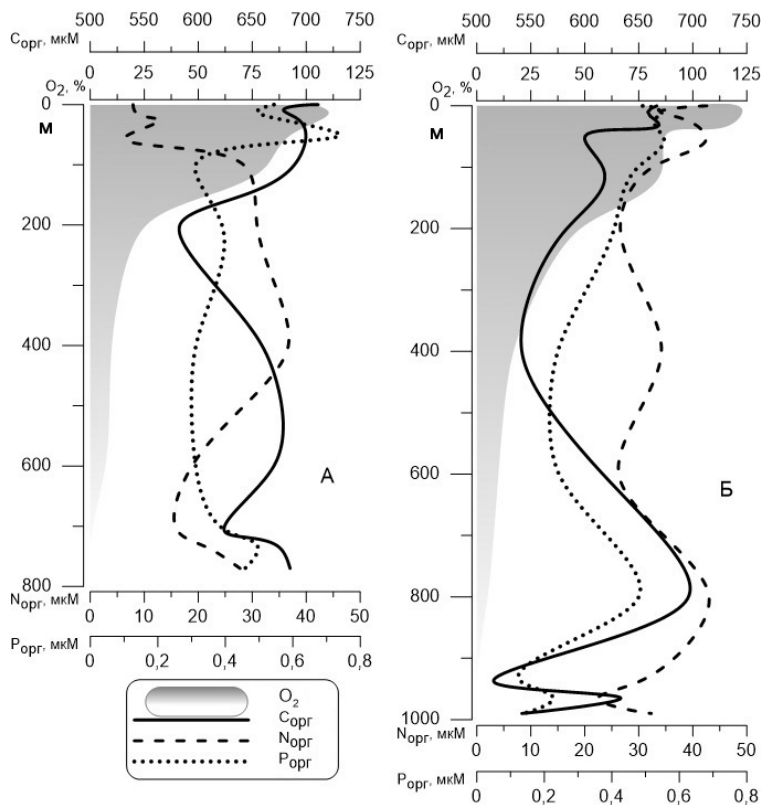
В западной и восточной областях Среднего Каспия, как и в период подъема его уровня, на распределение РОВ особенно в фотическом слое большое влияние оказывают биотические факторы. Летом и осенью высокие значения концентраций  $C_{орг}$ ,  $N_{орг}$  и  $P_{орг}$  здесь определяются интенсивным ПП, показателем которого является значительное пересыщение толщи вод до термоклина кислородом (105–165%). Как правило, по вертикали наибольшие концентрации  $C_{орг}$ ,  $N_{орг}$  и  $P_{орг}$  приурочены к слою максимального пересыщения вод кислородом и высоким концентрациям хлорофилла «а» (1,52– 2,51 мг/м<sup>3</sup>). Здесь же был обнаружен подповерхностный максимум хлорофилла «а» на глубинах от ~20 м до 40–60 м. Концентрация пигмента в этих слоях была в 2–3 раза выше, чем в верхнем перемешанном слое. Положение слоя, обогащенного хлорофиллом «а», приурочено к глубине залегания сезонного термоклина и обусловлено интенсивным развитием холодноводного (теневого) фитопланктона [Кравчишина и др., 2016].

Максимальные концентрации ОВ характерны для зоны апвеллинга в восточной области. Этот апвеллинг на траверзе м. Песчаный формируется под влиянием двух противопотоков – потока трансформированных волжских вод, проникающих с севера, и потока южнокаспийских вод. Вообще в прибрежных районах наиболее динамичной восточной области можно наблюдать как равномерное распределение  $C_{орг}$  от поверхности до дна, так и небольшое уменьшение его концентраций с глубиной. Аналогичным образом здесь изменяются концентрации и  $N_{орг}$  и  $P_{орг}$ . На мелководье же западной области вертикальное распределение этих компонентов более неоднородно: значения концентраций могут практически не изменяться от поверхности

до дна, либо уменьшаться, либо увеличиваться ко дну. Вероятно, это связано с большой изменчивостью гидрологического режима в этой акватории и, в основном, с интенсивностью поступления сюда трансформированных волжских вод.

В глубоководном районе Среднего Каспия концентрации  $C_{\text{орг}}$ , как правило, уменьшаются с глубиной, но иногда в придонном слое они увеличиваются на 50–100 мкМ/л по сравнению с концентрациями в вышележащем слое. Концентрации же  $N_{\text{орг}}$  здесь незначительно увеличиваются с глубиной или остаются неизменными как летом, так и осенью. Аналогичная картина характерна для вертикального распределения концентраций  $P_{\text{орг}}$  (рис. 74, см. приложение).

Следует отметить, что появление сероводорода в глубинных водах Дербентской впадины (640–770 м) сопровождается увеличением концентраций  $C_{\text{орг}}$ ,  $N_{\text{орг}}$  и  $P_{\text{орг}}$  на этих горизонтах по сравнению с вышележащим слоем (рис. 75 А). Можно предположить, что здесь наряду с аэробной активно начинает развиваться анаэробная микрофлора, что приводит к увеличению этих показателей [Lein et al., 2014].



**Рис. 75.** Вертикальное распределение кислорода и основных элементов ОВ в глубоководных впадинах Каспийского моря: (А) – Дербентская впадина; (Б) – Южно-Каспийская впадина

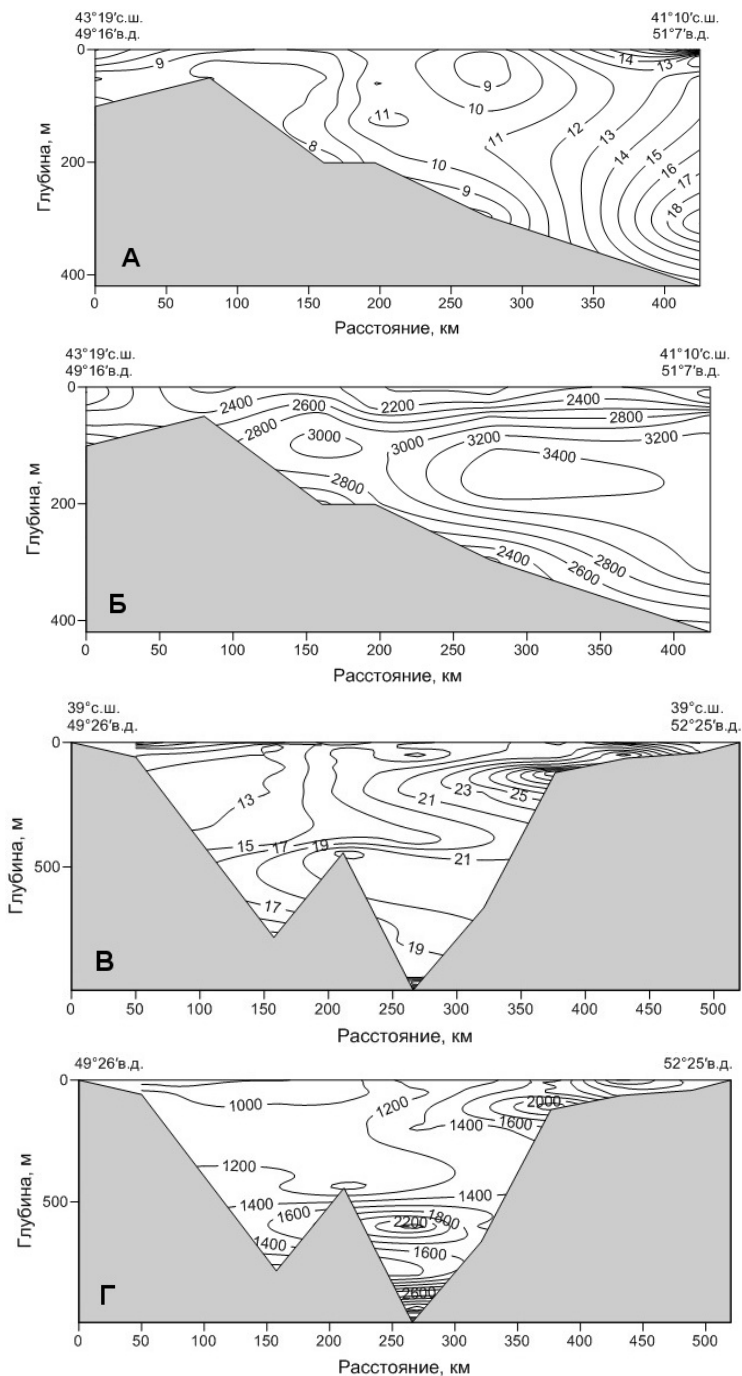


Интересно, что в отличие от последнего периода подъема уровня моря, когда в летние месяцы продуктивность фитопланктона была выше, чем в осенние, что и определяло более высокие концентрации РОВ летом [Агатова и др., 2005], в настоящий период опускания уровня моря концентрации РОВ ниже летом, чем осенью по всей исследованной акватории Среднего Каспия (табл. 38). Однако данные по пересыщению вод фотического слоя кислородом указывают на то, что интенсивность ПП в эти сезоны была, пожалуй, одинаковой. Скорее всего осеннее увеличение концентраций РОУ происходит за счет активного гидролиза взвешенного ОВ. Более сильное вертикальное перемешивание в период понижения уровня моря может способствовать и вовлечению в этот процесс ОВ осадков.

В зависимости от интенсивности ПП меняется и молярное соотношение С/Р и С/Н в РОВ. Так в период интенсивного фотосинтеза ОВ обогащается и азотом, и фосфором, и эти молярные соотношения, как правило, для РОВ фотического слоя меньше, чем для глубинных слоев (рис. 76). Однако в некоторых районах Среднего Каспия, (например, западный шельф и Дербентская впадина), часто в поверхностных водах наблюдаются очень высокие значения С/Н отношений (43–90), которые увеличиваются с глубиной до 100–198. Эти значения намного превосходят отношения Редфильда для ОВ в море [Redfield et al., 1963]. Такие большие величины могут быть связаны с выходом нефтяных углеводородов (НУ) из грунта. В районах же интенсивной добычи нефти значения молярных отношений С/Н в РОВ могут являться и показателем уровня загрязнения акватории нефтепродуктами. Следует отметить, что по всему Среднему Каспию во все сезоны очень редки величины С/Н близкие к классическим величинам (8–10). В основном их значения колеблются в пределах 15–25, так же как и в РОВ Северного Каспия.

Аналогично периоду поднятия уровня моря в настоящий период опускания уровня РОВ особенно обеднено фосфатами и особенно осенью, что проявляется в увеличении средних значений С/Р от 1466 летом до 2193 осенью. Интересно, что в период поднятия уровня моря летом эти показатели изменялись в пределах 300–800, т.е. были гораздо ближе к классическим значениям Редфильда.

**Южный Каспий** является самой глубоководной частью Каспийского моря. Он довольно интенсивно обменивается водами со Средним Каспием. Сюда из Среднего Каспия через Апшеронский порог поступают глубинные воды, которые содержат меньшие концентрации ОВ, чем поверхностные воды, тогда как из Южного Каспия в Средний поступают поверхностные воды [Косарев, 1990]. Однако по средним данным за исследуемый период концентрации  $C_{орг}$ ,  $N_{орг}$  и  $P_{орг}$  в южных водах немного выше, чем в северо- и среднекаспийских водах (рис. 77, см. приложение). Интересно, что средние многолетние концентрации  $N_{орг}$  до проникновения гребневика *Mnemiopsis leidyi* в каспийские воды (конец 80-х гг. прошлого века) были в Южном Каспии также выше, а после его вселения и вплоть до 2008 г. стали ниже, чем в Среднем Каспии. Средние же многолетние концентрации  $P_{орг}$  были всегда выше в южных водах [Катунин, 2014]. Возможно, это связано с выбросами фосфора во время извержения грязевых вулканов, число которых здесь превышает 150 [Алиев, 2014].



**Рис. 76.** Значения молярных отношений C/N и C/P: (А) и (Б) – в Дербентской впадине и на прилегающем шельфе; (В) и (Г) – в Южно-Каспийской впадине и на прилегающем шельфе

Значения концентраций  $C_{\text{орг}}$  в этих водах изменяются в пределах 417–320 мкМ/л,  $N_{\text{орг}}$  – от 5 до 148 мкМ/л и  $P_{\text{орг}}$  в пределах 0,14–2,51 мкМ/л. Области максимальных концентраций характерны для фотического слоя и районов интенсивной добычи нефти как летом, так и осенью (рис. 77).

В настоящий период опускания уровня моря для Южного Каспия, также как и для Среднего, были характерны более низкие концентрации РОВ летом, чем осенью (табл. 38). Однако данные по насыщению вод фотического слоя кислородом указывают на то, что интенсивность ПП в летний сезон была выше (содержание  $O_2$  до 130%), чем осенью (средняя величина насыщения 90%  $O_2$ ). Скорее всего осеннее увеличение концентраций растворенного  $C_{\text{орг}}$  может быть связано с интенсификацией добычи нефти и с вулканической деятельностью в южных водах. Следует отметить, что в этом районе воды обогащены также аммонийным азотом и железом.

Также как и в Среднем Каспии характер вертикального распределения  $C_{\text{орг}}$  здесь меняется в зависимости от интенсивности биологических процессов (как автотрофных, так и гетеротрофных). Летом, когда активны процессы ПП, максимальные концентрации  $C_{\text{орг}}$  характерны для слоя 10–60 м, уменьшаясь с глубиной (рис. 76 Б). Аналогичным образом по вертикали в это время изменяются и концентрации  $N_{\text{орг}}$  и  $P_{\text{орг}}$ . Осенью, когда интенсивность продукционных процессов затихает, на характер вертикального распределения этих элементов в большей степени влияют гидрологические процессы и интенсивность деструкционных процессов. Поэтому картина вертикального распределения  $C_{\text{орг}}$ ,  $P_{\text{орг}}$  и  $N_{\text{орг}}$  довольно разнообразна. В западных и восточных прибрежных районах можно наблюдать как равномерное распределение  $C_{\text{орг}}$  от поверхности до дна, так и уменьшение его концентраций с глубиной. В глубоководных районах концентрации уменьшаются с глубиной, однако, в слое появления сероводорода увеличиваются концентрации всех трех элементов по сравнению с их концентрациями в вышележащем слое. Однако иногда в придонном слое можно наблюдать и увеличение концентраций  $C_{\text{орг}}$ , т.е. в этих местах происходит интенсивный обмен вода – дно (рис. 75).

Здесь следует упомянуть еще одну особенность вертикального распределения  $C_{\text{орг}}$ , которая уже отмечалась ранее для периода поднятия уровня моря [Агатова и др., 2005], как правило, увеличение концентрации в слое 50–200 м. Особенно ярко это проявляется на западе в районе 50°Е и, вероятно, связано с проникновением сюда средне-каспийских или, даже, трансформированных северо-каспийских вод [Монографический справочник, 1996], показателем которых служит более низкая (на 0,10–0,25‰) соленость в данном слое. С одной стороны, эти воды могут изначально содержать более высокие концентрации ОВ, а с другой, – при смешении вод разного генезиса в области смешения значительно увеличивается биомасса микро- и пикопланктона, что приводит также к увеличению концентраций РОВ и ВОВ [Агатова и др., 2002].

Вертикальное распределение концентраций  $N_{\text{орг}}$  во всех районах Южного Каспия почти аналогично распределению  $C_{\text{орг}}$ . В глубоководных районах также, как и в Дербентской впадине, на границе появления сероводорода проис-

ходит увеличение концентраций  $C_{орг}$ ,  $N_{орг}$  и  $P_{орг}$ . Летом, особенно на шельфе, концентрации  $P_{орг}$  в придонном слое могут увеличиться на 0,5–1,0 мкМ/л по сравнению с концентрациями в вышележащем слое, возможно, за счет фотосинтетической активности в это время фитобентоса.

Значения молярных отношений  $C/N$  в Южном Каспии за период последних исследований колебались в очень широких пределах (5–145), и величина этого предела гораздо выше, чем в период трансгрессии моря (14–46). Минимальные значения и летом, и осенью характерны для фотического слоя, а высокие – для придонного. Правда, иногда в придонном слое величины этого отношения практически равны классическим значениям, особенно на шельфе, где активны процессы обмена вода – дно. Высокие значения  $C/N$  (42–145) были получены в августе 2013 г. для района с координатами 38,98 °с.ш. – 50,74°в.д. Максимальные величины (136–145) зарегистрированы на глубинах 350–500м, при общей глубине 1000 м. Вероятно, в эту область было большое поступление НУ либо за счет извержения подводных вулканов, либо за счет приноса их сюда глубинными течениями из мест активных нефтеразработок на шельфе.

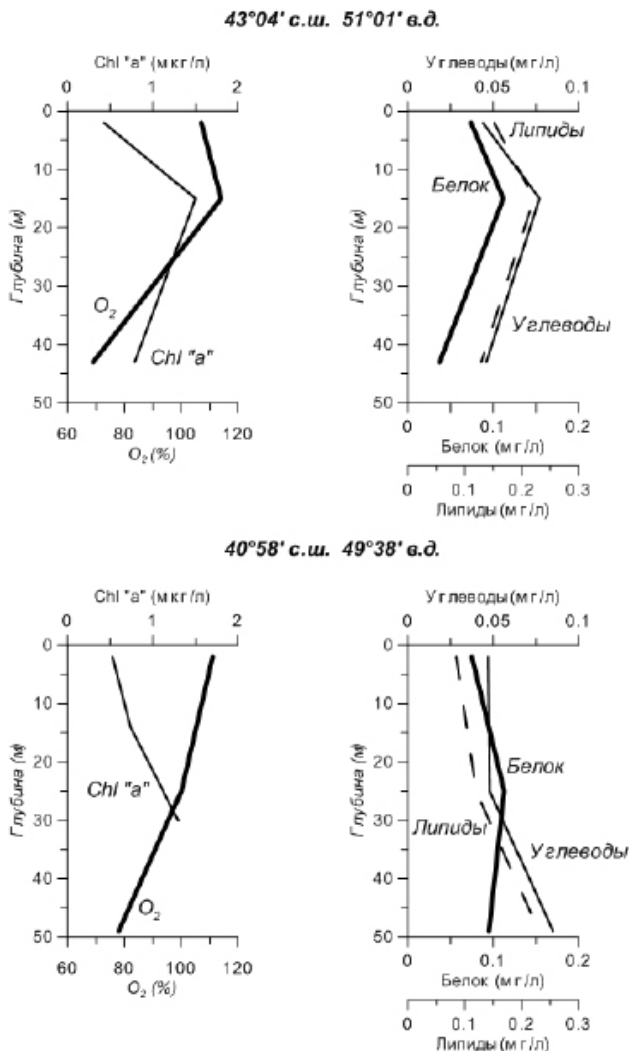
В Южном Каспии  $POB$ , также как и по всему морю, очень обеднено фосфатами. Значения молярных отношений  $C/P$  могут в десятки раз превышать классические значения Редфильда. Как правило, осенью эти значения выше, чем весной (табл. 38). Трудно выделить какие-либо закономерности в изменении этих величин по вертикали. Однако можно отметить, что максимальные значения характерны для придонных слоев (рис. 76).

## Распределение основных биохимических компонентов $POB$ и $BOB$

Роль биотических и абиотических факторов среды наиболее ярко проявляется в распределении биохимических компонентов  $OB$ , как растворённых так и взвешенных. К сожалению, очень мало данных по биохимическому составу  $POB$  и  $BOB$  в водах Каспийского моря. Пионерами этих исследований являются сотрудники ВНИРО. Впервые биохимический состав  $BOB$  по всей акватории был изучен Хачатуровой Т.А. в 70-х гг. прошлого столетия [1981]. Согласно ее данным основную часть  $BOB$  составляют липиды, на втором месте белки, далее углеводы и другие органические компоненты. Разнообразие распределения и биохимического состава  $BOB$  обусловлены большими климатическими различиями между северной и южной частью, неравномерным воздействием стока рек, сложной геоморфологией дна, особенностями гидрологического режима, а также пространственной и временной изменчивостью фауны и флоры в различных районах моря.

По данным, полученным спустя более 20 лет после Хачатуровой Т.А., к сожалению, только для Среднего Каспия, липиды и белки остаются основными биохимическими компонентами  $BOB$ . Вклад липидов во взвешенное  $OB$  в среднем составляет 43%, белка – 28%, углеводов – 21%, а НК – 5%. Пространственное распределение этих компонентов в Среднем Каспии, за исключением северной части (где велико влияние стока трансформиро-

ванных волжских и северокаспийских вод), коррелирует с интенсивностью продукционно-деструкционных процессов. Например, в августе в зоне апвеллинга у восточного побережья, где в поверхностных водах уже прошел пик цветения и наблюдали минимальные величины ПП, зафиксированы минимальные концентрации углеводов, белка и липидов. Интенсивный же фотосинтез происходит в слое 10–30 м, где отмечены максимальные концентрации хлорофилла «а» и всех взвешенных биохимических компонентов, что указывает на интенсивное развитие на этих глубинах как автотрофной, так и гетеротрофной микрофлоры (рис. 78) [Агатова и др., 2005].

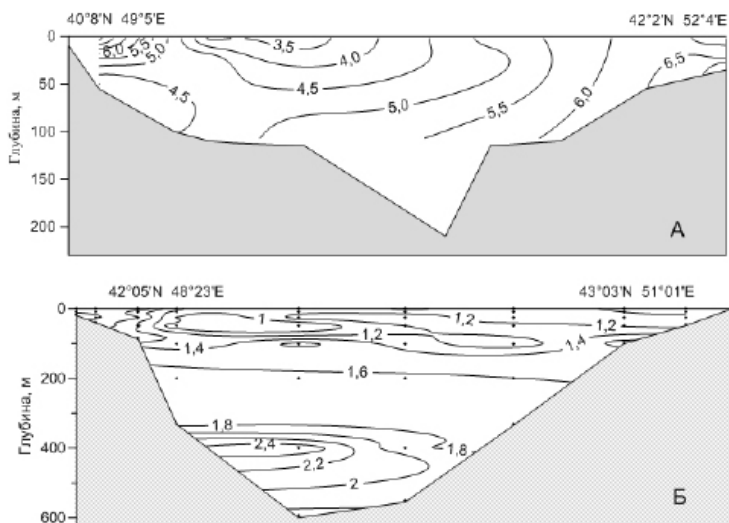


**Рис. 78.** Вертикальное распределение хлорофилла «а» и биохимических компонентов ВОВ в водах Среднего Каспия

Наблюдаемые максимальные концентрации основных биохимических компонентов ВОВ на севере исследованной акватории, главным образом, определяются физико-химическими процессами сорбции их на частичках взвеси, большое количество которой поступает со стоком трансформированных волжских и северокаспийских вод. В распределении ВОВ по всей исследованной акватории прослеживается тенденция уменьшения концентраций с севера на юг. Особенно резко выражены уменьшения концентраций взвешенного белка (в 5–10 раз), что указывает на значительное уменьшение биомассы микропланктона с севера на юг. Следует отметить, что двадцатью годами раньше, изучая сезонную изменчивость бактериопланктона Среднего и Южного Каспия, М.И. Новожилова и Л.Е. Попова наблюдали летом аналогичное распределение биомассы микропланктона. Интересно, что во все сезоны для районов интенсивной добычи нефти характерны большие скопления бактериопланктона, который способен интенсивно усваивать нефтяные углеводороды [Новожилова, Попова, 1984].

Наряду с углеводами липиды являются основным биохимическим компонентом не только ВОВ, но и РОВ [Агатова и др., 2005]. В некоторых районах сумма углеводов и липидов составляет более 70% РОВ. Такой большой вклад липидов в ОВ Каспийского моря указывает на определяющую роль в их составе НУ.

Концентрации растворенных углеводов колеблются в пределах 0,43–7,62 мг/л. Как правило, максимальные концентрации приурочены к восточному побережью (рис. 79) к зоне апвеллинга и отражают интенсивность процессов ПП здесь. По мере продвижения от шельфовых районов к пелагиали наблюдается уменьшение концентраций, что указывает, в основном на угасание процессов ПП в этом направлении.



**Рис. 79.** Изменение концентраций растворенных углеводов в летний сезон в водах Среднего Каспия за 15 лет: А – 1995 г., Б – 2010 г.

На границе Северного и Среднего Каспия распределение концентраций растворённых углеводов отражает проникновение трансформированных волжских и северокаспийских вод. Причём, трансформированные волжские воды несут в себе повышенные концентрации углеводов, а собственно северокаспийские – пониженные. Отмеченные повышенные концентрации растворённых углеводов, равно как и растворённых липидов у западного побережья связано, вероятно, с влиянием нефтяного загрязнения. Маркерами распределения НУ могут служить и углеводоподобные соединения, которые образуются в результате полимеризации углеводородов метанового ряда [Агатова и др., 2000]. Действительно, практически по всей исследованной акватории Каспия можно было наблюдать увеличение концентраций углеводов после скачка плотности ко дну. Особенно значительны эти увеличения были в центральной части Дербентской впадины и на западном шельфе, а также в Южно-Каспийской впадине (рис. 79). Причем, в глубоководных районах, как правило, самые большие концентрации углеводов зафиксированы не в придонном слое, а в слое 300–800 м. Это еще раз подтверждает предположение о поступлении НУ из шельфовой зоны в глубоководную в результате склонового каскадинга.

К сожалению, в современном периоде опускания уровня такими данными мы располагаем только для лета 2010 г. Следует отметить, что летом 1995 г. в период интенсивного подъема уровня моря, средние концентрации растворенных углеводов в фотическом слое этой акватории были в 3 раза выше летних концентраций 2010 г., т.е. ПП в период подъема здесь было выше, чем в период опускания уровня моря [Агатова и др., 2005]. Ранее в работе Митиной Н.Н. и Малашенкова Б.М. [2013] в результате анализа многолетних данных (1933–2004 гг.) по состоянию экосистемы Северного Каспия было показано, что в период снижения уровня моря происходит уменьшение биомассы фитопланктона и увеличение биомассы зоопланктона и бентоса. Вероятно, такая закономерность распространяется и на экосистему Среднего и Южного Каспия. Однако, как уже упоминалось выше, согласно Катунину Д.Н. [2014] последнее понижение уровня моря сопровождалось увеличением ПП в водах Северного Каспия. Трансформированные волжские и северокаспийские воды, проникающие в Средний Каспий, также отличаются по концентрациям растворённых липидов и содержанию НК. Для пространственного распределения растворенных липидов характерна общая тенденция увеличения их концентрации с востока на запад. Причём, в районах с интенсивным ПП их концентрации минимальны – до 10% от РОВ. Районом самых высоких концентраций растворённых липидов является область антициклона в центральной части Среднего Каспия. Здесь концентрации липидов составили 4–5 мг/л, с характерным для этой области максимумом в подповерхностных горизонтах (11,7 мг/л).

Большие концентрации НК, отмеченные по всему исследованному району моря (1,12–2,24 мг/л), являются, с одной стороны, показателем высокой продуктивности высших трофических уровней, а с другой – указывают на значительное поступление азотистых оснований с терригенным стоком. Максимальные концентрации НК получены в приглубом районе Среднего

Каспия, который наиболее подвержен влиянию северокаспийских вод, богатых ОВ, вследствие постоянного наполнения их волжским стоком, в котором концентрации НК были практически на порядок выше наблюдаемых в Каспийском море. Значения концентраций растворенных НК в исследуемой части района превышают 2,2 мг/л, что является максимумом для всей акватории. В целом по исследуемой акватории тенденция распределения концентраций НК такова: уменьшение с севера к центральным и восточным районам Среднего Каспия с последующим повышением к югу в области проникновения южнокаспийских вод.

Таким образом, содержание и распределение ОВ на акватории Каспийского моря определяется в Северном и на севере Среднего Каспия в основном гидрологическими факторами, (проникновением трансформированных волжских и северокаспийских вод), а на остальной акватории – в основном биологическими (интенсивностью продукционно-деструкционных процессов) и геохимическими (высачиванием углеводородов из донных слоев) факторами.

### Скорости трансформации органического вещества и регенерации биогенных элементов

Впервые изучение скоростей окислительно-восстановительных процессов и гидролитических процессов расщепления фосфоорганических соединений было проведено в водах Северного и Среднего Каспия в августе – сентябре 1995 г.

Измерение активности ферментов ЭТС и фосфатазы во фракции взвеси показало, что здесь происходит интенсивное преобразование ОВ.

В табл. 39 представлены данные по активности соответствующих ферментов в исследованных районах Каспийского моря.

**Активность ферментов ЭТС.** Исследованные районы Каспийского моря характеризуются значительной пространственной изменчивостью величин общей и удельной активностей ферментов ЭТС (табл. 39). Самые высокие скорости потребления кислорода отмечены в области маргинального фильтра между волжскими и каспийскими водами. Здесь и самые большие пределы изменения активности ЭТС, причем в поверхностных водах больше, чем в придонных (5,3–66 и 20–134 мклО<sub>2</sub>/л×ч, соответственно). Однако, интенсивность окислительных процессов в придонном слое в 2–4 раза выше, чем в поверхностном. Такие высокие скорости потребления кислорода объясняются скоплением микрогетеротрофов, биомасса которых возрастает при смешении вод разного генезиса [Агатова и др., 2005], и которые образуют биологический барьер в области маргинального фильтра [Лисицын, 1994], а в придонном слое к окислению ОВ может подключаться еще и микробентос. Несмотря на небольшие глубины в этом районе (14–16 м) при таких значительных скоростях потребления кислорода в придонных водах может понизиться насыщение их кислородом до 70–38%.

На Мангышлакском пороге средние скорости потребления О<sub>2</sub> уменьшаются в 2–4 раза, значительно уменьшаются и пределы изменения величин



**Таблица 39.** Средние значения активности ферментов ЭТС и щелочной фосфатазы в водах Каспийского моря

Фермент		Н м	Маргинальный фильтр	Мангышлакский порог	Восточный шельф	Восточный апвеллинг	Западный шельф	Дербентская впадина
Ферменты ЭТС	ЭТС <sub>общ</sub> мклО <sub>2</sub> /л×ч	0-5	38,2	13,7	22,8	26,9	11,2	15,6
		10-25	65,1	-	23,3	32,2	27,3	22,3
		30-50	-	15,3	17,3	22,7	54,3	11,6
		60-100	-	-	-	11,5	6,0	5,7
	ЭТС <sub>уд</sub> мклО <sub>2</sub> /ч×мг белка	0-5	98	91	165	294	158	159
		10-25	107	-	138	272	297	208
		30-50	-	108	348	307	572	119
		60-100	-	-	-	353	300	345
Т оборота ОВ, сут		0-5	42	63	39	38	68	51
		10-25	29	-	52	35	27	62
		30-50	-	64	91	33	12	115
		60-100	-	-	-	68	128	328
Щелочная фосфатаза	Р <sub>общ</sub> мкМ Р/л×ч	0-5	0,190	0,107	0,200	0,138	0,121	0,105
		10-25	0,321	0,053	0,192	0,198	0,146	0,180
		30-50	-	0,059	0,079	0,074	0,167	0,069
		60-100	-	-	-	0,074	0,056	0,037
	Р <sub>уд</sub> мкМ Р/ч×мг белка	0-5	0,668	0,691	1,100	1,520	1,716	1,031
		10-25	0,726	0,361	0,898	1,720	1,653	1,602
		30-50	-	0,644	1,267	1,091	1,768	0,725
		60-100	-	-	-	2,202	2,745	1,161
Т минерализации фосфора, ч		0-5	25	14	7	10	14	11
		10-25	7	33	10	9	11	13
		30-50	-	19	11	7	11	23
		60-100	-	-	-	21	20	34

этих скоростей как в поверхностных, так и в придонных водах (10–17 и 9,3– 1,3 мклО<sub>2</sub>/л×ч, соответственно). При этом средние величины удельных активностей остаются практически такими же, как и в области маргинального фильтра. Это значит, что в этом районе значительно сокращается численность микрогетеротрофов, способных потреблять кислород, но активность оставшихся клеток не изменяется.

В поверхностных водах восточного шельфа скорости окисления ОВ практически в 2 раза выше, чем в поверхностных водах Мангышлакского порога, Дербентской впадины и западного шельфа. Это происходит главным образом за счет большего содержания в этих водах микрогетеротрофов, потребляющих кислород. Однако в районе восточного апвеллинга повышенные скорости потребления кислорода связаны с увеличением ЭТС<sub>уд</sub>, т.е., скорее всего, с увеличением окислительно-восстановительной активности самих клеток гетеротрофного микропланктона. Если высокие значения ЭТС<sub>уд</sub> характерны для всего столба воды в районе апвеллинга (200–536 мклО<sub>2</sub>/ч×мг белка), то в других районах восточного шельфа такие величины ЭТС<sub>уд</sub> зафиксированы только в придонном слое. На западном же шельфе этот показатель увеличивается в слое 10–25 м, оставаясь высоким до дна.

В водах Дербентской впадины, в которых измерения активности ферментов ЭТС были сделаны, к сожалению, только до 100 м, максимальная скорость потребления кислорода характерна для скачка плотности за счет увеличения в этом слое не только количества, но и активности микрогетеротрофов. К 100 м эти скорости падают в 4 раза, несмотря на высокую активность потребления кислорода клеткой ( $\text{ЭТС}_{\text{уд}}$  220–557 мкл $\text{O}_2$ /ч×мг белка), за счет значительного уменьшения количества гетеротрофного микропланктона, способного на такое потребление.

Определение скоростей реакций, катализируемых ферментами ЭТС, позволило оценить время распада ОВ в исследуемых районах. Широкий диапазон значений  $\text{ЭТС}_{\text{общ}}$  и концентраций ОВ обусловил и большие колебания времени полного окисления ОВ – от 5 до 1138 сут. Полученные максимальные значения активностей ЭТС в области маргинального фильтра, несмотря на высокие концентрации РОВ и ВОВ, определяют здесь низкие времена рециклинга ОВ, в среднем, от 42 сут в поверхностных водах до 29 сут в придонных.

На восточном шельфе в поверхностных водах и в районе апвеллинга по всему столбу, исключая придонный слой, времена оборота ОВ также низкие (33–39 сут). Средние минимальные значения  $T_{\text{ов}}$  – 12 сут получены для слоя 30–50 м на западном шельфе не только благодаря высокой активности  $\text{ЭТС}_{\text{общ}}$ , но и низким концентрациям ОВ здесь.

В водах Дербентской впадины происходит увеличение средних значений  $T_{\text{ов}}$  от поверхности до глубины 100 м, где эти величины достигают максимальных значений (328 сут) в основном за счет снижения количества микропланктона, способного окислять разнообразные ОВ кислородом.

Интересно, что по активности  $\text{ЭТС}_{\text{общ}}$  во фракции микропланктона Каспийское море занимает среднее положение между Черным и Азовским морями. Здесь средние значения  $\text{ЭТС}_{\text{общ}}$  примерно на порядок больше максимальных черноморских значений и на порядок меньше максимальных значений в Азовском море. Величины же  $\text{ЭТС}_{\text{уд}}$  в водах этих морей в основном одного порядка. Таким образом, разные скорости окисления ОВ в экосистемах этих морей определяются количеством гетеротрофного микропланктона, способного на потребление кислорода.

**Активность щелочной фосфатазы.** В исследованных районах Каспийского моря наблюдается также довольно значительная пространственная неоднородность и интенсивности гидролитического расщепления фосфорорганических соединений. Самые высокие значения фосфатазной активности тоже характерны для придонного слоя в области маргинального фильтра (табл. 39). Здесь минимальны концентрации неорганического фосфора, поэтому минимальны времена его рециклинга (2–11 ч). Высокие значения  $P_{\text{общ}}$  (0,135–0,424 мкМ P/л×ч) обусловлены в основном численностью микроорганизмов, обладающих этим ферментом. В этом районе и в поверхностных, и в придонных водах самые низкие значения  $P_{\text{уд}}$ , исключая воды Мангышлакского порога.

На восточном и западном шельфе, а также в фотическом слое Дербентской впадины, как правило, максимальные значения  $P_{\text{общ}}$  характерны для гори-

зонтов с максимальными значениями концентраций хлорофилла «а» и максимальным пересыщением вод кислородом, т.е. интенсивный фотосинтез сопровождается интенсивными процессами регенерации фосфатов. В этих областях время минерализации органического фосфора изменяется от 9 до 14 ч. Ниже фотического слоя процессы отщепления фосфатов от фосфорорганических соединений замедляются в 2–3 раза при тех же или даже больших значениях  $P_{уд}$  и средние времена их рециклинга увеличиваются до 20–34 ч.

Такая быстрая регенерация неорганических фосфатов предполагает большой вклад в ПП продукции на их рециклинге.

Следует отметить, что, в отличие от ферментов ЭТС, в водах Каспийского моря величины  $P_{общ}$  и  $P_{уд}$  близки к величинам, наблюдаемым в кислородных водах Черного моря. Однако значения  $P_{общ}$  меньше в 10–100 раз величин, характерных для вод Азовского моря, при том, что  $P_{уд}$  одного порядка.

Таким образом, и в водах Каспийского моря идут интенсивные процессы преобразования и потребления ОВ микробиологическим звеном экосистемы.

### Биологическая продуктивность

Биологическая продуктивность всех основных экосистем моря очень изменилась, начиная с 1999 г., после вселения и распространения в его водах гребневика *Mnemiopsis leidyi* [Катунин, 2014]. Развитие этого вселенца тем или иным путем повлияло на структуру и продуктивность всех трофических уровней особенно в экосистемах Среднего и Южного Каспия. Так в составе фитопланктона начинают преобладать мелкоклеточные пиропитовые водоросли, которые практически полностью вытеснили диатомовую водоросль ризосолению. Это создает более благоприятные условия для питания и развития мирного зоопланктона. С другой стороны произошло резкое падение численности и биомассы кильки анчоусовидной, что связано с очень жесткой конкуренцией ее за пищу с гребневином. К настоящему времени ее промысловый запас потихоньку восстанавливается [Устарбекова, 2014].

На продуктивность же экосистемы Северного Каспия определяющее влияние оказывает сток р. Волга, его объем и состав веществ, поступающих с этим стоком. В первое десятилетие XXI в. поток аллохтонного ОВ увеличился в среднем в 1,6 раза, что предполагает обогащение донных отложений ОВ. Весьма вероятно, что из-за этого снизилось развитие оксифильных видов моллюсков, которые являются одним из основных объектов питания осетровых [Катунин, 2014].

Немаловажную роль как положительную, так и отрицательную в продуктивности каспийских вод могут играть и нефтепродукты. Нефть на шельфе Каспийского моря добывается около 200 лет, с тех пор как на Апшеронском шельфе близ Баку была пробурена первая нефтяная скважина. В настоящее время нефтедобычей и разведывательными работами охвачены акватории и Северного, и Среднего Каспия.

Интересно, что во все сезоны для районов интенсивной добычи нефти характерны большие скопления бактериопланктона и грибов, которые способны интенсивно усваивать нефтяные углеводороды [Новожилова,

Попова 1980, 1984]. К настоящему времени в водах Каспийского моря обнаружено свыше 100 видов бактерий, 30 видов грибов и 12 видов дрожжей, окисляющих НУ [Бутаев, Кабыш, 2002]. Таким образом, за двухвековую историю добычи нефти экосистема моря создала мощную микробиологическую сеть, способную перерабатывать нефтепродукты и на их основе создавать новое ОВ, которое может использоваться в ее основной трофической цепи, например, как это показано для Баренцева моря [Wassmann et al., 2006].

Полученные большие концентрации РОВ и ВОВ в исследуемых районах моря и высокие скорости деструкции ОВ гетеротрофным микропланктоном свидетельствуют о, возможно, большом вкладе аллохтонного ОВ в обеспечение высокой рыбопродуктивности моря [Агатова и др., 2005]. Косвенным доказательством этого положения может служить также выделение Д.Н. Катуниним [2014] областей воздействия грязевых подводных вулканов Южного Каспия в мезомасштабные продуктивные зоны, где постоянно обитают многочисленные популяции осетровых рыб.

В табл. 40 представлена динамика промысловых запасов полупроходных, пресноводных и морских рыб южного рыбохозяйственного района Волжско-Каспийского рыбохозяйственного бассейна, начиная с периода современного опускания уровня моря (2007 г.) и кончая 2016 г., когда уровень моря достиг отметки – 28,00м [ИАС «Водные биоресурсы» 2017].

**Таблица 40.** Динамика запасов (тыс. тонн) полупроходных, пресноводных и морских рыб южного рыбохозяйственного района Волжско-Каспийского рыбохозяйственного бассейна

Объект промысла	Год									
	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016
Вобла	41,4	39,8	43,2	33,3	22,8	25,1	28,8	29	29,5	27,9
Лещ	52,13	54,2	54,8	55,3	52,4	52,5	53,4	51,5	52,6	52,9
Судак	7,1	7,79	7,4	7,9	8,0	6,9	7,9	8,4	9,7	12,4
Сазан	14,64	14,8	14,5	15,5	15,7	15,9	15	14,7	14,8	14,9
Щука	25,1	22,6	25,8	27,3	30,3	31,5	31,8	32,5	32,3	33,5
Килька анчоусовидная	314,4	212,7	170,9	114,9	97,5	101,2	113	124	135,4	180
Килька обыкновенная	325,0	333,4	400,0	434,1	490,3	445,6	440,4	417,4	416,1	417
<b>Сумма</b>	<b>824</b>	<b>685</b>	<b>759</b>	<b>730</b>	<b>760</b>	<b>723</b>	<b>735</b>	<b>724</b>	<b>738</b>	<b>739</b>
Осетровые	49,05	32,12	30,64	27,45	21,35	17,69	16,41	-	12,11	9,92

Интересно, что за исследованный период суммарный годовой запас промысловых рыб остается практически неизменным. Исключение составляет 2007 г., суммарный запас в котором значительно превышал таковой в последующие года за счет большого запаса кильки анчоусовидной, который

потом начал стремительно уменьшаться, достигнув в 2011 г. минимальных значений. В это же время промысловый запас кильки обыкновенной достиг максимальных значений. Однако совершенно другую картину мы наблюдаем с осетровыми. Их промысловый запас с 2007 по 2015 г. уменьшился более, чем в 4 раза, несмотря на хорошее обеспечение пищей (табл. 40). Основная причина – это бесконтрольный браконьерский лов этой ценной рыбы всеми странами – хозяевами Каспийского моря [Катунин, 2014].

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ собственных и литературных данных распределения концентраций растворенного и взвешенного ОВ, его элементного и биохимического состава, а также скоростей его преобразования в продукционно-деструкционном цикле позволил выделить основные сходства и различия между этими показателями в экосистемах северных и южных морей России.

Для удобства сравнения основные показатели, характеризующие ОВ северных и южных морей России, сведены в табл. 41.

Как видно из таблицы, для всех морей характерна большая вариабельность концентраций РОВ и ВОВ не только в поверхностных, но и в глубинных водах. Наибольшие концентрации выделяются в фотическом слое в зоне интенсивного ПП, в подледной воде и в области маргинального фильтра.

Неравномерность распределения РОВ и ВОВ по всей акватории обуславливает и довольно значительные колебания вклада ВОВ в общее содержание ОВ. Его процентное содержание в общем пуле ОВ может изменяться на 2 порядка. Как правило, воды фотического слоя содержат больше взвешенного  $C_{\text{орг}}$ , чем глубинные воды. Исключения составляют районы морей, находящиеся под влиянием стока речных вод. Здесь в придонном слое содержание ВОВ может увеличиться в 2–4 раза по сравнению с поверхностным слоем.

Неоднородность распределения концентраций не только  $C_{\text{орг}}$ , но и  $P_{\text{орг}}$  и  $N_{\text{орг}}$  обуславливает и очень большую неоднородность значений молярных отношений С/Р и С/Н. Величины этих отношений для РОВ часто намного превышают значения классических отношений Редфильда (особенно С/Р), тогда как для ВОВ они практически совпадают с классическими величинами. Как правило, это связано с тем, что значительную долю РОВ составляют высокопреобразованные вещества, которые в процессе метаболизма морской экосистемы в первую очередь теряют такие важные для синтеза нового вещества биогенные элементы как азот и фосфор. ВОВ же в основном состоит из клеток автотрофного и гетеротрофного микропланктона, в которых сохраняются величины этих отношений, характерных для живой клетки.

Вообще не только моря, но и различные районы рассмотренных морей значительно отличаются по интенсивности продукционно-деструкционных процессов, по величине экспортной продукции, по содержанию ОВ, по его элементному и биохимическому составу, а также по межгодовой изменчивости всех этих показателей.

Как правило, во всех морях основным биохимическим компонентом РОВ являются углеводы, а ВОВ – белок. В период интенсивного фотосинтеза доля углеводов в РОВ может превышать 60%, а их содержание в ВОВ сравнивается с содержанием белка. Однако, как правило, в северных морях и в РОВ и в ВОВ большой вклад вносят липиды.

Углеводоподобные соединения, которые образуются в результате полимеризации углеводородов метанового ряда, могут быть указателем мест высачивания НУ, т.к. в таких активных морских регионах и на Севере, и на Юге происходит не уменьшение, а увеличение концентраций углеводов ко дну.

**Таблица 41.** Основные показатели, характеризующие ОВ северных и южных морей России

Море	Слой	РОУ мкМ/л	ВОУ мкМ/л	N <sub>орг</sub> мкМ/л	P <sub>орг</sub> мкМ/л	C/N в РОВ	C/P в РОВ	ПП мкгC <sub>орг</sub> /лхч	ЭТС мкгC <sub>орг</sub> /лхч	Фосфатаза мкМР/лхч
Белое	Фотический	417-1891	8,3-141	12-58	0,33-2,87	6-24	268-1152	0,83-48	0,05-17,25	0,002-0,249
	50-100м	184-916	8,3-108	12-20	0,20-4,10	6-83	223-2776		0,26-4,07	0,002-0,084
Баренцево	Фотический	83-664	0,33-21,3	5-45	0,30-0,70	2-40	160-1155	0,93-21,3	0,10-4,69	0,001-0,076
	50-750м	83-478	0,08-38,1	10-45	0,10-0,55	4-50	413-2800		0,10-1,00	0,001-0,030
Берингово	Фотический	48-486	1,83-115	4-22	0,31-2,80	7-15	90-330	2,32-37,2	0,05-38,50	0,006-0,066
	50-1000м	66-316	0,50-81,6	3-24	0,17-1,40	8-48	110-1160		0,05-5,00	0,002-0,032
Охотское	Фотический	47-703	1,2-50	5-54	0,14-1,48	2-127	74-1247	0,83-42,58	0,001-9,45	0,001-0,047
	50-1000м	40-388	0,6-24	0,3-34	0,04-1,27	2-682	52-3652		0,001-2,10	0,001-0,017
Черное	Фотический	158-667	8,3-29,2	2,4-88,3	0,02-3,54	10-88	854-8687	14,2-226,7	0,000-56,50	0,018-0,816
	50-1000м	200-833	5,6-9,7	5,6-81	0,03-3,28	2-44	93-3500		0,000-4,23	0,001-0,281
Азовское	Фотический	405-992	40,8-506	60,7-171	1,25-3,75	7-13	257-542	8,33-327,5	60,50-528,5	1,00-6,40
Каспийское	Фотический	600-1320	6,2-397	9,3-146	0,27-4,50	5-90	266-2453	13-110	5,80-32,55	0,053-0,321
	50-1000м	420-720	22-122	4,4-144	0,03-1,61	11-190	411-4248		2,85-5,75	0,037-0,074

Экосистемы этих морей создали мощную микробиологическую сеть, способную перерабатывать нефтепродукты и на их основе создавать новое ОВ, которое, вероятно, может использоваться в их главной трофической цепи.

Вообще при смешении вод разного генезиса происходит увеличение концентраций всех биохимических компонентов ОВ за счет наращивания биомассы микроорганизмов.

На основе изучения качественного состава ОВ предложен биохимический метод оценки тотальной биомассы автотрофного и гетеротрофного микро- и пикопланктона в морских водах различной трофности, исходя из концентраций взвешенных и растворенных углеводов и белка, соответственно. Это позволило сделать переоценку средней биомассы бактерио- и микропланктона и показать, что с учетом их мельчайших форм обеспеченность ихтиофауны пищей в исследованных морях возрастает в 2–3 раза по сравнению с ранее принятыми стандартами (табл. 42).

**Таблица 42.** Средняя биомасса зоопланктона и рыбы и их обеспеченность пищей в различных морях России (для зоопланктона КК=5, для рыбы КК=10)

Море	Зоопланктон, (x10 <sup>6</sup> т)			Рыба, (x10 <sup>6</sup> т)			
	Биомасса	Обеспеченность пищей		Биомасса	Обеспеченность пищей		
		без учета пико- и наноформ	с учетом пико- и наноформ		без учета пико- и наноформ	с учетом пико- и наноформ	исходя из биомассы зоопланктона
Черное	11,4	7,23	15,6	0,90	0,72	1,56	1,14
Каспийское	21,8	13,1	21	1,80	1,31	2,10	2,18
Белое	2,2	0,86	2,64	0,02	0,09	0,26	0,22
Берингово	306	287	685	12,40	28,70	68,5	30,6
Охотское	183	111	246	7,30	11,10	24,6	18,3

Характерной особенностью арктических и субарктических морей, определяющей их основные отличия от южных, является наличие динамичного ледяного покрова. Сезонные изменения ледяного покрова существенно влияют на формирование как биотической, так и абиотической структуры их экосистем. Это отражается и на распределении, и на качественном составе ОВ. Максимальные концентрации и РОВ, и ВОВ характерны для старых льдов. В водах, свободных ото льда, в поверхностном слое концентрации взвешенного С<sub>орг</sub> минимальны, тогда как подо льдом концентрации его в этом слое увеличиваются в 2-5 раз.

За последние 15–20 лет значительное освобождение Арктического бассейна от многолетнего льда в результате потепления климата привело к увеличению ПП в его экосистемах на 25–30%. В связи с этим увеличился и вертикальный поток ОВ от фотического слоя ко дну, что привело к увеличению биомассы бентоса.



Из исследованных северных морей самые высокие концентрации и РОВ, и ВОВ характерны для Белого моря. Это в основном обусловлено стоком рек Северная Двина, Онега и Кемь, воды которых содержат большие концентрации ОВ. Самые же высокие скорости ПП отмечены в местах не подверженных такому антропогенному загрязнению, а именно, в Бассейне и Кандалакшском заливе.

Экосистемы Баренцева моря находятся под большим влиянием атлантических вод. За последние 10 лет усилилась их «атлантификация», что увеличило распространение дальше на север бореального фито- и зоопланктона. Также здесь возросла продуктивность бактериопланктона. Все это обеспечивает высокую кормность баренцевоморских вод для промысловых гидробионтов. Произошло значительное географическое перераспределение промысловых объектов на акватории моря и появление новых видов рыб, обитающих в теплых атлантических водах. За современный период потепления климата произошли заметные изменения и в экосистеме Берингова моря. Во-первых, уменьшился вклад в ПП продукции ледового фитопланктона. Во-вторых, численность и биомасса зоопланктона стала выше в результате перемещения крупных, средних и мелких копепод Тихого океана на север в воды Анадырского зал., в воды беринговоморского шельфа и в аляскинские прибрежные воды. Потепление привело к миграции на север не только беспозвоночных, но и рыб.

В Охотском море на мелководном шельфе северного и северо-восточного районов в создании ПП большое значение имеет фитобентос. Не только высокая ПП, но и активная трансформация ОВ в микробиологической петле, создают пищевую биомассу, обеспечивающую продуктивность высших трофических уровней в этих водах.

В исследованных северных морях низкие энергии активаций основных реакций метаболизма (3–9 ккал/М) у микропланктона и зоопланктона – главных потребителей РОВ и ВОВ, позволяет им поддерживать интенсивность обмена, сопоставимую с интенсивностью обмена обитателей теплых вод.

В настоящее время нет определенных представлений, по какому сценарию пойдет дальнейшее пространственное распределение рыбопромысловых скоплений в этих морях в результате потепления климата. Существует мнение, что, если потепление будет продолжаться, то к середине настоящего столетия произойдет значительное изменение в составе пелагических рыбопромысловых сообществ северных морей. В частности, в их составе может значимо возрасти доля теплолюбивых видов.

Наглядные изменения, которые уже зафиксированы в биологическом сообществе арктических и субарктических морей на разных трофических уровнях, мало затронули валовое содержание РОВ и ВОВ в их экосистемах, т.к. это интегральные показатели, на концентрацию которых влияет множество как абиотических, так и биотических факторов.

В южных морях средние концентрации РОУ в 2–3 раза выше, чем в северных (исключая Белое море). Концентрации же ВОУ из всех исследованных морей минимальны в Черном море, а максимальны в Азовском.

Данные по содержанию и элементному составу ОВ, полученные в разные сезоны и годы (с 1989 и по 2015 гг.) как в шельфовом, так и в глубоковод-

ном районе Черного моря, показали, что самые высокие концентрации как РОВ, так и ВОВ характерны для периода высокой эвтрофированности моря (1989–1995 гг.). В пелагиали в период интенсивного фотосинтеза в фотическом слое возможны большие колебания концентраций РОУ, глубже 200 м в сероводородной зоне наблюдается либо постепенное увеличение его концентраций, либо уменьшение этих значений. Также неоднородно вертикальное распределение концентраций  $N_{\text{орг}}$  и  $P_{\text{орг}}$ .

Несмотря на некоторые положительные сдвиги в структуре и метаболизме черноморской экосистемы, спустя 20 лет после экологической катастрофы, в ее новом уровне организации велика роль пищевой цепи, состоящей из организмов с высокими скоростями дыхания и низкой пищевой ценностью. На шельфе для защиты от разного рода загрязнений увеличивается роль микроорганизмов, способных утилизировать разнообразные химические вещества.

С этой точки зрения возврат черноморской экосистемы, особенно по составу и продуктивности ее высших обитателей, к уровню до эвтрофикации маловероятен.

Характерной особенностью ОВ Азовского моря является большая доля в нем ВОВ. В Таганрогском заливе летом эта доля превышала 35%. Во все сезоны во всех исследованных экосистемах этого моря высокие концентрации ВОВ в основном обусловлены большими скоплениями здесь микрогетеротрофов, которые способны утилизировать разнообразные химические вещества, защищая экосистему от разного рода загрязнений. Однако возврат экосистемы собственно Азовского моря и его заливов, особенно по составу и продуктивности их высших обитателей, к прежнему уровню также маловероятен.

Значительные многолетние колебания уровня Каспийского моря в основном отражаются не на количестве, а на элементном и биохимическом составе ОВ.

Наличие сероводорода в глубинных водах Дербентской и Южно-Каспийской впадин и соответствующее увеличение ОВ здесь указывает на то, что за восьмилетнюю регрессию не произошло кардинального улучшения вертикального перемешивания моря в этих районах.

Большой вклад в общий пул ОВ нефтепродуктов прослеживается по распределению растворенных углеводов. Максимальные значения их концентраций характерны не только для фотического слоя, но и для глубинных слоев.

В водах Каспийского моря также идут интенсивные процессы преобразования и потребления ОВ микробиологическим звеном экосистемы.

За последние 10 лет суммарный годовой запас промысловых рыб здесь остается практически неизменным. Однако запас осетровых уменьшился более, чем в 4 раза, несмотря на хорошее обеспечение пищей. Основная причина – это бесконтрольный браконьерский лов этой ценной рыбы.

В отличие от северных морей за последние 30 лет основные изменения в экосистемах южных морей произошли не из-за климатических изменений, а из-за большой антропогенной нагрузки на них.

## Благодарности

Автор выражает глубокую признательность всем сотрудникам лаборатории морской экологии под руководством Виктора Вольфовича Сапожникова и лаборатории климатических основ биопродуктивности под руководством Бориса Николаевича Котенева, без поддержки и участия которых данная работа не могла бы появиться.

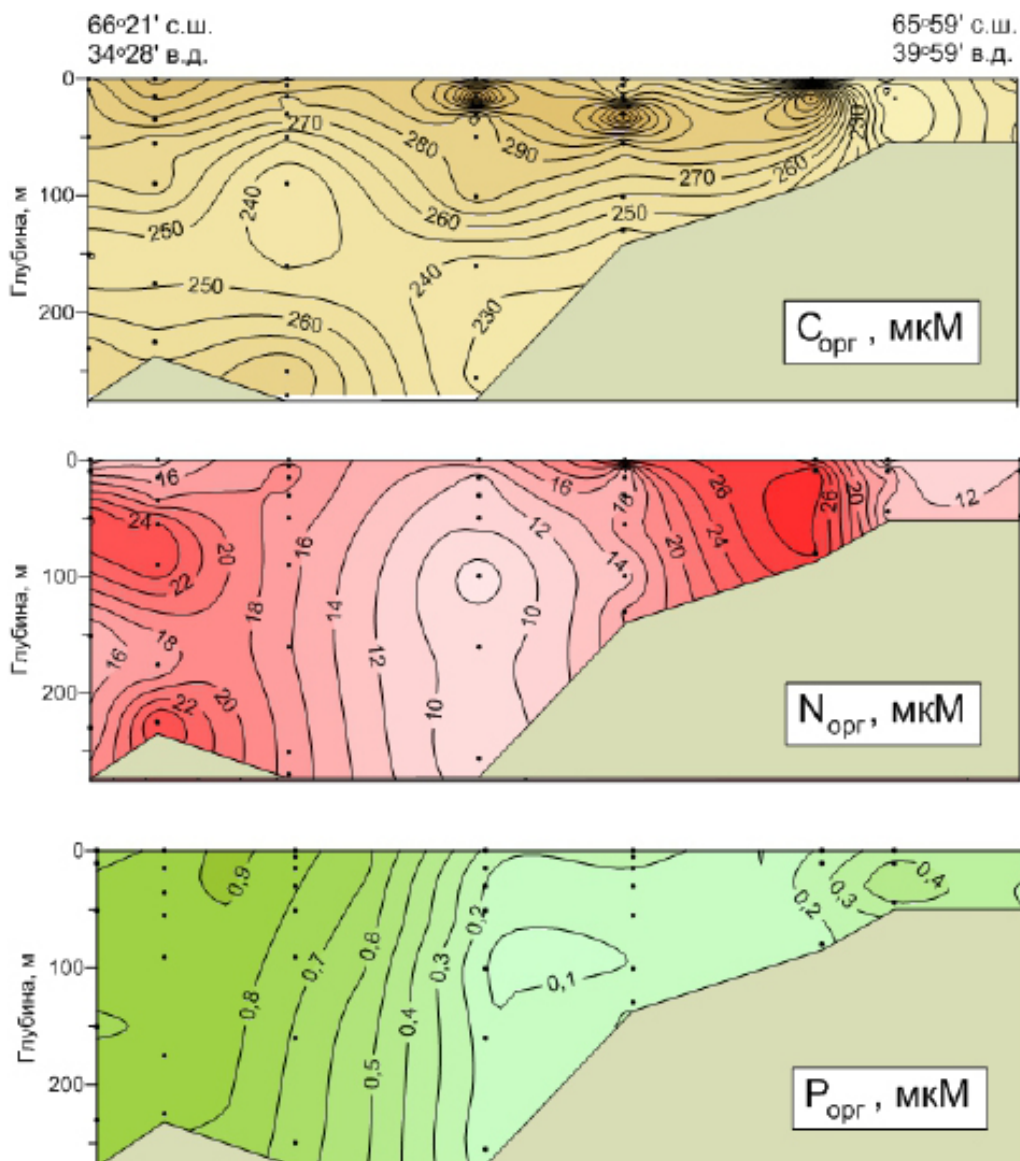
Особенно благодарю Лапину Наталью Михайловну, Торгунову Надежду Ивановну, Аржанову Наталью Владимировну, Налетову Ирену Александровну и Зозулю Надежду Михайловну, чье непосредственное участие в исследованиях органического вещества описанных морей, а также обсуждение и творческое осмысление полученных данных сделали возможным создание этой монографии.

Участие в совместных рейсах с Институтом океанологии РАН и Институтом Арктики и Антарктики позволило получить очень интересные данные как в южных, так и в северных морях. За что я очень благодарна академику Михаилу Евгеньевичу Виноградову, академику Александру Петровичу Лисицыну и начальнику Высокоширотной Арктической Экспедиции ААНИИ Владимиру Тимофеевичу Соколову.

## СПИСОК СПЕЦИАЛЬНЫХ АББРЕВЕАТУР И СОКРАЩЕНИЙ

ОВ	органическое вещество
ПП	первичная продукция
РОВ	растворённое органическое вещество
ВОВ	взвешенное органическое вещество
РОУ	растворённый органический углерод
ВОУ	взвешенный органический углерод
C <sub>орг</sub>	органический углерод
N <sub>орг</sub>	органический азот
P <sub>орг</sub>	органический фосфор
УФ	ультрафиолет
ВТКС	высокотемпературное каталитическое сожжение
CNH-анализатор	углерод-азот-водород анализатор
CN-анализатор	углерод-азот анализатор
АК	аминокислоты
НК	нуклеиновые кислоты
ЭТС	электрон-транспортная система
ЭТС <sub>уд</sub>	удельная активность ЭТС
ЭТС <sub>общ</sub>	общая активность ЭТС
СЛО	Северный Ледовитый океан
R <sub>уд</sub>	удельная активность фосфатазы
R <sub>общ</sub>	общая активность фосфатазы
P <sub>уд</sub>	удельная активность протеазы
P <sub>общ</sub>	общая активность протеазы
ОДУ	общий допустимый улов
НЭС	научно-экспедиционное судно
НИС	научно- исследовательское судно
ХПС	холодный промежуточный слой
ТПС	тёплый промежуточный слой
ОЧТ	основное черноморское течение
ЛДГ	лактатдегидрогеназа
ЛДГ <sub>уд</sub>	удельная активность лактатдегидрогеназы
ЛДГ <sub>общ</sub>	общая активность лактатдегидрогеназы
НУ	нефтяные углеводороды

## **ПРИЛОЖЕНИЕ**



**Рис. 12.** Распределение – растворенного  $C_{\text{орг}}$  (мкМ/л);  $N_{\text{орг}}$  (мкМ/л);  $P_{\text{орг}}$  (мкМ/л) на разрезе в Белом море, апрель 2003 г.

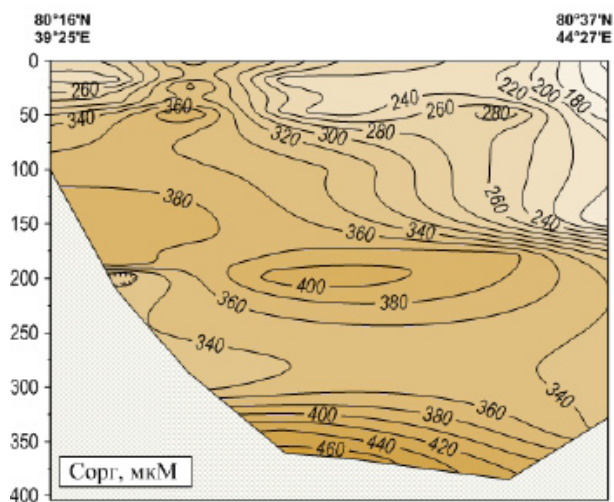
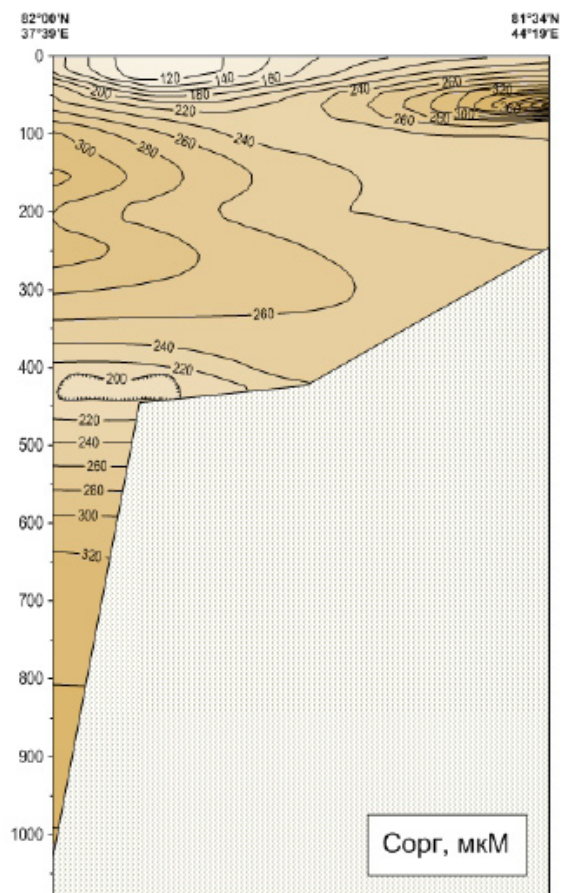
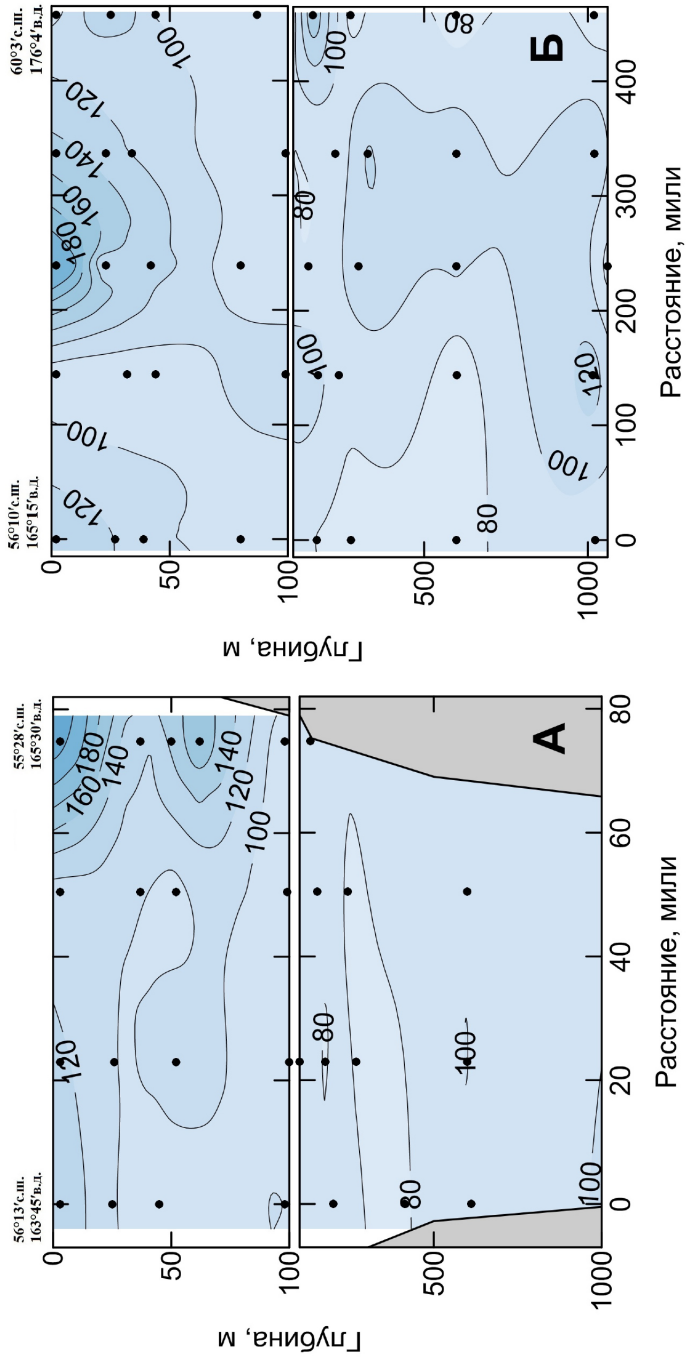


Рис. 28. Распределение РОУ (мкМ/л) на разрезах в высоких широтах Баренцева моря



**Рис. 42.** Распределение растворённого органического углерода (мкМ/л) в западной части Берингова моря в 2012 г.;  
 А– Камчатский пролив, Б – пелагиаль



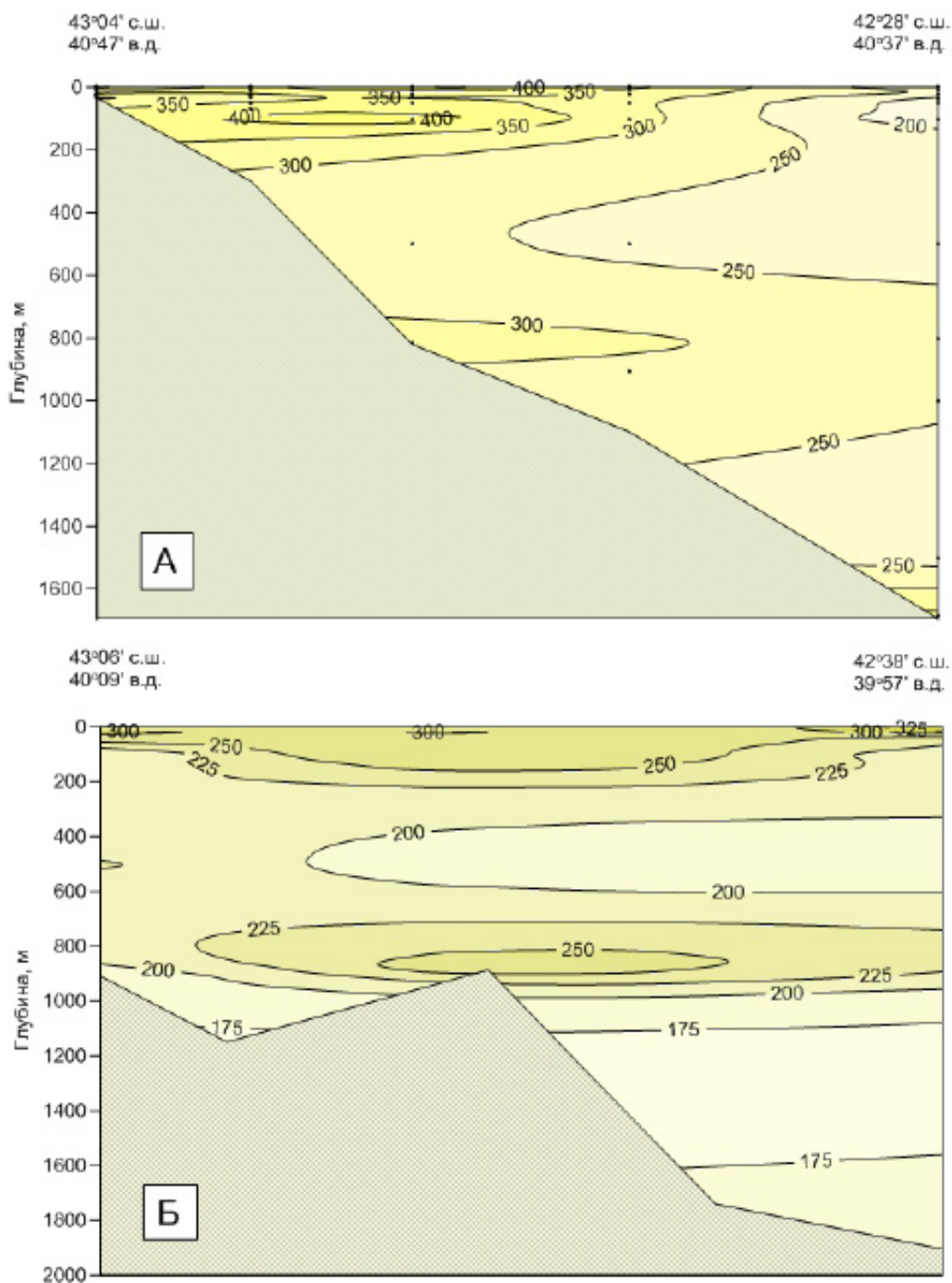
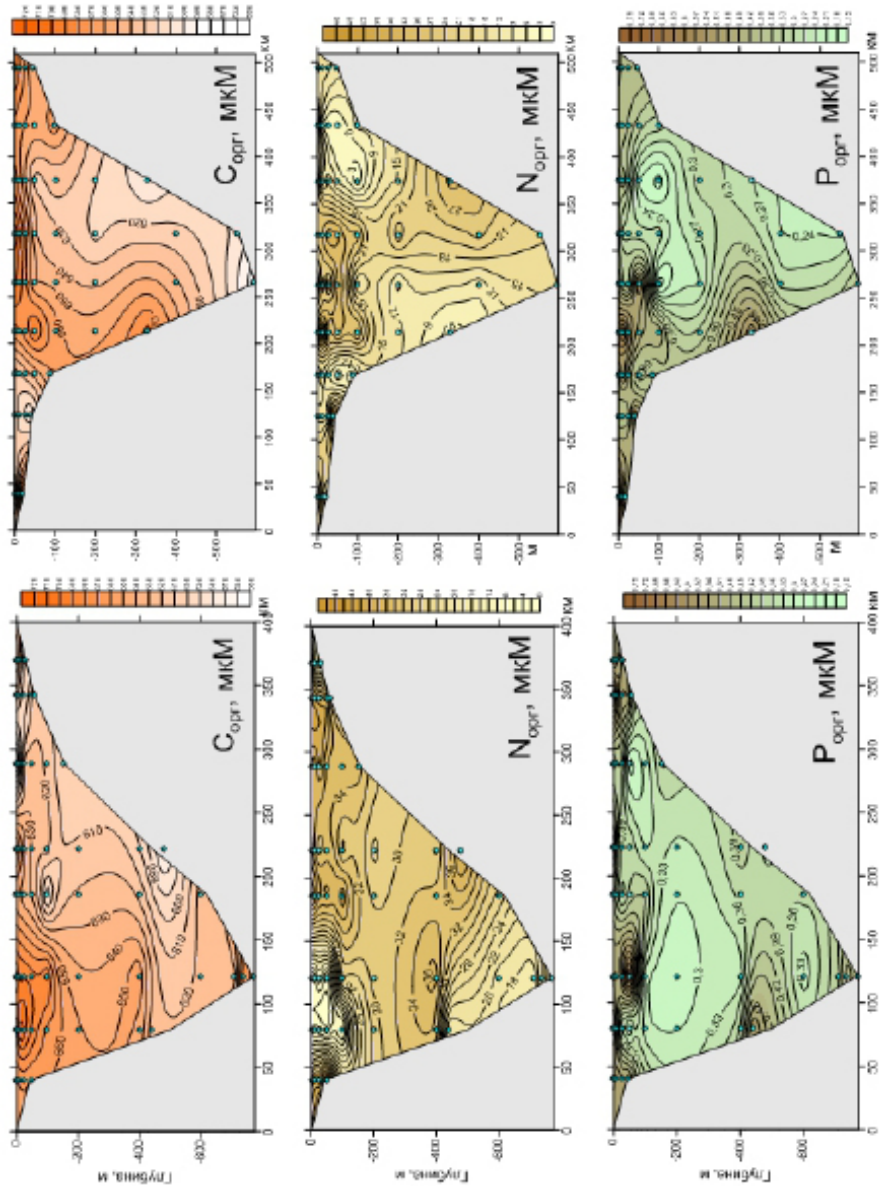


Рис. 68. Распределение РОУ (µM/l) на разрезах по Черному морю, май – июнь 2012 гг.

Разрез г. Дивичи - б. Кендыргли, июнь 2010 г.  
НПС "Исследователь Каспия"



Разрез г. Дербент - м. Песчаный, июнь 2010 г.  
НПС "Исследователь Каспия"

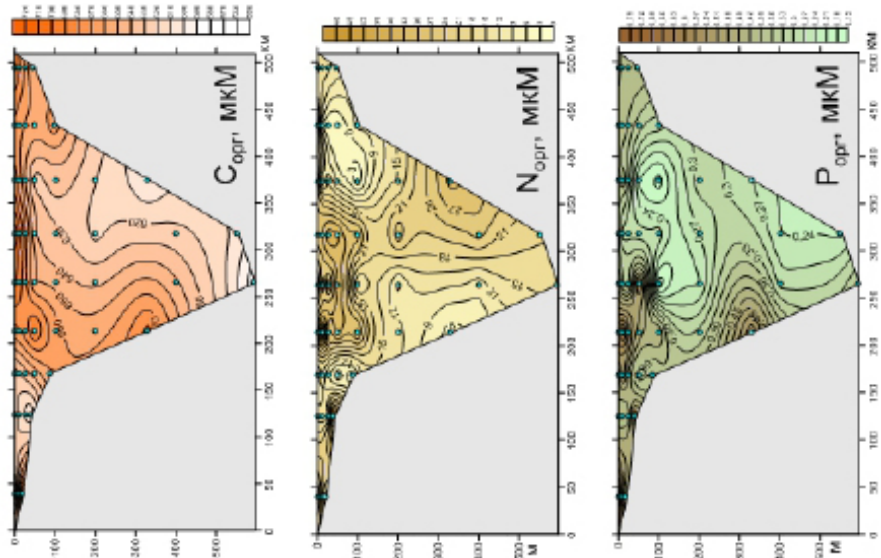


Рис. 74. Концентрации и распределение основных элементов ОВ в Дербентской впадине и на прилегающем шельфе

Разрез о. Куринский Камень - о. Огурчинский, июнь 2010 г.  
НПС "Исследователь Каспия"

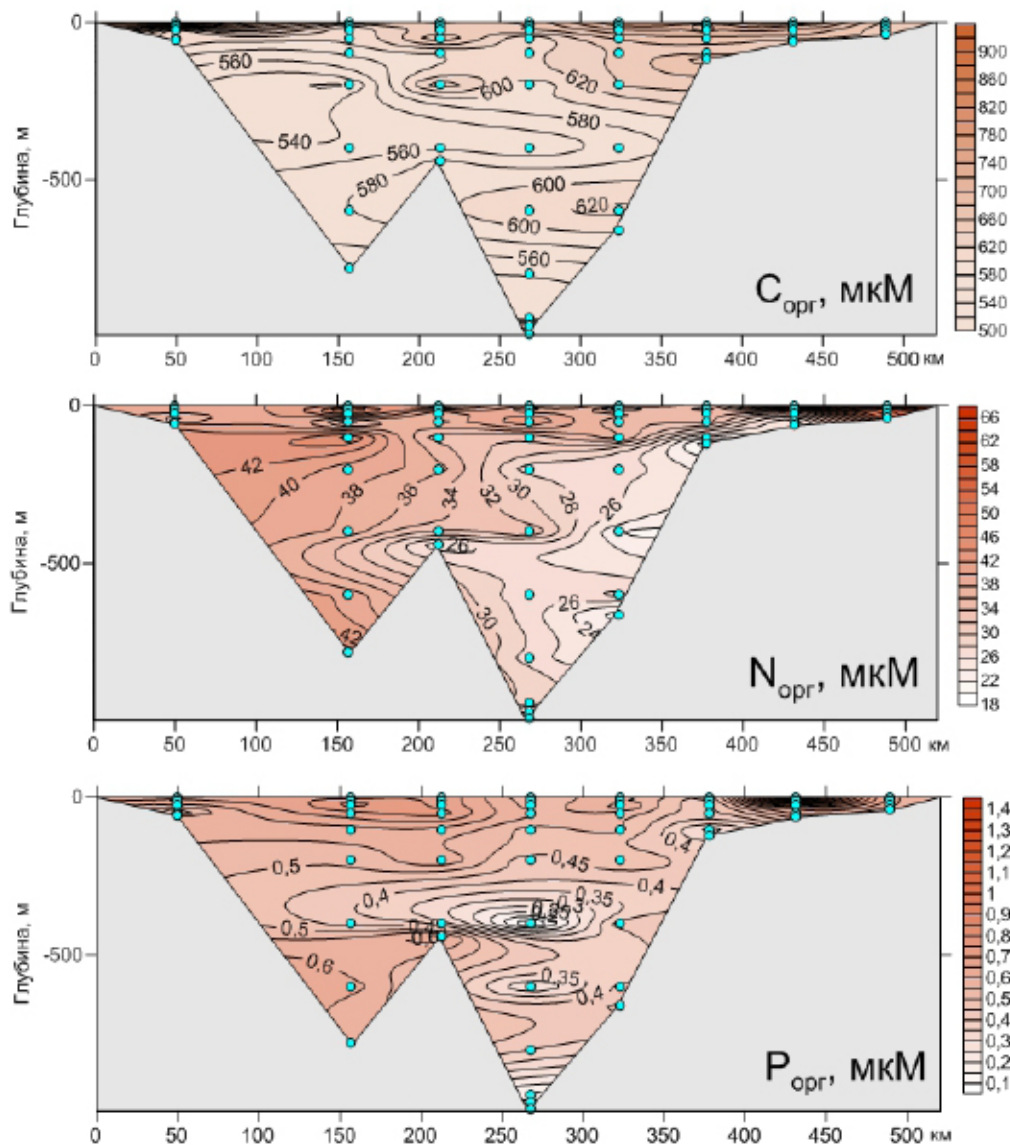


Рис. 77. Концентрации и распределение основных элементов ОВ в Южном Каспии

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

**Агатова А.И., Сапожников В.В., Винтовкин В.Р.** Влияние активности фосфатазы сестона на скорость минерализации фосфора и его оборачиваемость в продукционно-деструкционном цикле // *Океанология*. – 1985. – Т. 25. – № 1. – С. 66–73.

**Агатова А.И., Сапожников В.В., Торгунова Н.И.** Новые данные по биогидрохимии органического вещества в Черном море // *ДАН СССР*. – 1989. – Т. 309. – № 3. – С. 706–710.

**Агатова А.И., Торгунова Н.И.** Биохимический состав органического вещества Черного моря и скорости его преобразования // *Изменчивость экосистемы Черного моря, естественные и антропогенные факторы*. Ред. Виноградов .Е. М. – Наука, 1991 а. – С. 77–84.

**Агатова А.И., Лапина Н.М., Сапожников В.В.** Активность щелочной фосфатазы во взвеси как показатель интенсивности продукционно-деструкционных процессов прибрежных морских экосистем // *Изв. АН СССР*. – Сер. биол., 1991 б. – № 3. – С. 421–429.

**Агатова А.И., Лапина Н.М.** Оценка скоростей трансформации органического вещества и регенерации биогенных элементов в Беринговом море // *Изв. РАН*. – Сер. биол., 1994. – 2. – С. 278–289.

**Агатова А.И., Лапина Н.М., Торгунова Н.И., Пропп Л.Н.** Биохимический состав взвешенного и растворенного органического вещества в Беринговом море // *Комплексные исследования экосистемы Берингова моря*. Сб. научн. тр. ВНИРО. – М.: ВНИРО, 1995. – С. 204–226.

**Агатова А.И., Сапожников В.В., Торгунова Н.И.** Сравнительное определение растворенного органического вещества методом фотоокисления с персульфатом и методом высокотемпературного каталитического сжигания в различных морях // *Океанология*. – 1996 а. – Т. 36. – № 3. – С. 470–477.

**Агатова А.И., Дафнер Е.В., Сапожников В.В., Торгунова Н.И., Уколова Т.К.** Основные закономерности распределения растворенного и взвешенного органического вещества в Охотском море // *Океанология*. – 1996 б. – Т. 36. – С. 856– 64.

**Агатова А.И., Лапина Н.М.** Скорости преобразования органического вещества и регенерации биогенных элементов в водах Охотского моря // *Комплексные исследования экосистемы Охотского моря*. Сб. научн. тр. ВНИРО. – М.: ВНИРО, 1997. – С. 134–143.

**Агатова А.И., Аржанова Н.В., Торгунова Н.И.** Органический углерод, азот и фосфор в Охотском море // *Там же*. – С. 111–123.

**Агатова А.И., Лапина Н.М., Торгунова Н.И.** Содержание основных биохимических компонентов в водах Охотского моря // *Водные ресурсы*. – 1998. – Т. 25. – С. 206–216.

**Агатова А.И., Лапина Н.М., Торгунова Н.И.** Органическое вещество в водах высоких широт Баренцева и Норвежского морей // *Опыт системных океанологических исследований в Арктике*. – М. Научный мир, 2001 а. – С. 205–220.

**Агатова А.И., Лапина Н.М.** Органическое вещество во льдах высоких широт Баренцева моря // *Там же*. – С. 221–226.

**Агатова А.И., Лапина Н.М., Торгунова Н.И., Кирпичев К.Б.** Биохимические исследования морских экосистем солоноватых вод // *Водные ресурсы*. – 2001 б. – Т. 28. – С. 470–479.

**Агатова А.И., Лапина Н.М., Торгунова Н.И.** Скорость трансформации органического вещества в экосистемах арктических морей // *Арктика и Антарктика*. – М.: Наука. – 2004. – Вып. 3 (37). – С. 171–195.

**Агатова А.И., Аржанова Н.В., Лапина Н.М., Торгунова Н.А., Красюков Д.В.** Пространственно-временная изменчивость органического вещества в прибрежных экосистемах кавказского шельфа Черного моря // *Океанология*. – 2005 а. – Т. 45. – С. 670–677.

**Агатова А.И., Кирпичев К.Б., Лапина Н.М., Лукьянова О.Н., Сапожников В.В., Торгунова Н.И.** Органическое вещество Каспийского моря // *Океанология*. 2005 б. – Т. 45. – С. 841–850.

**Агатова А.И., Лапина Н.М., Торгунова Н.И.** Органическое вещество Баренцева моря // *Арктика и Антарктика*. – 2007. – Вып. 5. С. – 156–174.

**Агатова А.И., Лапина Н.М., Торгунова Н.И.** Органическое вещество Северной Атлантики // *Океанология*. – 2008. – Т. 48. – С. 200–214.

**Агатова А.И., Аржанова Н.В., Лапина Н.М., Торгунова Н.И.** Пространственно-временная изменчивость органического вещества Азовского моря // *Водные ресурсы*. – 2008. – Т. 35. – С. 703–714.

**Агатова А.И., Лапина Н.М., Торгунова Н.А.** Скорости процессов деструкции органического вещества в центральной части Арктического бассейна // *Океанология*. – 2011. – Т. 51. – С. 827–836.

**Агатова А.И., Лапина Н.М., Торгунова Н.А.** Органическое вещество, его элементный и биохимический состав в водах российской части Арктического бассейна в современных условиях // *Океанология*. – 2011. – Т. 51. – С. 450–460.

**Агатова А.И., Лапина Н.М., Торгунова Н.А.** Органическое вещество Белого моря // *Система Белого моря*. Том II. Сб. научн. тр. – М. Научный мир, 2012. – С. 92–548.

**Агатова А.И., Кивва К.К., Торгунова Н.И.** Пространственно-временная изменчивость органического вещества в водах Берингова моря // *Океанология*. – 2015. – Т. 55. – С. 204–216.

**Агатова А.И., Торгунова Н.И., Серебренникова Е.А., Духова Л.К.** Пространственно-временная изменчивость органического вещества в водах Каспийского моря в современный период уменьшения его уровня // *Водные ресурсы*. – 2017. В печати

**Айтатуллин Т.А., Лебедев В.Л., Хайлов К.М.** *Океан. Активные поверхности и жизнь* // Л.: Гидрометеиздат, 1979. – 191 с.

**Александрова О.А., Шевченко В.П., Фаль К., и др.** Новые данные о составе липидов взвеси в переходной зоне между Карским морем и морем Лаптевых (севернее архипелага Северная Земля) // *Океанология*. – 2000. – Т. 40. – С. 379–84.

**Александрова З.В., Баскакова Т.Е., Ромова М.Г.** Особенности гидрохимического режима и продуцирования первичного органического вещества в экосистеме в современный период // Гребневик *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) в Азовском и Черном морях: биология и последствия вселения. Ростов- на-Дону: БКИ, 2000. – С. 145–172.

**Александрова З.В., Баскакова Т.Е.** Гипоксия и ее некоторые последствия в Азовском море // *Вопросы рыболовства*. – 2013. – Т. 14. – С. 599–616.

**Алиев А.А.** Грязевые вулканы Каспийского моря // *Геология и полезные ископаемые мирового океана*. – Вып. № 1 (35). – 2014.

**Алимов А.Ф.** Продукционная гидробиология и функционирование экосистем // Новые идеи в океанологии. М.: Наука. – 2004. – Т. 1. – С. 264–279.

**Алимов А.Ф., Алексеев А.П., Бергер В.Я.** Марикультура как способ увеличения промысловых ресурсов Белого моря // *Вестник РАН*, 2008. – Т. 78. – С. 792–99.

**Андреева Н.М., Агатова А.И.** Биологическая активность донных осадков в некоторых районах Антарктики и у берегов Перу // *Океанология*. – 1985. – Т. 5. № 6. С. – 959–965.

**Аржанова Н.В., Грузевич А.К., Сапожников В.В.** Гидрохимические условия в Белом море летом 1991 г. // *Комплексные исследования экосистемы Белого моря*. Сб. научн. тр. ВНИРО.– М. ВНИРО, 1994. – С. 25–52.

**Аржанова Н.В., Зубаревич В.Л., Сапожников В.В.** Сезонные изменения запасов биогенных элементов в эвфотическом слое и оценка первичной продукции в Беринговом море // *Комплексные исследования экосистемы Берингова моря*. Сб. научн. тр. ВНИРО. М., ВНИРО, 1995. – С. 162–179.

**Афанасьев Д.Ф., Цыбульский И.Е., Барабашин Т.О.** и др. Прибрежные биоценозы полуострова Абрау Черного моря в 210–2012 гг. // *Вопр. Рыболовства*. – 2013. – Т. 14. – С. 736–743.

**Бабков А.И.** *Гидрология Белого моря*. С.-Петербург: ЗИН, 1998. – 94 с.

**Баланов А.А., Радченко В.И.** Состав и распределение рыб в мезо- и батипелагиали Берингова и Охотского морей // *Комплексные исследования экосистемы Берингова моря*: Сб. научн. тр. – М.: ВНИРО, 1995. – С. 335–343.

**Беляева А.Н., Романкевич Е.А.** Органическое вещество в толще вод Баренцева моря // *Океанология*. – 1983. – Т. 23. – С. 255–263.

**Бенжитский А.Г., Петров В.С., Ильин Г.В., Гордиенко А.П.** Изучение пространственно-временной изменчивости АТФ микропланктона в динамически активных зонах Баренцева и Норвежского морей // *Экология моря*. – 1992. – № 40. – С. 15–20.

**Бергер В.Я.** *Продукционный потенциал Белого моря*. С.-Петербург, 2007. – С. 250.

**Биологические ресурсы Белого моря: изучение и использование**. РАН. С.-Петербург, 2012. 376 с.

**Богданов М.А.** Сравнительная характеристика поля поверхностей температуры Охотского моря в весенне-летние периоды 1992–94 гг. // *Комплексные исследования экосистемы Охотского моря*. Сб. научн. тр. – М.: ВНИРО, 1997. – С. 45–50.

**Бронфман А.М., Дубинина В.Г., Макарова Г.Д.** Гидрологические и гидрохимические основы продуктивности Азовского моря. – М.: Пищевая пром-сть, 1979. – 288 с.

**Бруевич С.В.** К химии осадков Охотского моря // Труды Института Океанологии АН СССР. 1956. – Т. 17. – С. 41–132.

**Брызгалов В.А., Иванов В.В.** Многолетняя и сезонная изменчивость химического стока рек бассейна Белого моря в условиях антропогенного воздействия // Экологическая химия. 2002. – Т. 11. – С. 91–104.

**Буслов А.В.** Минтай восточного побережья Камчатки: современное состояние запасов и рекомендации по рациональной эксплуатации // Известия ТИНРО. – 2008. – Т. 152. – С. 3–17.

**Бутаев А.М., Кабыш Н.Ф.** О роли углеводородокисляющих микроорганизмов в процессах самоочищения прибрежных вод дагестанского побережья Каспийского моря от нефтяного загрязнения // Вестник Дагестанского научного центра РАН. – 2002. – № 11. – С. 1–9.

**Ведерников В.И., Демидов А.Б., Судьбин А.И.** Первичная продукция и хлорофилл в Карском море в сентябре 1993г. // Океанология. – 1994. – Т. 34. – С. 693–03.

**Вентцель М.В., Микаэлян А.С., Кокуркина Е.Н.** Биомасса и разнообразие фитоценозов Берингова и Охотского морей в летний период // Комплексные исследования экосистемы Берингова моря. Сб. научн. тр. – М.: ВНИРО, 1997. – С. 305–310.

**Верхунов А.В., Рид Р.К., Ткаченко Ю.Ю., Крюков В.В.** Крупномасштабная изменчивость циркуляции Берингова моря // Там же. – С. 39–52.

**Виноградов М.Е., Цейтлин В.Б., Сапожников В.В.** Первичная продукция в океане // Журнал общей биологии. – 1992. – Т. 53. – С. 314–327.

**Виноградов М.Е., Шушкина Э.А., Копелевич О.В., Шеберстов С.В.** Фотосинтетическая продукция Мирового океана по спутниковым и экспедиционным данным // Океанология. – 1996. – Т. 36. – С. 566–575.

**Виноградов М.Е., Шушкина Э.А.** Экосистемы арктической пелагиали // Опыт системных океанологических исследований в Арктике. М.: Научный мир. – 2001. – С. 282–288.

**Виноградов М.Е., Ведерников В.И., Романкевич Е.А., Ветров А.А.** Компоненты цикла углерода в Арктических морях России. Первичная продукция и потоки  $C_{org}$  из фотического слоя // Океанология. – 2000. – Т. 40. – С. 221–233.

**Гидрохимия Белого моря** // Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Том II, Белое море, вып. 2. Монографический справочник под ред. Ф.С. Терзиева. – Л.: Гидрометеоздат, 1991. – С. 8–129.

**Горшкова Т.И.** Органическое вещество современных шельфовых осадков северных морей СССР // Проблемы геологии шельфа. – М.: Наука, 1975. – С. 66.

**Гребневик Mnemiopsis Leidy (A. Agassiz)** в Азовском и Черном морях: биология и последствия вселения. – Ростов-на-Дону: БКИ, 2000. – 500 с.

**Грузевич А.К., Аржанова Н.В., Сапожников В.В.** Мезомасштабные вихри над шельфом и материковом склоне и их влияние на формирование гидрохимической структуры Охотского моря // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. Сб. научн. тр. – М.: ВНИРО, 1997. – С. 79–86.

**Дарницкий В.Б., Лучин В.А.** Особенности горизонтальной структуры климатических течений Охотского моря с месячной дискретностью // Там же. – С. 19–25.

**Дацко В.Г.** Органическое вещество в водах южных морей СССР. М.: изд. АН СССР, 1959. – 71 с.

**Дружков Н.В., Дружкова Е.И., Ларионов В.В., Тюряков А.Б.** Состав и вертикальное распределение ледовой микробиоты в северной части Баренцева моря в начале зимнего периода // Опыт системных океанологических исследований в Арктике. – М. Научный мир, 2001. – С. 325–355.

**Житний Б.Г.** Биологические ресурсы Белого моря и их промысловое использование. – Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. – 270 с.

**Журавель Е.В., Безвербная И.П., Бузолева Л.С.** Микробная индикация загрязнения прибрежных вод Охотского моря и Авачинской бухты // Биология моря. – 2004. – Т. 30. – С. 138–142.

**Иванов Д.И.** (ред.) Изменение режима, кормовой базы и запасов рыб Азовского бассейна в связи с регулированием стока рек. Тр. АЗНИИРХ. – 1960. Т.1. – Вып.1. – 453 с.

**Ильин Г.В.** Активность щелочной фосфатазы и ее влияние на скорость оборачиваемости фосфора в продукционно-деструкционном цикле в водах Баренцева и Норвежского морей // Океанология. – 1993. – Т. 33. – С. 86–91.

**Катунин Д.Н.** Гидроэкологические основы формирования экосистемных процессов в Каспийском море и дельте реки Волги. – Астрахань: КаспНИРХ, 2014. – 478 с.

**Колосова Е.Г.** Температурный фактор и распределение массовых видов беломорского зоопланктона // *Океанология*. – 1975. – Т. 15. № 1. – С. 129–135.

**Коновалов С.К., Еремеев В.Н.** Региональные особенности, устойчивость и эволюция биогеохимической структуры вод Черного моря // Устойчивость и эволюция океанологических характеристик экосистемы Черного моря. НАН Украины.: Севастополь, 2012. – С. 273–300.

**Корнеева Г.А., Степанова Е.А., Шевченко В.П., Романкевич Е.А.** Изучение биохимической деструкции органического вещества в морской воде и донных осадках Норвежского моря // Опыт системных океанологических исследований в Арктике. – М. Наука, 2012. – С. 271–280.

**Косарев А. Н.** Каспийское море. Структура и динамика вод. – М.: Наука, 1990. – 164 с.

**Котенев Б.Н.** Динамика вод как важнейший фактор долгопериодной изменчивости биопродуктивности вод и воспроизводства рыбных запасов Берингова моря // Комплексные исследования экосистемы Берингова моря. – М.: ВНИРО, 1995. – С. 7–38.

**Кравчишина М.Д., Леин А.Ю., Паутова Л. А., Ключиткин А.А. и др.** Вертикальное распределение взвешенных веществ в Каспийском море в начале лета // *Океанология*. – 2016–Т. 56. – С. 901–918.

**Кузнецов А.П., Виноградов М.Е.** О фотосинтезе и потоках органического углерода, углекислого газа и кислорода в океане // Изв. РАН, сер. биол., 2001. – № 1. – С. 96–99.

**Кузнецов Л.Л., Шошина Е.В.** Фитоценозы Баренцева моря. Апатиты, 2003. – 308 с.

**Кукушкин А.С.** Изменчивость содержания взвешенного органического вещества в верхнем слое в глубоководной части Черного моря // *Океанология*. – 2014. – Т. 54. – С. 646–658.

**Купцов В.М., Лисицын А.П., Шевченко В.П.** <sup>234</sup>Th как индикатор потоков взвешенного вещества в Карском море // *Океанология*. – 1994. – Т. 34. – С. 759–765.

**Куропаткин А.П., Жукова С.В., Шишкин В.М. и др.** Изменение солёности Азовского моря // Вопросы рыболовства. – 2013. – Т. 14. – С. 666–673.

**Кучерявенко А.В.** Органическое вещество в мелководных бухтах залива Посыета. – Владивосток: ТИНРО-центр, 2002. – 86 с.

**Лапина Н.М., Селин П.Ю.** Азот и фосфор в зоне сосуществования кислорода и сероводорода в Черном море // Тез. докл. всероссийской конф. «Экосистемы морей России в условиях антропогенного пресса». – Астрахань, 1994. – С. 274–275.

**Лапина Н.М., Торгунова Н.И., Агатова А.И.** Органическое вещество во льдах Северного Ледовитого Океана // Вопросы промысловой океанологии. – 2011. – Вып. 8. № 2. – С. 156–172.

**Латун В.С.** Влияние рыбного промысла на устойчивость экосистемы Черного моря // Устойчивость и эволюция океанологических характеристик экосистемы Черного моря. НАН Украины. – Севастополь, 2012. – С. 331–353.

**Лебедева Л.П., Шушкина Э.А., Виноградов М.Е.** Динамическая модель пелагической экосистемы Карского моря // *Океанология*. – 1994. – Т. 34. – С. 724–729.

**Лейн А.Ю., Гальченко В.Ф., Пименов Н.В., Иванов М.В.** Роль процессов бактериального хемосинтеза и метанотрофии в биохимии океана // *Геохимия*. № 2. – 1993. – С. 252–268.

**Лейн А.Ю., Пименов Н.В., Виноградов М.Е., Иванов М.В.** Скорость CO<sub>2</sub>-ассимиляции и бактериальная продукция органического вещества на гидротермальных полях 26°С.ш. и 29°С.ш. Срединно-Атлантического хребта // *Океанология*. – 1997. – Т. 37. – С. 396–407.

**Леонов А.В., Дубинин А.В.** Взвешенные и растворенные формы биогенных элементов, их соотношение и взаимосвязь в основных притоках Каспийского моря // *Водные ресурсы*. – 2001. – Т. 28. № 3. – С. 261–279.

**Леонов А.В., Стыгар О.В.** Математическое моделирование процессов биотрансформации органических веществ для изучения условий эвтрофирования вод поверхностного слоя Каспийского моря // *Водные ресурсы*. – 2001. – Т. 28. – С. 587–605.

**Лисицын А.П.** Маргинальный фильтр океанов // *Океанология*. – 1994. – Т. 34. – С. 735–747.

**Лисицын А.П.** Процессы в водосборе Белого моря: подготовка, транспортировка и отложение осадочного материала, потоки вещества, концепция «живого водосбора» // Система Белого моря. Том 1. – М.: Научный мир, 2010. – С. 353–445.

*Лисицын А.П., Шевченко В.П., Виноградов М.Е. и др.* Потоки осадочного вещества в Карском море и в эстуариях Оби и Енисея // *Океанология*. – 1994. – Т. 34. – С. 748–758.

*Лопухин А.С.* Распределение микропланктона в Черном море по результатам определения аденозинтрифосфата // *Современное состояние экосистем Черного моря*. – М.: Наука, 1987. – С. 139–143.

*Лукашев Ю.Ф.* Соединения азота в воде Черного моря // *Тр. ИО АН СССР*, 1973. – Т. 63. – С. 114–121.

*Люцарев С.В.* Содержание растворенного органического углерода (нелетучие фракции) в водах Черного моря // *ДАН РФ*, 1996. – Т. 347. – С. 239–241.

*Люцарев С.В., Коннова Ю.В., Коннов В.А.* Состав и распределение взвешенного органического вещества в Беринговом море // *Океанология*. – 1988. – Т. 28. – С. 72–77.

*Максимова М.П.* Органический углерод и окисляемость в водах Белого моря // *Изв. Карельского и Кольского филиалов АР СССР*. – 1959. – № 1. – С. 71–74.

*Максимова М.П., Метревели М.П.* Органическое вещество в водах дельты и устьевое взморья Волги. – М.: ОНТИ ВНИРО, 1982. – 121 с.

*Максимова М.П., Владимирский С.С.* Органический углерод в водах Белого моря в летний период 1984 г. // *Океанология*. – 1988. – Т. 28 (5). – С. 753–758.

*Мельников И.А.* Экосистема арктического морского льда. – М, 1989г. – 191 с.

*Матишов Г.Г., Гаргопа Ю.М., Бердников С.В., Дженюк С.Л.* Закономерности экосистемных процессов в Азовском море. – М.: Наука, 2006. – 304 с.

*Матишов Г.Г., Павлова Л.Г., Ильин Г.В. и др.* Химические процессы в экосистемах северных морей (гидрохимия, геохимия, нефтяное загрязнение). – Апатиты: КАНЦ РАН, 1997. – 404 с.

*Митина Н.Н., Малашенков Б.М.* Влияние изменений уровня Каспийского моря на устойчивость ряда элементов экосистемы его северного региона // *Вода: химия и экология*. – 2013. – № 6. – С. 10–15.

*Мишустина И.Е., Батурина М.В.* Ультрамикрорганализмы и органическое вещество океана. – М.: Наука, 1984. – 94 с.

*Монографический справочник. Проект Моря. Гидрометеорология и гидрохимия морей. Каспийское море.* – С-Пб.: Гидрометеоиздат, 1996. – Т. 6. Вып. 2. – 322 с.

*Мордасова Н.В.* Некоторые особенности распределения хлорофилла в Охотском море // *Океанология*. – 1997. – Т. 37. – № 4. – С. 538–546.

*Мордасова Н.В., Вентцель М.В.* Особенности распределения фитопигментов и биомассы фитопланктона в Белом море в летний сезон // *Комплексные исследования экосистемы Белого моря*. – М.: ВНИРО, 1994. – С. 83–92.

*Мордасова Н.В., Метревели М.П., Вентцель М.В.* Пигменты фитопланктона в западной части Берингова моря // *Комплексные исследования экосистемы Берингова моря*. – М.: ВНИРО, 1995. – С. 256–264.

*Мордасова Н.В., Зубаревич В.Л., Зозуля Н.М.* Гидрохимические исследования северной части Баренцева моря // *Опыт системных океанологических исследований в Арктике*. – М.: Научный мир. – 2001. – С. 196–204.

Мусаева Э.И., Колосова Е.Г. Распределение зоопланктона Берингова моря // *Комплексные исследования экосистемы Берингова моря*. – М.: ВНИРО, 1995 (а). – С. 318–329.

*Мусаева Э.И., Колосова Е.Г.* Закономерности распределения зоопланктона Охотского моря и прикурильских вод Тихого океана летом 1992– 93 гг. // *Океанология*. – 1995 (6). – Т. 35. № 5. – С. 713–720.

*Налетова И.А., Владимирская Е.В.* Аминокислоты, растворенные в морской воде, как один из показателей физиологического состояния экосистем // *Океанология*. – 1977. – Т.17 (6). – С. 1010–1015

*Налетова И.А., Сапожников В.В.* Биогенные элементы и продукционно-деструкционные процессы в Белом море // *Океанология*. – 1993. – Т. 33. – С. 95–200.

*Немировская И.А.* Углеводороды в океане. – М.: Научный мир, 2004. – 328 с.

*Одум Ю.* Экология. – М.: Мир, 1986. – Т. 1. – 328 с.

*Новожилова М.И., Попова Л.Е.* Бактериопланктон Среднего и Южного Каспия // *Экологические аспекты водной микробиологии*. – Новосибирск: Наука, 1984. – С. 27–34.



**Парсонс Т., Такахаши М., Харгрейв Б.** Биологическая океанография. – М: Легкая и пищевая пром., 1982. – 432 с.

**Пахомова А.С., Затучная Б.М.** Гидрохимия Каспийского моря. – Л.: Гидрометеиздат, 1966. – 343 с.

**Пересыпкин В.И., Щербаков Ф.А.** Органический углерод и лигнин в верхнем слое донных осадков Кандалакшского залива Белого моря // *Океанология*. – 1992. – Т. 32. – № 6. С. 1050–1058.

**Пересыпкин В.И., Романкевич Е.А., Артемьев В.Е.** Углеводороды в донных осадках устья р. Северная Двина и южной части Двинского залива // *Океанология*. – 2005. – Т. 45. С. 52–56.

**Плотников В.В.** Изменчивость ледовых условий дальневосточных морей России и их прогноз. – Владивосток: Дальнаука, 2002. – 172 с.

**Плюснин Ю.М.** Поморы: Население побережий Белого моря в годы кризиса, 1995–2001 гг. – Новосибирск, РАН, Сиб.отд., 2003 г. – 142 стр.

**Пропп М.В., Пропп Л.Н.** Поровые воды и преобразование биогенных элементов в морских сублиторальных песках // *Биология моря*. – 2001. – Т. 27. – С. 48–55.

**Романенко В.И.** Первичная продукция органического вещества в процессе фотосинтеза в каскаде волжских водохранилищ // *Биологическая продуктивность и качество воды Волги и ее водохранилищ* / Под ред. Буторина Н.В. – М.: Наука, 1984. – С. 48–60.

**Романкевич Е.А., Ветров А.А.** Цикл углерода в арктических морях России. – М. Наука, 2001. – 301 стр.

**Сапожников В.В.** Новые представления о гидрохимической структуре Черного моря // *Изменчивость экосистемы Черного моря*. – М.: Наука. – 1991. – С. 34–46.

**Сапожников В.В., Белов А.А.** Условия появления сероводорода в глубоководных котловинах Среднего и Южного Каспия // *Океанология*. – 2003. – Т. 43. – № 3. – С. 368–370.

**Сапожников В.В., Аржанова Н.В., Мордасова Н.В.** Гидрохимическая основа биопродуктивности и продукционно-деструкционные процессы в Белом море // *Система Белого моря*. Том II. – М.: Научный мир. – 2012. – С. 433–473.

**Серебряникова Е.А., Сапожников В.В., Духова Л.А.** Особенности изменчивости гидрохимических условий в глубоководных котловинах Каспийского моря // *Океанология*. – 2015. Т. 55. – № 2. – С. 1–7.

**Скопинцев Б.А.** Формирование современного химического состава вод Черного моря. – Гидрометиздат, Ленинград, 1975. – 336 стр.

**Сорокин Ю.И.** Экспериментальное исследование бактериальной редукции сульфатов в Черном море при помощи  $S^{35}$  // *Микробиология*. – 1962. – Т. 31. – С. 329–395.

**Сорокин Ю.И.** Первичная продукция в Беринговом море // *Комплексные исследования экосистемы Берингова моря*. – М. ВНИРО. – 1995. – С. 264–276.

**Сырьевая** база российского рыболовства в 2012г: Справочно-аналитические материалы. – М.: Изд-во ВНИРО, 2012. – 511 с.

**Старикова Н.Д., Яблокова О.Г.** Углеводы в Черном море // *Океанология*. – 1972. – Т. 12. – С. 431–436.

**Старикова Н.Д., Коржикова Л.И.** Содержание и состав аминокислот в воде, взвеси, осадках и грунтовых растворах Черного моря // *Геохимия*. № 2. – 1972. – С. 236–240.

**Студеникина Е.И., Мирзоян З.А., Сафронова Л.М.** Характеристика экосистемы Азовского моря в условиях изменения природных и антропогенных факторов // *Защита окружающей среды в нефтегазовом комплексе*. – 2006. – № 9. – С. 67–70.

**Теплинская Н.Г.** Бактериопланктон и бактерии-деструкторы ОВ // *Жизнь и условия ее существования в пелагиали Баренцева моря*. – Апатиты, 1985. – С. 74–99.

**Устарбекова Д.А.** Некоторые особенности биологии анчоусовой кильки *Clupeonella engrauliformis* (Borodin, 1904) Каспийского моря // *Вестник АГТУ*. Сер: Рыбное хозяйство. – 2014. – № 4. – С. 1–8.

**Хайлов К.М.** Околограничные явления в водоемах и перспективы их использования и биотехнологии // *Экология*. – 1982. – № 6. – С. 3–9.

**Характеристика** состояния запасов промысловых объектов в морях Северо-Европейского бассейна, в Северной Атлантике и Западном секторе российской Арктики в

2011г и прогноз возможного вылова на 2013г. // Фед. агентство по рыболовству. ПИНРО.– Мурманск, 2012.

**Хачатурова Т.А.** Взвешенные вещества Каспийского моря и их биохимический состав // Океанология. 1981. Т. 21. № 1. С. 70-76.

**Цейтлин В.Б.** Сезонные изменения вертикального потока фекальных пеллет и трупов мезопланктонных животных в атлантическом секторе Южного океана // Океанология. – 2000.–Т. 40. – С. 867–872.

**Черепанов Н.В., Федотов В.И., Тышко К.П.** Кристаллическое строение морского льда // Морской лед. – Санкт-Петербург. Гидрометеиздат, 1997. – С. 36–67.

**Шевченко В.П., Иванов Г.И., Буровкин А.А. и др.** Потоки осадочного вещества в желобе Святой Анны и в восточной части Баренцева моря // Докл. РАН, 1998. – Т. 359. – С. 401–404.

Шевченко В.П. Влияние аэрозолей на среду и морское осадконакопление в Арктике. М.: Наука, 2006. 226 с.

**Шунтов В.П.** Биология дальневосточных морей России. Т.1 – Владивосток: ТИНРО-центр, 2001. – 580 с.

**Шунтов В.П., Темных О.С., Шевляков В.А.** Лососевая путина – 2013: хороший результат, но с тенденцией к уменьшению // Бюллетень № 8 Изучение т/о лососей на ДВ. – 2013.– С. 3–10.

**Юнев О.А.** Антропогенная эвтрофикация и ее влияние на состояние экосистемы пелагиали Черного моря // Устойчивость и эволюция океанологических характеристик экосистемы Черного моря. НАН Украины: Севастополь, 2012. – С. 300–330.

**Aaronson S., Patni N.Y.** The role surface and extracellular phosphatases in the phosphorus requirement of *Ochromonas* // Limnology and Oceanography. – 1976. – V. 21. – P. 838-845.

**Ackman R.G., McLeod C.A., Banerjee A.K.** An overview of analyses by Chromarod-Iatroscan TLC-FID // Planar Chromatogr. – 1990. V. 3. – P. 450-462.

**Agatova A.I., Andreeva N.M., Kucheryavenko A.V., Torgunova N.I.** Transformation of organic matter in areas inhabited by natural and artificially cultured populations of marine invertebrates in the bay of Pos'et (Sea of Japan) // Aquaculture. – 1986. – V. 53. – P. 49–66.

**Agatova A.I., Sapozhnikov V.V.** Ecological aspects of the biochemical studies in the coastal waters of the Black Sea // NATO ASI Series 2: Environmental Security. – 1998.– V. 46. P. – 243–258.

**Agatova A.I., Arzhanova N.A., Torgunova N.I.** Organic matter of the Bering Sea // In “Dynamics of the Bering Sea”. – 1999. – P. 261–284. Eds. Loughlin T.R. and Ohtani K. Fairbanks, Alaska.

**Agatova A.I., Torgunova N.I., Lapina N.M., Kirpichev K.B.** Organic matter and its biochemical composition in various ecosystems of the White Sea // Oceanology. – 2003. V. – 43. – P. 573–584.

**Agusti S., Duarte C.M., Vaque D. et al.** Food-web structure and elemental (C,N, and P) fluxes in the eastern tropical North Atlantic // 2001. Deep-Sea Res. Part II. – V. 48. – P. 2295–2321.

**Allredge A.** The carbon, nitrogen and mass content of marine snow as a function of aggregate size // 1998. Deep-Sea Res. Part I. – V. 45. – P. 529–541.

**Allredge A.L.** Interstitial dissolved organic carbon (DOC) concentrations within sinking marine aggregates and their potential contribution to carbon flux // 2000. Limnol. Oceanogr. – V. 45. – P. 1245–1253.

**Alperin M.J., Martens C.S., Albert D.B. et al.** Benthic fluxes and porewater concentration profiles of dissolved organic carbon in sediments from the North Carolina continental slope // 1999. – Geochim.Cosmochim.Acta. – V. 63. – P. 427–448.

**Alvarez-Salgado X.A., Doval M.D., Perez F.F.** Dissolved organic matter in shelf waters off the Ria de Vigo (NW Iberian upwelling system) // 1999. – J.Mar. Syst. – V. 18. – P. 383–394.

**Alvarez-Salgado X.A., Perez F.F., Rios A.F., Doval M.D.** Basin-scale changes of total organic carbon profiles in the eastern South Atlantic // 2000. – Scientia Marina. – V. 65. – P. 1–10.

**Aluwihare L.I., Repeta D.J.** A comparison of the chemical characteristics of oceanic DOM and extracellular DOM produced by marine algae // 1999. – Mar. Ecol. Prog. Ser. – V. 186. – P. 105–117.

**Aminot A., Kerouel R.** Dissolved organic carbon, nitrogen and phosphorus in the N-E Atlantic and the N-W Mediterranean with particular reference to non-refractory fractions and degradation // Deep Sea Res. 1. – 2004. – V. 51. – P. 1975–1999.

**Amon R.M.W., Benner R.** Rapid cycling of high-molecular-weight dissolved organic matter in the ocean // 1994. – Nature. – V. 369. – P. 549–552.

**Amon R.M.W., Benner R.** Combined neutral sugars as indicators of the diagenetic state of dissolved organic matter in the Arctic Ocean // Deep Sea Res. 1. – 2003. – V. 50. – P. 1975–1999.

**Amon R.M.W., Fitznar H-P., Benner R.** Linkages among the bioreactivity, chemical composition, and diagenetic state of marine dissolved organic matter // 2001. – Limnol. Oceanogr. – V. Suppl. – P. 287–297.

**Andreassen I.J., Wassmann P.** Vertical flux of phytoplankton and particulate biogenic matter in the marginal ice zone of the Barents Sea in May 1993 // 1998. – Mar. Ecol. Prog. Ser. – V. 170. – P.1–14.

**Aristegue J., Denis M., Almunia J., Montero M.F.** Water-column remineralization in the Indian sector of the Southern Ocean during early spring // 2002. – Deep-Sea Res. Part II. – V. 49. – P. 1707–1720.

**Arnosti C., Holmer M.** Carbohydrate dynamics and contributions to the carbon budget of an organic-rich coastal sediment // 1999. – Geochim. Cosmochim. Acta. – V. 63. – P. 393–403.

**Arrigo K. R., van Dijken G. L.** Continued increases in Arctic Ocean primary production // Progress in Oceanography. 2015. – V. 136 – P. 60–70.

**Aufdenkampe A.K., Murray J.W.** Controls on new production: the role of iron and physical processes // Deep Sea Res. – 2002. – V. 49. P. 2649–2668.

**Aufdenkampe A.K., McCarthy J.J., Navarette C. et al.** Biogeochemical controls on new production in the tropical Pacific // Deep Sea Res. – 2002. – V. 49. – P. 2619–2648.

**Azam F.** Microbial control of Oceanic Carbon Flux: the plot thickens // 1998. – Science. – V. 280. – P. 694–695.

**Bailiff D.M., Karl D.M.** Dissolved and particulate DNA dynamics during a spring bloom in the Antarctic Peninsula region. 1986–1987 // Deep-Sea Res. – 1991. – V. 38. – P. 1077–1095.

**Banse K.** Zooplankton. Pivotal role in the control of ocean production // ICES J. Mar. Sci. – 1995. V. 52. – P. 265–277.

**Barbosa A.B., Galvao H.M., Mendes P.A. et al.** Short-term variability of heterotrophic bacterioplankton during upwelling off the NW Iberian margin // Prog. Oceanogr. – 2001. – V. 51. – P. 339–359.

**Bauer J.E., Druffel E.R.M.** Ocean margins as a significant source of organic matter to the deep open ocean // 1998. – Nature. – V. 392. – P. 482–485.

**Bauerfeind E., Bodungen B., Arndt K., Koeve W.** Particle flux, and composition of sedimenting matter, in the Greenland Sea // 1994. – J. Mar. Syst. – V. 5. – P. 411–423.

**Becquevort S., Bouvier T., Lancelot C., Cauwet G., Deliat G., Egorov V.N., Popovichev V. N.** The Seasonal Modulation of Organic Matter Utilization by Bacteria in the Danube–Black Sea Mixing Zone // 2002, Estuarine, Coastal and Shelf Science – V. 54, – P. 337–354.

**Benner R.** Chemical composition and reactivity // In “Biogeochemistry of marine dissolved organic matter” Ed. Hansell D.A. and Carlson C.A. AP. – 2002. – P. 59–90.

**Biddanda B., Benner R.** Carbon, nitrogen, and carbohydrate fluxes during the production of particulate and dissolved organic matter by marine phytoplankton // 1997. – Limnol. Oceanogr. – V. 42. – P. 506–518.

**Biersmith A., Benner R.** Carbohydrates in phytoplankton and freshly produced dissolved organic matter // 1998. Mar. Chem. – V. 63. – P. 131–144.

**Bodineau L., Thoumelin G., Wartel M.** Flaxes and seasonal changes in composition of organic matter in the English Channel // 1999. Cont.Shelf. Res. – V. 19. – P. 2101–2119.

**Boersheim K.Y.** Bacterial production rates and concentrations of organic carbon at the end of the growing season in the Greenland Sea // 2000. Aquat. Microb. Ecol. – V. 21. – P. 115–123.

**Boersheim K.Y., Mykkestad S.M.** Dynamics of DOC in the Norwegian Sea inferred from monthly profiles collected during 3 years at 66°N, 2°E // Deep Sea Res. Part 1. – 1997. – V. 44. – P. 593–601.

**Boersheim K.Y., Mykkestad S.M., Sneli J.-A.** Monthly profiles of DOC, mono- and polysaccharides at two locations in the Trondheimsfjord (Norway) during two years // 1999. Mar. Chem. – V. 63. – P. 255–272.

**Bouloubassi I., Saliot A.** Dissolved, particulate and sedimentary naturally derived polycyclic aromatic hydrocarbons in a coastal environment: geochemical significance // 1993. Mar. Chem. – V. 42. – P. 127–143.

- Boyd P.W., Robinson C., Savidge G., Williams P.J.** Water column and sea-ice primary production during Austral spring in the Bellingshausen Sea // *Deep-Sea Res.* II. – 1995. – V. 42. – P. 1177–1200.
- Boyd P.W., Stevens C.L.** Modelling particle transformations and the downward organic carbon in the NE Atlantic Ocean // 2002. *Prog. Oceanogr.* – V. 52. – P. 1–29.
- Bronk D.A., Lomas M.W., Glibert P.M. et al.** Total dissolved nitrogen analysis: comparisons between the persulfate, UV and high temperature oxidation methods // *Mar. Chem.* – 2000. – V. 69. P. 163–178.
- Bronk D.A.** Dynamics of DON // In: *Biogeochemistry of marine dissolved organic matter* Ed. Hansell D.A. and Carlson C.A. AP. – 2002. – P. 153–247.
- Brown Z.W., Arrigo K.R.** Sea ice impacts on spring bloom dynamics and net primary production in the Eastern Bering Sea // *J.G.R.: Oceans.* – 2013. – V. 118. – P. 43–62.
- Buffle J., Leppard G.G.** Characterization of aquatic colloids and macromolecules // 1995. *Environ. Sci. Technol.* – V. 29. – P. 2169–2184.
- Burdige D.J., Berelson W.M., Coale K.H. et al.** Fluxes of dissolved organic carbon from California continental margin sediments // 1999. – *Geochim. Cosmochim. Acta.* – V. 63. – P. 1507–1515.
- Burdige D.J.** Sediment pore waters // In: *Biogeochemistry of marine dissolved organic matter*. Ed. Hansell D.A. and Carlson C.A. AP. – 2002. – P. 611–663.
- Burney C.M., Johnson K.M., Lavoie D.M., Sieburth J.M.** Dissolved carbohydrate and microbial ATP in the North Atlantic: concentrations and interactions // *Deep-Sea Res.* – 1979. – V. 26A. – P. 1267–1290.
- Bussmann I., Kattner G.** Distribution of dissolved organic carbon in the central Arctic Ocean: The influence of physical and biological properties // 2000. *J. Mar. Syst.* – V. 27. – P. 209–219.
- Caffrey J.M., Cloern J.E., Grenz C.** Changes in production and respiration during a spring phytoplankton bloom in San Francisco Bay, California, USA: implications for net ecosystem metabolism // 1998. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – V. 172. – P. 1–12.
- Carlson C.A., Ducklow H.W., Michaels A.F.** Annual flux of dissolved organic carbon from the euphotic zone in the northwestern Sargasso Sea // *Nature.* – 1994. – V. 371. – P. 405–408.
- Carlson C.A., Ducklow H.W.** Dissolved organic carbon in the upper ocean of the Central Equatorial Pacific Ocean, 1992: Daily and finescale vertical variations // 1995. *Deep-Sea Res. Part II.* – V. 42. – P. 639–656.
- Carlson C.A., Ducklow H.W., Hansell D.A., Smith W.O.** Differences in ecosystem dynamics between spring blooms in the Ross Sea polynya and the Sargasso Sea reflected by contrasts in dissolved and particulate organic carbon partitioning // *Limnol. Oceanogr.* – 1998. – V. 43. – P. 375–386.
- Carlson C.A., Hansell D.A., Peltzer E.T., Smith W.O.** Title Stocks and dynamics of dissolved and particulate organic matter in the southern Ross Sea, Antarctica // 2000 *Deep-Sea Res. Part II.* – V. 7. – P. 3201–3225.
- Carlson C.A.** Production and removal processes // In: *Biogeochemistry of marine dissolved organic matter*. Ed. Hansell D.A. and Carlson C.A. AP. – 2002. – P. 91–151.
- Cauwet G., Saliot A.** Biogeochemistry of organic matter in coastal ocean waters // 1994. In: *Chemistry of Aquatic Systems: Local and Global Perspectives*. Eds. Bidoglio G. and Stumm W. ECSC, EEC, EAEC, Brussels. – P.97–120.
- Cauwet G.** DOM in the Coastal Zone // *Biogeochemistry of marine dissolved organic matter*. AP. – 2002. – P. 579–609.
- Chen W., Wangersky P.J.** A high-temperature catalytic oxidation method for the determination of marine dissolved organic carbon and its comparison with the UV photo-oxidation method // *Mar. Chem.* – 1993a. – V. 42. – N 2. – P. 95–106.
- Chen W., Wangersky P.J.** High temperature combustion analysis of dissolved organic carbon produced in phytoplankton cultures // *Mar. Chem.* – 1993 b. – V. 41. – P. 167–171.
- Chen W., Wangersky P.J.** Rates of microbial degradation of dissolved organic carbon from phytoplankton cultures // 1996. *J. Plankton Res.* – V. 18. – P. 1521–1533.
- Cherrier J., Bauer J.E., Druffel E.R.M.** Utilization and turnover of labile dissolved organic matter by bacterial heterotrophs in eastern North Pacific waters // 1996. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – V. 139. – P. 267–279.
- Cherrier J., Bauer J.E., Druffel E.R.M.** Radiocarbon in marine bacteria: Evidence for the ages of assimilated carbon // 1999. *Limnol. Oceanogr.* – V. 44. – P. 730–736.

**Cheung W. W.L., Brodeur R.D., Okey T. A., Pauly D.** Projecting future changes in distributions of pelagic fish species of Northeast Pacific shelf seas // Progress in Oceanography – 2015. – V. 130. P. 19–31.

**Cho B.C., Azam F.** Biogeochemical significance of bacterial biomass in the ocean's euphotic zone // Mar. Ecol. Progr. Ser. – 1990. – V. 63. – P. 253–259.

**Christensen J.P., Packard T.T.** Respiratory electron transport activities in phytoplankton and bacteria: Comparison of methods // Limnology and Oceanography. – 1979. – V. 24. № 4. P. 576–583.

**Church M.J., Ducklow H.W., Karl D.M.** Multiyear increases in dissolved organic matter inventories at Station ALOHA in the North Pacific Subtropical Gyre // Limnol. – Oceanogr. – 2002. – V. 47. P. 1–10.

**Coban-Yıldız Y., Fabbri D., Baravelli V., Vassura I., Yilmuz A., Tugrul S., Eker-Develi E.** Analytical pyrolysis of suspended particulate organic matter from the Black Sea water column // 2006. Deep-Sea Research II. – V. 53. – P. 1856–1874.

**Codispoti L., Kelly V., Thessen A., Matrai P., Suttles S., Hill V., Steele M., Light B.** Synthesis of primary production in the Arctic Ocean: III. Nitrate and phosphate based estimates of net community production // Progress in Ocean. – 2013. – V. 110. – P. 126–150.

**Colombo J.C., Silverberg N., Gearing J.N.** Biogeochemistry of organic matter in the Laurentian Trough, II. Bulk composition of the sediments and relative reactivity of major components during early diagenesis // 1996. Mar. Chem. – V. 52. – P. 295–314.

**Conan P., Sundergaard M., Kragh T., Thingstad F., Pujo-Pay M., Williams P.J., Markager S., Cauwet G., Borch N.H., Evans D., Riemann B.** Partitioning of organic production in marine plankton communities: The effects of inorganic nutrient ratios and community composition on new dissolved organic matter // Limnol. Oceanogr. – 2007. – V. 52. – P. 753–765.

**Conte M.H., Eglinton G., Madureira L.S.** Origin and fate of organic biomarker compounds in the water column and sediments of the eastern North Atlantic // 1995. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. – V. 348. – P. 169–178.

**Cooper L.W., Janout M.A., Frey K.E., Pirtle-Levy R., Guarinello M.L., Grebmeier J.M., Lovvorn J.R.** The relationship between sea ice break-up, water mass variation, chlorophyll biomass, and sedimentation in the northern Bering Sea // Deep Sea Res. II. – 2012. – V. 65-70. – P. 141–162.

**Cotner J.B., Sada R.H., Bootsma H. et al.** Nutrient limitation of heterotrophic bacteria in Florida Bay // 2000. Estuaries. – V. 23. – P. 611–620.

**Cross J.N., Mathis J.T., Bates N.R.** Hydrographic controls on net community production and total organic carbon distributions in the eastern Bering Sea // Deep Sea Res. II. – 2012. – V. 65-70. P. 98–109.

**Dagg M., Benner R., Lohrenz S., Lawrence D.** Transformation of dissolved and particulate materials on continental shelves influenced by large rivers: plume processes // Cont.Shelf Res. 2004. V.24. P.833-858.

**Dai M-h., Martin J-M., Hong H-s., Zhang Z-I.** Preliminary study on the dissolved and colloidal organic carbon in the Zhujiang River estuary // Chin. J. Oceanol. Limnol. – 2000. – V. 18. P. 265–273.

**Dell'Anno A., Fabiano M., Duineveld G.C.A. et al.** Nucleic acid (DNA, RNA) Quantification and RNA/DNA ratio determination in marine sediments: comparison of spectrophotometric, fluorometric, and high-performance liquid chromatography methods and estimation of detrital DNA // 1998. Appl. Environ. Microbiol. – V. 64. – P. 3238–3245.

**Deming J.W., Baross J.A.** The early diagenesis of organic matter: bacterial activity // 1993. Org. Geochem (ed. Engel M.H., Macko S.A.). – P. 119. – N-Y: Plenum Press.

DeRobertis A., Cokelet E. D. Distribution of fish and macrozooplankton in ice-covered and open-water areas of the eastern Bering Sea // 2012. Deep-Sea Research II V. 65-70. P. 217–229.

**Detmer A.E., Giesenhausen H.C., Trenkel V.M., Auf dem Venne H., Jochem F.J.** Phototrophic and heterotrophic pico- and nanoplankton in anoxic depths of the central Baltic Sea // Mar. Ecol. Progr. Ser. – 1993. – V. 99. – P. 197–203.

**Devol A.H., Packard T.T., Holm-Hansen O.** Respiratory electron transport activity and adenosine triphosphate in the oxygen minimum of the eastern tropical North Pacific // Deep-Sea Res. – 1976. – Vol. 23. – P. 963–973.

**Deuser W.G.** Organic-carbon budget of the Black Sea // 1971. Deep-Sea Res. – V. 18. – P. 995–1004.

**Ding X. Henrichs S.M.** Adsorption and desorption of proteins and polyamino acids by clay minerals and marine sediments // 2002. Mar. Chem. – V. 77. – P. 225–237.

**Dittmar T., Lara R.J., Kattner G.** River or mangrove? Tracing major organic matter sources in tropical Brazilian coastal waters // 2001. Mar. Chem. – V. 73. – P. 253–271.

**Dittrich B.** Comparative studies on the temperature dependence and kinetics of digestive enzymes in crustaceans // 1992. Berichte zur Polarforschung. – B. 100. – P. 82–84.

**Doval M.D., Nogueira E., Perez F.F.** Spatio-temporal variability of the thermohaline and biogeochemical properties and dissolved organic carbon in a coastal embayment affected by upwelling: the Ria de Vigo (NW Spain) // 1998. J.Mar. Syst. – V. 14. – P. 135–150.

**Doval M.D., Hansell D.A.** Organic carbon and apparent oxygen utilization in the western South Pacific and the central Indian Oceans // 2000. Mar.Chem. – V. 68. – P. 249–264.

**Doval M.D., Alvarez-Salgado X.A., Castro C.G., Perez F.F.** Dissolved organic carbon distributions in the Bransfield and Gerlache Straits, Antarctica // Deep. Sea Res.II. – 2002. – V. 49. – P. 663–674.

**Drinkwater K., Loeng H., Titov O.V., Boitsov V.** Global warming and climate change // In: The Barents Sea: Ecosystem, Resources, Management. Eds. T.Jakobsen, V.Ozhigin. Tapir Acad. Press, Trondheim, Norway. – 2011. – P. 777–807.

**Ducklow H.W., Carlson C.A., Bates N.R. et al.** Dissolved organic carbon as a component of the biological pump in the North Atlantic Ocean // 1995. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. – V. 348. P. 161–167.

**Ducklow H.W., Hansell D.A., Morgan J.A.** Dissolved organic carbon and nitrogen in the Western Black Sea // Mar.Chem. – 2007. – V. 105. – P. 140–150.

**Dunbar R.B., Leventer A.R., Mucciarone D.A.** Water column sediment fluxes in the Ross Sea, Antarctica: Atmospheric and sea ice forcing // 1998. J.Geophys. Res. – V. 103. – P. 30741– 30759.

**Dyhrman S.T., Ruttenberg K.C.** Presence and regulation of alkaline phosphatase activity in eukaryotic phytoplankton from the coastal ocean: Implications for dissolved organic phosphorus remineralization // Limnol. Oceanogr. – 2006. – V. 51. – P. 1381–1390.

**Ecosystem** Barents Sea. Eds. E.Sakshaug, G.Johnsen, K.Kovacs. Tapir Acad. Press, Trondheim, Norway 2009. – 587 pp.

**Epping E., Van der Zee C., Soetaert K., Helder W.** On the oxidation and burial of organic carbon in sediments of the Iberian margin and Nazare Canyon (NE Atlantic) // 2002. Prog. Oceanogr.V. 52. – P. 399–431.

**Fabiano M., Danovaro R.** Enzymatic activity, bacterial distribution and organic matter composition in sediments of the Ross Sea (Antarctica) // Appl.Environ.Microb. – 1998. – V. 64. P. 3838–3845.

**Fasham M.J.R., Boyd P.W., Savidge G.** Modeling the relative contributions of autotrophs and heterotrophs to carbon flow at a Lagrangian JGOFS station in the Northeast Atlantic: The importance of DOC // Limnol. Oceanogr. – 1999. – V. 44. – P. 80–94.

**Filatov N., Pozdnyakov D., Johannessen O.H., Pettersson L.H., Bobylev L.P.** //White Sea: its marine environment and ecosystem dynamics influenced by global change. – 2005. Springer. –472 p.

**Gasparovic B., Plavsic M., Boskovic N., Cosovic B., Reigstad M.** Organic matter characterization in Barents Sea and eastern Arctic Ocean during summer // Mar. Chem. – 2007. – V. 105. – P. 151– 165.

**Gerin C., Goux M.** In situ measured particulate and dissolved lipids in the Almeria-Oran frontal system (Almofront-1, May 1991) // J.Mar. Syst. – 1994. – V. 5. – P. 343–360.

**Gerwick W.H.** Epoxy allylic carbocations as conceptual intermediates in the biogenesis of diverse marine oxylipins // Lipids. – 1996. – V. 31. – P. 1215–1231.

**Giresse P., Cahet G.** Organic fluxes of Cameroonian rivers into the Gulf of Guinea: a quantitative approach to biodegradation in estuary and plume // Oceanol. Acta. – 1997. – V.20. – P.837–849.

**Glebov B.V., Medinets V.I., Soloviev V.G.** Intensity of biosedimentation processes // In: "Results of the third joint US-USSR Bering-Chukchi seas exped. Summer 1988". Ed. Nagel P.A. Washington, DC. – 1992. – P. 224–230.

**Goosen N.K., Van Rijswijk P., Kromkamp J., Peene J.** Regulation of annual variation in heterotrophic bacterial production in the Schelde Estuary (SW Netherlands) // Aquat. Microb. Ecol. – 1997. – V. 12. – P. 223–232.

- Gordeev V.V., Beeskov B., Rachold V.** Geochemistry of the Ob and Yenisey estuaries: A comparative study // Reports on Polar and marine research. – 2007. – V. 565. – 235 pp.
- Goutx M., Lefevre D., Momzikoff A., et al.** Chemical and metabolic indicators vertical fluxes in a geostrophic front // 1993. Ann. Inst. Ocean. – V. 69. – P. 63–70.
- Grebmeier J.M.** Shifting Patterns of Life in the Pacific Arctic and Sub-Arctic Seas // 2012. Annu. Rev. Mar. Sci. – V. 4. – P. 63–78.
- Guo L., Hung C., Santschi P., Walsh I.** <sup>234</sup>Th scavenging and its relationship to acid polysaccharide abundance in the Gulf of Mexico // 2002. Mar. Chem. – V. 78. – P. 103–119.
- Guo L., Tanaka T., Wang D., Tanaka N., Murata A.** Distributions, speciation and stable isotope composition of organic matter in the southeastern Bering Sea // Mar. Chem. – 2004. – V. 91. P. 211–226.
- Hader D.P., Kumar H.D., Smith R.C., Worrest R.C.** Effects on aquatic ecosystems // J. Photochem. Photobiol. B. – 1998. – V. 46. – P. 53–68.
- Hamanaka J., Tanoue E., Hama T., Handa N.** Production and export of particulate fatty acids, carbohydrates and combined amino acids in the euphotic zone // Mar. Chem. – 2002. – V. 77. – P. 55–69.
- Handa N., Tanoue E.** Organic matter in the Bering Sea and adjacent areas // In: The eastern Bering Sea shelf: oceanography and resources. Ed. Hood D.W., Calder J.A. – 1979. – P. 359–382.
- Hansell D.A., Peltzer E.T.** Spatial and temporal variations of total organic carbon in the Arabia Sea // Deep-Sea Res. II. – 1998. – V. 45. – P. 2171–2193.
- Hansell D.A., Carlson C.A. (eds).** Biogeochemistry of marine dissolved organic matter. AAP.– 2002. – p. 685–715.
- Hansell D.A.** Recalcitrant dissolved organic carbon fractions // Annu. Rev. Mar. Sci. – 2013. V. 5. –P. 421–45.
- Hargrave B.T., Bodungen B., Stoffin-Egli P., Mudie P.J.** Seasonal variability in particle sedimentation under permanent ice cover in the Arctic Ocean // 1994. Cont. Shelf. Res. – V. 14. P. 279–293.
- Hartnett H.E., Keil R.G., Hedges J.I., Devol A.H.** Influence of oxygen exposure time on organic carbon preservation in continental margin sediments // Nature. – 1998. – V. 391. – P. 572–574.
- Hedges J.I., Lee C. (eds).** Measurement of dissolved organic carbon and nitrogen in natural waters // Mar. Chem. – 1993. – V. 41. – N 1–3.
- Hedges J.I., Keil R.G.** Sedimentary organic matter preservation: an assessment and speculative synthesis // Mar. Chem. – 1995. – V. 49. – P. 81–115.
- Hedges J.I., Keil R.G., Benner R.** What happens to terrestrial organic matter in the ocean? // Organic Geochem. – 1997. – V. 27. – P. 195–212.
- Hedges J.I.** Why dissolved organics matter? // In: Biogeochemistry of marine dissolved organic matter Ed. Hansell D.A. and Carlson C.A. AP. 2002. p. 1–33.
- Hedges J.I., Baldock J.A., Gelin Y. et al.** The biochemical and elemental compositions of marine plankton: A NMR perspective // Mar. Chem. – 2002. – V. 78. – P. 47–63.
- Henrichs S.M., Williams P.M.** Dissolved and particulate amino acids and carbohydrates in the sea surface microlayer // Mar. Chem. – 1985. – V. 17. – P. 141–163.
- Hernes P.J., Benner R.** Terrigenous organic matter sources and reactivity in the North Atlantic Ocean and a comparison to the Arctic and Pacific oceans // Mar. Chem. – 2006. – V. 100. – P. 111–124.
- Hill J.K., Wheeler P.A.** Organic carbon and nitrogen in the northern California Current system during July 1997: comparison of offshore, river plume, and coastally upwelled water. // Progress in Oceanography, 2002. – V.53. – P. 369–387.
- Holcombe B.L., Keil R.G., Devol A.H.** Determination of pore-water dissolved organic carbon fluxes from Mexican margin sediments // Limnol. Oceanogr. – 2001. – V. Suppl. – P. 298–308.
- Holmer M.** The effect of oxygen depletion on anaerobic organic matter degradation in marine sediments // Estuar. Coast. Shelf Sci. – 1999. – V. 48. – P. 383–390.
- Holmes R.M., McClelland J.W., Raymond P.A., Frazer B.B., Peterson B.J., Stieglitz M.** Lability of DOC transported by Alaskan rivers to the Arctic Ocean // Geophys. Res. Letters. – 2008. – V. 35. № 3. – P. 1–5.
- Hopkinson Jr C.S., Vallino J.J., Nolin A.** Decomposition of dissolved organic matter from the continental margin // Deep Sea Res. II. – 2002. – V. 49. – P. 4461–4478.
- Hullar M.A.J., Fry B., Peterson B.J., Wright R.T.** Microbial utilization of estuarine dissolved organic carbon : A stable isotope tracer approach tested by mass balance// Appl. Environ. Microbiol. 1996. – V. 62. – P. 2489–493.

- Hunt G.L., Coyle K.O., Eisner L.B. et al.** Climate impacts on eastern Bering Sea foodwebs: a synthesis of new data and an assessment of the Oscillating Control Hypothesis // ICES J.Mar. Sci.-2011. – V. 68. – P. 1230-1243.
- Hunt Jr. G.L., Blanchard A.L., Boveng P., Dalpadado P., Drinkwater K. et al.** The Barents and Chukchi Seas: Comparison of two Arctic shelf ecosystems // Journal of Marine Systems 2012, doi: 10.1016/j.jmarsys. – 2012. 08.003.
- Hydrochemical Atlas of the Sea of Okhotsk.** Eds. Sapozhnikov V., Levitus S., – 2001.
- Ishii M., Inoue H.Y., Matsueda H.** Net community production in the marginal ice zone and its importance for the variability of the oceanic pCO<sub>2</sub> in the Southern Ocean south of Australia // Deep Sea Res. Part II. – 2002. – V. 49. – P. 1691-1706.
- Isla E., Masque P., Palanques A. et al.** Sediment accumulation rates and carbon burial in the bottom sediment in a high-productivity area: Gerlache Strait (Antarctica) // Deep-Sea Res. Part II. – 2002. – V.49. – P. 3275-3287.
- Jackson G.A.** Effect of coagulation on a model planktonic food web // Deep-Sea Res. Part I. – 2001. – V. 48. – P. 95-123.
- Jakobsen T., Ozhigin V.K. (eds.)** The Barents Sea. Ecosystem, resources, management. Half a century of Russian-Norwegian cooperation. – 2011. Tapir Academic Press, Trondheim. – 825 pp.
- Jalliffier-Merlon E., Jarty J., Denant V., Saliot A.** Phytoplanktonic sources of volatile aldehydes in the River Rhone estuary // Estuarine Coastal Shelf Sci. – 1991. – V. 32. – P. 436-482.
- Jeffrey W.H., Von Haven R., Hoch M.P., Coffin R.B.** Bacterioplankton RNA, DNA, protein content and relationships to rates of thymidine and leucine incorporation // Aquat. Microb. Ecol. – 1996.V. 10. – P. 87-95.
- Jiangtao W., Weihong Z., Liju T.** HTC method for dissolved organic carbon analysis in seawater // Oceanol. Limnol. Sin. – 1999. – V. 30. – P. 546-551.
- Jin M., Deal C., Wang J., McRoy C. P.** Response of lower trophic level production to long-term climate change in the southeastern Bering Sea // J. Geophys. Res. – 2009. 114. C04010, doi: 10.1029/2008JC005105.
- Job R.C., Bruice T.C.** Iron-sulfur clusters II: Kinetics of ligand exchange studied on a water-soluble Fe<sub>4</sub>S<sub>4</sub>(SR)<sub>4</sub><sup>n-</sup> cluster // Proc. Nat. Acad. Sci. – 1975. – V. 72. – P. 2478-2482.
- Johnson K.M., Sieburth J.McN.** Dissolved carbohydrates in seawater // Mar. Chem. – 1977. V. 5. – P. 1-13.
- Joint I., Rees A.P., Woodward E.M.S.** Primary production and nutrient assimilation in the Iberian upwelling in August 1998 // Progress in Oceanography. – 2001. – V. 51. – P. 303-320.
- Jones D.R., Karl D.M., Laws E.A.** DNA:ATP ratios in marine microalgae and bacteria: implications for growth rate estimates based on rates of DNA synthesis // J. Phycol. – 1995. – V. 31. – P. 215-223.
- Jost G., Zubkov M.V., Yakushev E., Labren M., Jurgens K.** High abundance and dark CO<sub>2</sub> fixation of chemolithoautotrophic in anoxic waters of the Baltic Sea // Limnol. Oceanogr. – 2008. – V. 53. P. 14-22.
- Kaehler P., Bjornsen P.K., Lochte K., Antia A.** Dissolved organic matter and its utilization by bacteria during spring in the Southern Ocean // Deep-Sea Res. Part II. – 1997. – V. 44. – P. 341-353.
- Kahler P., Koeve W.** Marine dissolved organic matter: can its C:N ratio explain carbon overconsumption? // Deep-Sea Res. Part I. – 2001. – V. 48. – P. 49-62
- Karl D.M.** Distribution, abundance and metabolic states of microorganisms in the water column and sediments of the Black Sea // Limnology and Oceanography 1978. – V. 23. – P. 936-949.
- Karl D.M., Bailiff M.D.** The measurement and distribution of dissolved nucleic acids in aquatic environments // Limnology and Oceanography. – 1989. – V. 34 (3). – P. 543-548.
- Karl, D.M., Knauer, G.A.** Microbial production and particle flux in the upper 350 m of the Black Sea // Deep-Sea Research 1991. – V. 38, (Suppl. 2). – P. 921-942.
- Karl D.M., Bjorkman K.M.** Dynamics of DOP // In: Biogeochemistry of marine dissolved organic matter. Eds. Hansell D.A. and Carlson C.A. AP. – 2002. – P. 249-366.
- Karner M., Herndl G.J.** Extracellular enzymatic activity and secondary production in free-living and marine-snow-associated bacteria // Mar. Biol. – 1992. – V. 113. – P. 341-347.
- Kattner G., Lobbes J.M., Fitznar H.P., Engbrodt R., Nothig E.-M., Lara R.J.** Tracing dissolved organic substances and nutrients from the Lena River through Laptev Sea (Arctic) // Mar. Chem.-1999. – V. 65. – P. 25-39.



**Kawamura K., Yanase A., Eguchi T., Mikami T., Barrie L.A.** Enhanced atmospheric transport of soil derived organic matter in spring over the high Arctic // *Geophys.Res.Letters.* – 1996. – V. 23. P. 3735–3738.

**Kemp W.M., Smith E.M., Marvin-DiPasquale M., Boyton W.R.** Organic carbon balance and net ecosystem metabolism in Chesapeake Bay // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1997. – V. 150. – P. 229–248.

**Kepkay P.E.** Particle aggregation and the biological reactivity of colloids // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1994. – V. 109. – P. 293–304.

**Kerner M., Edelkraut F.** Decomposition of organic matter in aggregated seston from the Elbe Estuary: Redox dependency and production of low molecular weight DOC compounds // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1995. – V. 123. – P. 281–293.

**Kirchman D.L., Elifantz H., Dittel A., Malmstrom R.R., Cottrell M.T.** Standing stocks and activity of Archaea and Bacteria in the western Arctic Ocean // *Limnol. Oceanogr.* – 2007. – V. 52. – P. 495–507.

**Kiriakoulakis K., Stutt E., Rowland S.J. et al.** Controls on the organic chemical composition of settling particles in the Northeast Atlantic Ocean // *Prog. in Oceanogr.* – 2001. – V. 50. – P. 65–87.

**Knittel K., Boetius A.** Anaerobic Oxidation of Methane: Progress with an Unknown Process // *Annu. Rev. Microbiol.* – 2009. – V. 63. – P. 311–334.

**Koike J., Hara S., Terauchi T., Kogure K.** Role of submicrometre particles in the ocean // *Nature.* – 1990. – V. 345 (6272). – P. 242–249.

**Kortzinger A., Koeve W., Kahler P., Mintrop L.** C:N ratios in the mixed layer during the productive season in the northeast Atlantic Ocean // *Deep Sea Res.1.* – 2001. – V. 48. – P. 661–688.

**Kostka J.E., Thamdrup B., Glud R.N., Canfield D.E.** Rates and pathways of carbon oxidation in permanently cold Arctic sediments // *Mar.Ecol.Prog. Ser.* – 1999. – V. 180. – P. 7–21.

**Kramer G.D., Pausz C., Hernald G.J.** Elemental composition of dissolved organic matter and bacterioplankton production in the Faroe-Shetland Channel (North Atlantic) // *Deep Sea Res.* 1–2005. – V. 52. – P. 85–97

**Krembs C., Eicken H., Junge K., Deming J.W.** High concentrations of exopolymeric substances in Arctic winter sea ice: implications for the polar ocean carbon cycle and cryoprotection of diatoms // *Deep Sea Res.1.* – 2002. – V. 49. – P. 2163–2181.

**Kuznetsova M., Lee C.** Enhanced extracellular enzymatic peptide hydrolysis in the sea-surface microlayer // *Mar.Chem.* – 2001. – V. 73. – P. 319–332.

**Lamy F., Bianchi M., Van Wambeke F. et al.** Use of data assimilation techniques to analyze the significance of ectoproteolytic activity measurements performed with the model substrate MCA-Leu // *Mar. Ecol.Prog. Ser.* – 1999. – V. 177. – P. 27–35.

**Laodong G., Santschi P.H., Warnken K.W.** Dynamics of dissolved organic carbon (DOC) in oceanic environments // *Limnol. Oceanogr.* – 1995. – V. 40. – P. 1392–1403.

**Lawrence S.G., Ahmad A., Azam F.** Fate of particle – bound bacteria ingested by *Calanus pacificus* // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1993. – V. 97. – P. 299–307.

**Lee C., Wakeham S.G.** Organic matter in seawater: biogeochemical processes // *Chemical oceanography.* – 1989. – Vol. 9. – P. 1–49.

**Lefevre D., Denis M., Lambert C.E., Miquel J-C.** Is DOC the main source of organic matter remineralization in the ocean water column? // *J.Mar. Syst.* – 1996. – V. 7. – P. 281–291.

**Le Gall A.C., Van Den Berg C.M.G.** Folic acid and glutathione in the water column of the North East Atlantic // *Deep-Sea Res. I.* – 1998. – V. 45. – P. 1903–1918.

**Lein A.Yu., Savvichev A.S., Kravchishina M.D. et al.** Microbiological and biogeochemical properties of the Caspian Sea sediments and water column // *Microbiology.* – 2014. – V. 83. – No. 5. – P. 648–660.

**Lenoir S., Beaugrand G., Lecuyer E.** Modelled spatial distribution of marine fish and projected modifications in the North Atlantic Ocean // *Global Change Biology.* – 2011. – V. 17. – P. 115–129.

**Leppard G.G., West M.M., Flannigan D.T., Carson J., Lott J.N.A.** A classification scheme for marine organic colloids in the Adriatic Sea: colloid speciation by transmission electron microscopy // *Can. J.Fish. Aquat. Sci.* – 1997. – V. 54. – P. 2334–2349.

**Letscher, R. T., Moore J. K.** Preferential remineralization of dissolved organic phosphorus and non-Redfield DOM dynamics in the global ocean: Impacts on marine productivity, nitrogen fixation, and carbon export // *Global Biogeochem. Cycles,* 2015. – V. 29. – P. 325–340.

**Li W.K.W., Harrison W.Y.** Carbon flow into the end – products of photosynthesis in short and long incubations of a natural phytoplankton population // *Marine biology.* – 1982. – V. 72. – P. 175–182.

**Libby P.S., Wheeler P.A.** A wet-oxidation method for determination of particulate organic nitrogen on glass fiber and 0,2um membrane filters // *Mar. Chem.* – 1994. V. 48. P. 31-41.

**Liebezeit G.** Particulate carbohydrate fluxes in the Bransfield Strait and the Drake Passage // *Mar. Chem.* – 1987. – V. 20. – P. 255–261.

**Lin P., Guo L., Chen M., Tong J., Lin F.** The distribution and chemical speciation of dissolved and particulate phosphorus in the Bering Sea and the Chukchi-Beaufort Seas // *Deep-Sea Res. Part II.* – 2012. – V. 81–82. – P. 79–94.

**Liu Q., Parrish C.C., Helleur R.** Lipid class and carbohydrate concentrations in marine colloids // *Mar. Chem.* – 1998. – V. 60. – P. 177–188.

**Loh A.N., Bauer J.E.** Distribution, partitioning and fluxes of dissolved and particulate organic C, N and P in the eastern North Pacific and Southern Oceans // *Deep-Sea Res. Part I.* – 2000. – V. 47. – P. 2287–2316.

**Lomas M.W., Moran S.B., Casey J.R., Bell D.W. et al.** Spatial and seasonal variability of primary production on the Eastern Bering Sea shelf // *Deep Sea Res. II.* – 2012. – V. 65–70. – P. 126–140.

**Lomstein B.A., Jensen A-GU, Hansen J.W. et al.** Budgets of sediment nitrogen and carbon cycling in the shallow water of Knebel Vig, Denmark // *Aquat. Microb. Ecol.* – 1998. – V. 14. – P. 69–80.

**Lorenzo L.M., Arbones B., Figueiras F.G., Tilstone G.H., Figueroa F.L.** Photosynthesis, primary production and phytoplankton growth rates in Gerlache and Bransfield Straits during Austral summer: cruise FRUELA 95 // *Aquat. Microb. Ecol.* – 1998. – V. 14. – P. 707–721.

**Lovvorn J.R., Cooper L.W., Brooks M.L., De Ruyck C.C., Bump J.K., Grebmeier J.M.** Organic matter pathways to zooplankton and benthos under pack ice in late winter and open water in late summer in the north-central Bering Sea // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 2005. – V. 291. – P. 135–150.

**Malinsky-Rushansky N.Z., Legrand C.** Excretion of dissolved organic carbon by phytoplankton of different sizes and subsequent bacterial uptake // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1996. – V. 132. – P. 249–255.

**Margolin A.R., Gerringa L. J.A., Hansell D. A., Rijkenberg M. J.A.** Net removal of dissolved organic carbon in the anoxic waters of the Black Sea // *Marine Chemistry.* – 2016. – V. 183. – P. 13–24.

**MariX, Kiorboe T.** Abundance, size distribution and bacterial colonization of transparent exopolymeric particles (TEP) during spring in the Kattegat // *J. Plankton Res.* – 1996. – V. 18. – P. 969–986.

**Marshall S.M., Orr A.P.** Carbohydrate as a measure of phytoplankton // *J. mar. biol. Ass. U.K.* 1962. 42. – P. 511–519.

**Martin J.H., Fitzwater S.E.** Dissolved organic carbon in the Atlantic, Southern and Pacific Oceans // *Nature.* – 1992. – V. 356. – P. 669–700.

**Marty J.C., Chiaverini J.** Seasonal and interannual variations in phytoplankton production at DYFAMED time-series station, northwestern Mediterranean Sea // *Limnol. – Oceanogr.* – 1995. – V. 40. – P. 2017–2030.

**Mathis J.T., Hansell D.A., Kadko D., Bates N.R., Cooper L.W.** Determining net dissolved organic carbon production in the hydrographically complex western Arctic Ocean // *Limnol. – Oceanogr.* – 2007. – V. 52. – P. 1789–1799.

**McCallister S.L., Bauer L.E., Canuel E.A.** Bioreactivity of estuarine dissolved organic matter: A combined geochemical and microbiological approach // *Limnol. – Oceanogr.* – 2006. – V. 51. – P. 94–100.

**McCarthy M., Hedges J.L., Benner R.** Major biochemical composition of dissolved high molecular weight organic matter in seawater // *Mar. Chem.* – 1996. – V. 55. – P. 281–297.

**McCarthy M., Benner R., Lee C., Hedges J.L., Fogel M.L.** Amino acid carbon isotopic fractionation patterns in oceanic dissolved organic matter: an unaltered photoautotrophic source for dissolved organic nitrogen in the ocean? // *Mar. Chem.* – 2004. – V. 92. P. – 123–134.

**McCave I.N.** Sedimentary processes and the creation of the stratigraphic record in the Late Quaternary North Atlantic Ocean // *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* – 1995. – V. 348. – P. 229–241.

**McKay W.A., Turner M.F., Jones B.M.R., Halliwell C.M.** Emissions of hydrocarbons from marine phytoplankton – some results from controlled laboratory experiments // *Atmos. Environ.* – 1996. V. 30. – P. 2583–2593.

**McKenna J.H., Doering P.H.** Measurement of dissolved organic carbon by wet chemical oxidation with persulfate: influence of chloride concentration and reagent volume // *Mar. Chem.* – 1995. V. 48. – P. 109–114.

**Mei Z.-P., Legendre L., Tremblay J.-E., Miller L.A., Gratton Y., Lovejoy C., Yager P.L., Gosselin M.** Carbon to nitrogen (C:N) stoichiometry of the spring-summer phytoplankton bloom in the North Water Polynya (NOW) // *Deep Sea Res. 1.* 2005. V. 52. P. 2301–2314.

**Meyer-Reil L.A.** Measurement of hydrolytic activity and incorporation of dissolved organic substrates by microorganisms in marine sediments // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1986. – Vol. 31. – P. 143–151.

**Michels J., Dieckmann G.S., Thomas D.N., Schnack-Schiel S.B., Krell A., Assmy P., Kennedy H., Papadimitriou S., Cisewski B.** Short-term biogenic particle flux under late spring sea ice in the western Weddell Sea // *Deep-Sea Res.* – 2008. – V. 55. – P. 1024–1039.

**Middelburg J.J., Herman P.M.J.** Organic matter processing in tidal estuaries // *Mar. Chem.* – 2007. – V. 106. – P. 127–147.

**Mikaelyan A., Zatsepin A.G., Chasovnikov V.K.** Long-term changes in nutrient supply of phytoplankton growth in the Black Sea // *J.Mar.Syst.* – 2013. – V. 117–118. – P. 53–64.

**Minor E.C., Simjouw J.-P., Boon J.J. et al.** Estuarine/marine UDOM as characterized by size-exclusion chromatography and organic mass spectrometry // *Mar. Chem.* – 2002. – V. 78. – P. 75–82.

**Minor E.C., Simjouw J.-P., Mulholland M.R.** Seasonal variations in dissolved organic carbon concentrations and characteristics in a shallow coastal bay // *Mar. Chem.* – 2006. – V. 101. – P. 166–179.

**Misic C., Castellano M., Fabiano M., Ruggieri N., Saggiomo V., Povero P.** Ectoenzymatic activity in surface waters: A transect from the Mediterranean Sea across the Indian Ocean to Australia // *Deep-Sea Res.* – 2006. – V. 53. – P. 1517–1532.

**Monaghan E.J., Ruttenberg K.C.** Dissolved organic phosphorus in the coastal ocean: Reassessment of available methods and seasonal phosphorus profiles from the Eel River shelf // *Limnol.Oceanogr.* – 1999. – V. 44. – P. 1702–1714.

**Mopper K., Kieber D.J.** Distribution and biological turnover of dissolved organic compounds in the water column of the Black Sea // *Deep-Sea Res.* – 1991. – V. 38. – Suppl 2, pp. SI021–SI047.

**Mopper K., Kieber D.J.** Photochemistry and the cycling of carbon, sulfur, nitrogen and phosphorus // *Biogeochemistry of marine dissolved organic matter.* AP. – 2002. – P. 455–508.

**Moran M.A., Hodson R.E.** Support of bacterioplankton production by dissolved humic substances from three marine environments // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1994. – V. 110. – P. 241–247.

**Moran M.A., Zepp R.G.** Role of photoreactions in the formation of biologically labile compounds from dissolved organic matter // *Limnol. – Oceanogr.* – 1997. – V. 42. – P. 1307–1316.

**Moran M.A., Sheldon W.M., Sheldon J.E.** Biodegradation of riverine dissolved organic carbon in five estuaries of the southeastern United States // *Estuaries.* – 1999. – V. 22. – P. 55–64.

**Moran S.B., Charette M.A., Pike S.M., Wicklund C.A.** Differences in seawater particulate organic carbon concentration in samples collected using small- and large-volume methods: the importance of DOC adsorption to the filter blank // *Mar.Chem.* – 1999. – V. 67. – P. 33–42.

**Mordy C.W., Cokelet E., Ladd C., Menzia F.A., Proctor P., Stabeno P.J., Wisegarver E.** Net community production on the middle shelf of the eastern Bering Sea // *Deep-Sea Research II.* – 2012. – V. 65–70. – P. 110–125

**Murrell M.C., Hollibaugh J.T.** Distribution and composition of dissolved and particulate organic carbon in Northern San Francisco Bay during low flow conditions // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* – 2000. – V. 51. – P. 75–90.

**Mykkestad S.M., Borsheim K.Y.** Dynamic of carbohydrates in the Norwegian Sea inferred from monthly profiles collected during 3 years at 66°N, 2°E // *Mar. Chem.* – 2007. – V. 107. – P. 475–485.

**Myneni R.B., Los S.O.** Potential gross primary productivity of terrestrial vegetation from 1982–1990 // *Geophysical Res. Letters.* – 1995. – V. 22. – P. 2617–2620.

**Nagata T., Fukuda H., Fukuda R., Koike I.** Bacterioplankton distribution and production in deep Pacific waters: Large-scale geographic variations and possible coupling with sinking particle fluxes // *Limnol. – Oceanogr.* – 2000. – V. 45. – P. 426–435.

**Nakatsuka T., Toda M., Kawamura K., Wakatsuchi M.** Dissolved and particulate organic carbon in the Sea of Okhotsk: Transport from continental shelf to ocean interior // *J. GEOPH. RES.*, 2004. V. 109, C09S14, doi:10.1029/2003JC001909.

**Nedwell D.B., Walker T.R., Ellis-Evans J.C., Clarke A.** Measurements of seasonal rates and annual budgets of organic carbon fluxes in an antarctic coastal environment at Signy Island, South Orkney Islands, suggest a broad balance between production and decomposition // *Appl. Environ. Microbiol.* – 1993. – V. 59. – P. 3989–3995.

**Nemecek-Marshall M., Wojciechowski C., Kuzma J., et al.** Marine *Vibrio* species produce the volatile organic compound acetone // *Appl. Environ. Microbiol.* – 1995. – V. 61. – P. 44–47.

- Neretin L. N., I. I. Volkov, M. E. Bottchera, V. A. Grinenko.** A sulfur budget for the Black Sea anoxic zone // Deep-Sea Research I. – 2001. – V. 48. – P. 2569–2593.
- Niven S.E.H., Kepkay P.E., Boraie A.** Colloidal organic carbon and colloidal <sup>234</sup>Th dynamics during a coastal phytoplankton bloom // Deep-Sea Res. Part II. – 1995. – V. 42. – P. 257–273.
- Nordback J., Lundberg E., Christie W.W.** Separation of lipid classes from marine particulate material by HPLC on polyvinyl alcohol-bonded stationary phase using dual-channel evaporative light-scattering detection // Mar.Chem. – 1998. – V. 60. – P. 165–175.
- Nuccio J., Seaton P.J., Kieber R.J.** Biological production of formaldehyde in the marine environment // Limnol. Oceanogr. – 1995. – V. 40. – P. 521–527.
- Obayashi Y., Suzuki S.** Proteolytic enzymes in coastal surface seawater: Significant activity of endopeptidases and exopeptidases // Limnol. Oceanogr. – 2005. – V. 50. – P. 722–726.
- Ogawa H., Fukuda R., Koike I.** Vertical distribution of dissolved organic carbon and nitrogen in the Southern Ocean // Deep-Sea Res. Part I. – 1999. – V. 46. – P. 1809–1826.
- Ogawa H., Amagai Y., Koike I., Kaiser K., Benner R.** Production of refractory dissolved organic matter by bacteria // Science. – 2001. – V. 292. – P. 917–920.
- Oguz T., Velikova V.** Abrupt transition of the northwestern Black Sea shelf ecosystem from a eutrophic to an alternative pristine state // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 2010. – V. 405. – P. 231–242.
- Ohashi R., Yamaguchi A., Matsuno K., Saito R., Yamada N., Iijima A., Shiga N., Imai I.** Interannual changes in the zooplankton community structure on the southeastern Bering Sea shelf during summer of 1994–2009 // Deep-Sea Research II. – 2013. – V. 94. – P. 44–56.
- Otto S., Balzer W.** Release of dissolved organic carbon (DOC) from sediments of the N.W. European Continental Margin (Goban Spur) and its significance for benthic carbon cycling // Prog. Oceanogr. – 1998. – V. 42. P. – 127–144.
- Paasche E., Erga S.R.** Phosphorus and nitrogen limitation of phytoplankton in the inner Oslofjord (Norway) // Sarsia. – 1988. – V. 73. № 3. – P. 229–243.
- Packard T.T., Christensen J.P.** Respiration and vertical carbon flux in the Gulf of Maine water column // Journal of Marine Research. – 2004. – V. 62. – P. 93–115.
- Packard T.T., Codispoti L.A.** Respiration, mineralization, and biochemical properties of the particulate matter in the southern Nansen Basin water column in April 1981 // Deep-Sea Res. I 2007. V. 54. – P. 403–414.
- Pantoja S., Lee C.** Cell-surface oxidation of amino acids in seawater // Limnol. Oceanogr. – 1994. – V. 39. – P. 1718–1726.
- Pantulin A.N.** Hydrological system of the White Sea // Oceanology. – 2003. – V. 43. – P. 1–14.
- Papadimitriou S., Kennedy H., Bentaleb I., Thomas D.N.** Dissolved organic carbon in sediments from the eastern North Atlantic // Mar.Chem. – 2002. – V. 79. – P. 37–47.
- Parrish C.C., Bodennec G., Gentien P.** Time courses of intracellular and extracellular lipid classes in batch cultures of the toxic dinoflagellate, *Gymnodinium cf. nagasakiense* // Mar.Chem. – 1994. – V. 48. – P. 71–82.
- Pedros-Alio C., Vaque D., Guixa-Bioxereu N., Gasol J.M.** Prokaryotic plankton biomass and heterotrophic production in western Antarctic waters during the 1995–1996 Austral summer // Deep-Sea Res. Part II. – 2002. – V. 49. – P. 805–825.
- Pettine M., Patrolecco L., Manganelli M., Capri S., Farrace M.G.** Seasonal variations of dissolved organic matter in the northern Adriatic Sea // Mar. Chem. – 1999. – V. 64. – P. 153–169.
- Peyton I.R.** The free - radical chemistry of persulfate - based total organic carbon analyzers // Mar. Chem. – 1993. – V. 41. – P. 91–103.
- Pinturier-Geiss L., Laureillard J., Riaux-Gobin C. et al.** Lipids and pigments in deep-sea surface sediments and interfacial particles from the Western Crozet Basin // Mar. Chem. – 2001. – V. 75. P. 249–328.
- Ploug H., Grossart H-P., Azam F., Jorgensen B.B.** Photosynthesis, respiration, and carbon turnover in sinking marine snow from surface waters of Southern California Bight: implications for the carbon cycle in the ocean // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1999. – V. 179. – P. 1–11.
- Pomeroy L.R., Wiebe W.J.** Temperature and substrates as interactive limiting factors for marine heterotrophic bacteria // Aquat. Microb. Ecol. – 2001. – V. 23. – P. 187–204.
- Pujo-Pay M., Conan P., Raimbault P.** Underestimation of particulate nitrogen concentrations in open ocean by the use of GF/F filters // CR Acad. Sc. – 1997. – V. 324. – P. 401–407.

**Quay P.** Was a carbon balance measured in the equatorial Pacific during JGOFS? // Deep-Sea Res. Part II. –1997. – V. 44. – P. 1765–1781.

**Quay P., Peacock C., Bjorkman K., Karl D.M.** Measuring primary production rates in the ocean: Enigmatic results between incubation and non-incubation methods at Station ALOHA // Global Biogeochem. Cycles. – 2010. – V. 24. – N 3.

**Raimbault P., Diaz F., Pouvesle W., Boudjellal B.** Simultaneous determination of particulate organic carbon, nitrogen and phosphorus collected on filters, using a semiautomatic wet-oxidation method // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1999. – V. 180. – P. 289–295.

**Ramseir R.O., Bauerfeind E., Garrity C., Walsh I.D.** Seasonal variability of sediment trap collections in the Northest Water polynya. P.1: sea-ices parameters and particle flux // J. Mar. Syst. – 1997. – V. 10. – P. 359–369.

**Ratte M., Bujok O., Spitzky A., Rudolph J.** Photochemical alkene formation in seawater from dissolved organic carbon: Results from laboratory experiments // J. Geophys. Res. (DAtmos). – 1998. – V. 103. – P. 5707–5717.

**Redfield A.C., Ketchum B.H., Richards F.A.** The influence of organisms on the composition of sea water // The Sea. Ideas and observations on progress in the study of the seas. N.Y.: Academic Press, 2. – 1963. – P. 26–77.

**Reid C., Orgel L.E.** Synthesis of sugars in potentially prebiotic conditions // Nature. – 1967. V. 216. – P. 455–467.

**Reigstad M, Carroll J.L., Slagstad D., Ellingsen I., Wassmann P.** Intra-regional comparison of productivity, carbon flux and ecosystem composition within the northern Barents Sea // Progress in Oceanography. – 2011. – V. 90. – P. 33–46.

**Rey F., Loeng H.** The influence of ice and hydrographyc conditions of the development of phytoplankton in the Barents Sea // Marine Biology of Polar Regions and Effects of stress on Marine Organisms. – 1985. – 49 p.

**Rich J.H., Ducklow H.W., Kirchman D.L.** Concentrations and uptake of neutral monosaccharides along 140 degree W in the Equatorial Pacific: Contribution of glucose to heterotrophic bacterial activity and the DOM flux // Limnol. Oceanogr. – 1996. – V. 41. – P. 595–604.

**Ridal J.J., Moore R.M.** Resistance to UV and persulphate oxidation of dissolved organic carbon produced by selected marine phytoplankton // Mar. Chem. – 1993. – V. 42. – P. 167–188.

**Rodier M., Le Borgne R.** Export flux of particles at the equator in the western and central Pacific ocean // Deep-Sea Res. Part II. – 1997. – V. 44. – P. 2085–2113.

**Rogachev K.A., Carmack E.C., Foreman M.G.G.** Bowhead whales feed on plankton concentrated by estuarine and tidal currents in Academy Bay, Sea of Okhotsk // Continental Shelf Research. – 2008. – V. 28. – P. 1811– 1826.

**Romankevich E.A., Vetrov A.A., Korneeva G.A.** Geochemistry of organic carbon in the Ocean // Biogeochemical Cycling and Sediment Ecology. Acad. Publ. – 1999. – P. 1–27.

**Rose J.M., Caron D.A.** Does low temperature constrain the growth rates of heterotrophic protists? Evidence and implications for algal blooms in cold waters // Limnol. Oceanogr. – 2007. – V. 52. P. 886–895.

**Rysgaard S., Thamdrup B., Rysgaard-Petersen N., Fossing H., Berg P., Christensen P.B., Dalsgaard T.** Seasonal carbon and nutrient mineralization in a high-Arctic coastal marine sediment, Young Sound, Northeast Greenland // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1998. – V. 175. – P. 261–276.

**Rysgaard S., Nielsen T.G., Hansen B.** Seasonal variation in nutrients, pelagic primary production and grazing in a high-Arctic coastal marine ecosystem, Young Sound, Northeast Greenland // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1999. – V. 179. – P. 13–25.

**Saito H., Kotani Y.** Lipids of four boreal species of calanoid copepods: origin of monoene fats of marine animals at higher trophic levels in the grazing food chain in the subarctic ocean ecosystem // Mar. Chem. – 2000. – V. 71. – P. 69–82.

**Saito H., Kotani Y., Keriko J.M. et. al.** High levels of n-3 polyunsaturated fatty acids in Euphasia pacifica and its role as a source of docosahexaenoic and icosapentaenoic acids for higher trophic levels // Mar. Chem. – 2002. – V. 78. – P. 9–28.

**Saliot A., Laureillard P., Scribe P., Sicre M.A.** Evolutionary trends in the lipid biomarker approach for investigating the biogeochemistry of organic matter in the marine environment // Mar. Chem. – 1991. – V. 36. – P. 233–248

- Sambrotto R. N., Burdloff D., McKee K.** Spatial and year-to-year patterns in new and primary productivity in sea ice melt regions of the eastern Bering Sea // *Deep-Sea Research II*. – 2016. V. 134. – P. 86–99.
- Seki H.** Microbiological energetics in marine hypoxic water // *Mar. Pollut. Bull.* – 1991. – V. 22. – P. 163–164.
- Sellner K.G.** Primary productivity and the flux of dissolved organic matter in several marine environments // *Mar. Biol.* – 1981. – V. 65. – P. 101–106.
- Sharp J.H.** Marine dissolved organic carbon: Are the older values correct? // *Mar. Chem.* – 1997. – V. 56. – P. 265–277.
- Sharp J.H., Benner R., Bennet L. Carlson C.A., Fitzwater S.E., Peltzer E.T., Tupas L.M.** Analyses of dissolved organic carbon in seawater: the YJOFS Eq Pac methods comparison // *Mar. Chem.* – 1995. – V. 48. N 2. – P. 91–108.
- Sharp J.H., Carlson C.A., Peltzer E.T., Castle-Ward D.M., Savidge K.B., Rinker K.R.** Final dissolved organic carbon broad community intercalibration and preliminary use of DOC reference materials // *Mar. Chem.* – 2002a. – V. 77. – P. 239–253.
- Sharp J.H., Rinker K.R., Savidge K.B., Abell J. et al.** A preliminary methods comparison for measurement of dissolved organic nitrogen in seawater // *Mar. Chem.* – 2002b. – V. 78. – P. 171–184.
- Sharp J.H.** Analytical methods for total DOM pools // *Biogeochemistry of marine dissolved organic matter*. AP. – 2002. – P. 35–58.
- Shevchenko V.P., Ivanov G.I., Shanin S.S., Romankevich E.A.** The distribution of total suspended matter and particulate organic carbon in the St. Anna Trough and in the Barents Sea // *Ber. Polarforschung*. – 1999. N 342. – P. 55–67.
- Shin K.H., Hama T. et al.** Dynamics of fatty acids in newly biosynthesized phytoplankton cells and seston during a spring bloom off the west coast of Hokkaido Island, Japan // *Marine Chemistry*. 2000. – V. 70, Is. 4. – P. 43–256.
- Simizu, D., Ohshima, K.I., Ono, J., Fukamachi, Y., Mizuta, G.** What drives the southward drift of sea ice in the Sea of Okhotsk? // *Progress in Oceanography*. – 2014. – V. 126. – P. 33–43.
- Simon M., Rosenstock B.** Different coupling of dissolved amino acid, protein, and carbohydrate turnover to heterotrophic picoplankton production in the Southern Ocean in austral summer and fall // *Limnol. Oceanogr.* – 2007. – V. 52. – P. 85–95.
- Sinha R.P., Klisch M., Groniger A., Hader D.-P.** Ultraviolet-absorbing/screening substances in cyanobacteria, phytoplankton and macroalgae // *J. Photochem. Photobiol. B*. – 1998. – V. 47. – P. 83–94.
- Siuda W., Gude H.** The role of phosphorus and organic carbon compounds in regulation of alkaline phosphatase activity and P regeneration processes in eutrophic lakes // *Pol. Arch. Hydrobiol.* 1994. – V. 41. No. 2. – P. 171–187.
- Skerratt J.H., Nichols P.D., McMeekin T.A., Burton H.** Seasonal and inter-annual changes in planktonic community structure in eastern Antarctica using signature lipids // *Mar. Chem.* – 1995. – V. 51. – P. 93–113.
- Skoog A., Lara R., Kattner G.** Spring-summer cycling of DOC, DON and inorganic N in a highly seasonal system encompassing the Northeast Water Polynya, 1993 // *Deep Sea Res.1*. – 2001. – V. 48. – P. 2613–2629.
- Smith D.C., Simon M., Alldredge A.L., Azam F.** Intense hydrolytic enzyme activity on marine aggregates and implications for rapid particle dissolution // *Nature*. – 1992. – V. 359. – P. 139–142.
- Smith D.C., Steward G.F., Long R.A., Azam F.** Bacterial mediation of carbon fluxes during a diatom bloom in a mesocosm // *Deep-Sea Res. Part II*. – 1995. – V. 42. – P. 75–97.
- Smith S.V., Hollibaugh J.T.** Annual cycle and interannual variability of ecosystem metabolism in a temperate climate embayment // *Ecol. Monogr.* – 1997. – V. 67. – P. 509–533.
- Smith R.E.H., Gosselin M., Kudoh S., et al.** DOC and its relationship to algae in bottom ice communities // *J. Mar. Syst.* – 1997. – V. 11. – P. 71–80.
- Sohrin R., K. Imanishi, Y. Suzuki, K. Kuma, I. Yasuda, K. Suzuki, T. Nakatsuka** Distributions of dissolved organic carbon and nitrogen in the western Okhotsk Sea and their effluxes to the North Pacific // *Progress in Oceanogr.* – 2014. – V. 126. – P. 168–179.
- Sorokin Y.I., Sorokin P.Y.** Production in the Sea of Okhotsk // *J. Plankt. Res.* – 1999. – V. 21. – P. 201–230.
- Sorokin Y.I., Sorokin P.Y.** Microplankton and primary production in the Sea of Okhotsk in summer 1994 // *J. Plankt. Res.* – 2002. – V. 24. – P. 453–470.

- Stabeno P.J., Schumacher J.D., Ohtani K.** The physical oceanography of the Bering Sea // Dynamics of the Bering Sea. Fairbanks. Alaska. – 1999. – P. 1–28.
- Stein R.** Arctic Ocean Sediments. N.Y. : Elsevier. – 2008. – 592 p.
- Stephens M.P., Kadko D.C., Smith C.R., Latasa S.** Chlorophyll-a and pheopigments as tracers of labile organic carbon at the central equatorial Pacific seafloor // *Geochim. Cosmochim. Acta.* – 1997. – V. 61. – P. 4605–4619.
- Stoecker D.K., A.C.Weigel, D.A.Stockwell, M.W.Lomas.** Microzooplankton: Abundance, biomass and contribution to chlorophyll in the Eastern Bering Sea in summer // *Deep-Sea Res. II.* – 2013. [http:// dx.doi.org/10.1016/j.dsr2.2013.09.007i](http://dx.doi.org/10.1016/j.dsr2.2013.09.007i).
- Strom S.L., Benner R., Ziegler S., Dagg M.J.** Planktonic grazers are a potentially important source of marine dissolved organic carbon // *Limnol. Oceanogr.* – 1997. – V. 42. – P. 1364–1374.
- Sukhanova I.N., Semina H.J., Venttsel M.V.** Spatial distribution and temporal variability of phytoplankton in the Bering Sea // Dynamics of the Bering Sea. Fairbanks. Alaska. – 1999. – P. 453–483.
- Sunda W.G., Kieber D.J.** Oxidation of humic substances by manganese oxides yields low-molecular weight organic substrates // *Nature.* – 1994. – V. 367. – P. 62–64.
- Tanoue E.** Vertical distribution of dissolved organic carbon in the North Pacific as determined by the high-temperature catalytic method // *Earth and Planetary Science Letters.* – 1992. – V. 111. – P. 201–216.
- Tanoue E.** Three vertical profiles of dissolved organic carbon in the North Pacific // *Mar. Chem.* – 1993. – V. 41. – P. 261–264.
- Tanoue E.** Detection of dissolved protein molecules in oceanic waters // *Marine Chemistry.* – 1995. – V.51 (3). – P. 239–247
- Tanoue E., Handa N.** Monosaccharide composition of marine particles and sediments from the Bering Sea and northern North Pacific // *Oceanol. Acta.* – 1987. – V. 10. – P. 91–99.
- Taylor G.T, Iabichella M., Ho T.Y., Scranton M.I.** Chemoautotrophy in the redox transition zone of the Cariaco Basin: A significant midwater source of organic carbon production // *Limnol. Oceanogr.* – 2001. – V. 46. – P. 148–163.
- Thingstad T.F., Martinussen I.** Are bacteria active in the cold pelagic ecosystem of the Barents Sea? // *Polar Res.* – 1991. – V. 10. N 1. – P. 255–266.
- Thomas D.N., Lara R.J., Eicken H., et al.** Dissolved organic matter in Arctic multi-year sea ice during winter: Major components and relationship to ice characteristics // *Polar Biol.* – 1995. V. 15. – P. 477–483.
- Thomsen L., VanWeering T., Gust G.** Processes in the benthic boundary layer at the Iberian continental margin and their implication for carbon mineralization // *Prog. Oceanogr.* – 2002. V. 52. – P. 315–329.
- Thunell R., Benitez-Nelson C., Varela R., Astor Y., Muller-Karger F.** Particulate organic carbon fluxes along upwelling-dominated continental margins: Rates and mechanisms // *Global Biogeochem. Cycles.* – 2007. – V. 21. – P. 1022.
- Treguer P., Jacques G.** Dynamics of nutrients and phytoplankton , and fluxes of carbon, nitrogen and silicon in the Antarctic Ocean // *Polar Biology.* – 1992. – V. 12. – P. 149–162.
- Tsyban A.V.** The BERPAC project: Development and overview of ecological investigations in the Bering and Chukchi Seas // Dynamics of the Bering Sea. Fairbanks, Alaska. – 1999. – P. 713–732.
- Tugrul S.** Comparison of TOC concentrations by persulphate-UV and high-temperature catalytic oxidation techniques in the Marmara and Black Sea // *Mar. chem.* – 1993. – V. 41. – P. 265–270.
- Turley C.M., Lochte K., Lampitt R.S.** Transformations of biogenic particles during sedimentation in the northeastern Atlantic // *Phil.Trans. R. Lond.B.* – 1995. – V. 348. – P. 179–189.
- Turnewitsch R., Springer B.M., Kiriakoulakis K., Vilas J.C., Aristegui J., Wolff G., Peine F., Werk S., Graf G., Waniek J.J.** Determination of particulate organic carbon (POC) in seawater: The relative methodological importance of artificial gains and losses in two glass-fiber-filter-based techniques // *Mar. Chem.* – 2007. – V. 105. – P. 208–228.
- Vanucci S., Dell'Anno A., Pusceddu A., et al.** Microbial assemblages associated with sinking particles in the Porcupine Abyssal Plain (NE Atlantic Ocean) // *Prog. Oceanogr.* – 2001. – V. 50. – P. 105–121.
- Vazquez S.C., Mac Cornack W.P., Fraile E.R.** Protease-producing psychrotrophic antarctic bacteria. *Berichte Polarforschung.* – 1998. – V. 229. – P. 204–211.
- Verdugo P., Alldredge A., Azam F., Kirchman D.L., Passow U., Santschi P.H.** The oceanic gel phase: a bridge in the DOM-POM continuum // *Mar. Chem.* – 2004. – V. 92. – P. 67–85.

- Vernet M., Matrai P.A., Andreassen I.** Synthesis of particulate and extracellular carbon by phytoplankton at the marginal ice zone in the Barents Sea // *J. Geophys. Res.* – 1998. – V. 103. P. 1023–1037.
- Vezina A.F., Demers S., Laurion I., et al.** Carbon flows through the microbial food web of first-year ice in Resolute Passage (Canadian High Arctic) // *J. Mar. Syst.* – 1997. – V. 11. – P. 173–189.
- Vezina A.F., Savenkoff C., Roy S., et al.** Export of biogenic carbon and structure and dynamics of the pelagic food web in the Gulf of St. Lawrence // *Deep-Sea Res. Part II.* – 2000. – V. 47. – P. 609–635.
- Wakatsuchi M.** Recent studies of the sea of Okhotsk // *Proceedings of the 18th IAHR International Symposium on Ice.* – 2006.
- Wakehem S.G., Peterson M.L., Hedges J.I., Lee C.** Lipid biomarker fluxes in the Arabian Sea, with a comparison to the equatorial Pacific Ocean // *Deep-Sea Res. Part II.* – 2002. – V. 49. – P. 2264–2301.
- Walsh J.J.** DOC storage in Arctic Seas: The role of continental shelves // *Arctic oceanography: Marginal ice zones and continental shelves coastal and estuarine studies.* American Geoph. Un. Washington. – 1995. – P. 203–230.
- Wassmann P., Slagstad D.** Seasonal and annual dynamics of particulate carbon flux in the Barents Sea // *Polar Biol.* – 1993. – V. 13. – P. 363–372.
- Wassmann P., Carroll J., Bellerby R.G.J.** Carbon flux and ecosystem feedback in the northern Barents Sea in an era of climate change: An introduction // *Deep-Sea Res. II.* – 2008. – V. 55. – P. 2143–2153.
- Wedborg M., Hoppema M., Skoog A.** On the relation between organic and inorganic carbon in the Weddell Sea // *J. Mar. Systems.* – 1998. – V. 17. – P. 59–76.
- Wetzel R.G., Hatcher P.G., Bianchi T.S.** Natural photolysis by ultraviolet irradiance of recalcitrant dissolved organic matter to simple substrates for rapid bacterial metabolism // *Limnol. Oceanogr.* – 1995. – V. 40. – P. 1369–1380.
- Wheeler P.A., Watkins J.M., Hansing R.L.** Nutrients, organic carbon and organic nitrogen in the upper water column of the Arctic Ocean: implications for the sources of dissolved organic carbon // *Deep Sea Res. II.* – 1997. – V. 44. – P. 1571–1592.
- Williams P., LeB J.** Evidence for the seasonal accumulation of carbon-rich dissolved organic material, its scale in comparison with changes in particulate material and the consequential effect on net C/N assimilation ratios // *Mar. Chem.* – 1995. – V. 51. – P. 17–29.
- Williams P.M., Druffel E.R.M.** Radiocarbon in dissolved organic matter in the central North Pacific Ocean // *Nature.* – 1987. – V. 330. – P. 246–248.
- Wilson A., Ajlani G., Verbavatz J.-M., Vass I., Kerfeld C.A., Karilovsky D.** A soluble carotenoid protein involved in phycobilisome-related energy dissipation in cyanobacteria // *The Plant Cell.* – 2006. – V. 18. – P. 992–1007.
- Wollast R.** The coastal organic carbon cycle: Fluxes, Sources and Sinks // *In Ocean Margin Processes in Global Change.* N. Y. – 1991. – P. 365–381.
- Wu H., Scranton M.I.** Cycling of some low molecular weight volatile fatty acids in a permanently anoxic estuarine basin // *Mar. Chem.* – 1994. – V. 47. – P. 97–113.
- Yakovleva I.M., Bhagooli R., Takemura A., Hidaka M.** Differential susceptibility to oxidative stress of two scleractinian corals: antioxidant functioning of mycosporine-glycine // *J. Compar. Biochem. Physiol.: B.* – 2004. – V. 139. – P. 721–730.
- Yoro S.C., Sempere R., Turley C., et al.** Cross-slope variations of organic carbon and bacteria in the Gulf of Lions in relation to water dynamics (northeastern Mediterranean) // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1997. – V. 161. – P. 255–264.
- Yoshida, O., Inoue H.Y., Watanabe S., Noriki S., Wakatsuchi M.** Methane in the western part of the Sea of Okhotsk in 1998–2000 // *J. Geophys. Res.* – 2003. – P. 109, C09S12, doi: 10.1029/2003JC001910.
- Ynker M.B., Macdonald R.W., Veltkamp D.J., Cretney W.J.** Terrestrial and marine biomarkers in a seasonally ice-covered Arctic estuary – integration of multivariate and biomarker approaches // *Mar. Chem.* – 1995. – V. 49. – P. 1–50.
- Zhou J., Mopper K., Passow U.** The role of surface-active carbohydrates in the formation of transparent exopolymer particles by bubble adsorption of seawater // *Limnol. Oceanogr.* – 1998. V. 43. – P. 1860–1871.
- Ziegler S., Benner R.** Dissolved organic carbon cycling in a subtropical seagrass-dominated lagoon // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1999. – V. 180. – P. 149–160.



**Ziervogel K., Karisson E., Arnosti C.** Surface associations of enzymes and of organic matter: Consequences for hydrolytic activity and organic matter remineralization in marine systems // Mar. Chem. 2007. – V. 104. – P. 241–252.

**Zsolnay A.** Inventory of nonvolatile fatty acids and hydrocarbons in the oceans // Marine chemistry 1977, – V. 5. – P. 465–475.

**Zweifel U.L., Wikner J., Hagstrom A., Lundberg E., Norrman B.** Dynamics of dissolved organic carbon in a coastal ecosystem // Limnol. Oceanogr. – 1995. – V. 40. – P. 299-305.

**Zweifel U.L.** Factors controlling accumulation of labile dissolved organic carbon in the Gulf of Riga // Estuarine, coastal and shelf science. – 1999. – P. 357–370.

**АГАТОВА Алина Ивановна**  
**ОРГАНИЧЕСКОЕ ВЕЩЕСТВО В МОРЯХ РОССИИ**

Заведующая редакцией Н.Э. Боровик  
Редактор Е.Н. Гаврилова  
Художественный редактор М.Е. Котова  
Компьютерная верстка Т.Н. Боровик

Подписано в печать  
Печ. л. 16,25. Формат 70х100 1/16  
Тираж 300 экз.

Издательство ВНИРО  
107140, Москва, ул. Верхняя Красносельская, 17  
Тел. : +7(499)264-65-33  
Факс: +7(499)264-91-87

**ДЛЯ ЗАМЕТОК**

**ДЛЯ ЗАМЕТОК**