

Среда обитания
водных биологических ресурсов
Диагноз и прогноз условий среды обитания гидробионтов

УДК 551.465

**Органическое вещество, скорости его трансформации
и продуктивность различных районов Охотского моря**

A.I. Агатова, Н.М. Лапина, Н.И. Торгунова

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ФГБНУ «ВНИРО»), г. Москва
E-mail: biochem@vniro.ru

По содержанию растворённого органического вещества (РОВ) в Охотском море выделены два крупных района: северный, относительно мелководный, с высокими концентрациями и южный, относительно глубоководный район, в котором количество растворённого органического углерода (РОУ) варьирует от 40 до 250 мкМ. Максимальные концентрации (более 400 мкМ) характерны для поверхностных вод Сахалинского залива. Межгодовая изменчивость в концентрациях РОУ наиболее хорошо выражена в районах с большой гидрологической активностью. В широких пределах колеблются концентрации и взвешенного $C_{опр}$, а также концентрации $N_{опр}$ и $P_{опр}$. В растворённом ОВ значения молярных отношений C/N и особенно C/P , как правило, в несколько раз превышают классические значения Редфильда, тогда как во взвешенном ОВ они практически равны. Основным биохимическим компонентом растворённого ОВ являются углеводы, а взвешенного — белки. Увеличение растворённых углеводов в придонных слоях является показателем высасывания нефтяных углеводородов. Изменение концентраций растворённых и взвешенных биохимических компонентов и их соотношений в различных районах моря в основном определяется изменением активности автотрофных и гетеротрофных обитателей экосистем шельфа и глубоководных районов. Большая роль в преобразовании как автохтонного так и альлохтонного ОВ принадлежит микроорганизмам.

Ключевые слова: растворённое и взвешенное органическое вещество, биохимический состав, элементный состав, продуктивность, скорости гидролитических и окислительно-восстановительных процессов.

ВВЕДЕНИЕ

Охотское море является высокопродуктивным водоемом. 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 [Шунтов, 2001]. В связи с этим особое значение приоб-

ретает исследование органического вещества (ОВ), его пространственной и временной изменчивости.

В настоящей работе представлен анализ собственных и литературных данных о пространственно-временной изменчивости концентраций, элементного и биохимического состава ОВ в различных районах Охотского моря за последние 20 лет.

Методики получения соответствующих данных подробно описаны в специальных методических руководствах [Руководство..., 2003; 2004].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

I. ОВ его элементный и биохимический состав. Растворённый и взвешенный органический углерод (C_{org}) является самым репрезентативным показателем содержания ОВ в водных экосистемах. Данные из разных источников по распределению этих показателей в водах Охотского моря колеблются в очень широких пределах: от 40 до 700 мкМ для растворённого органического углерода (РОУ) и от 1 до 45 мкМ для взвешенного органического углерода (ВОУ) [Агатова и др., 1996; Nakatsuka et al., 2004; Sohrin et al., 2014].

Выделяются два крупных района с различным содержанием РОУ: северный, относительно мелководный, с высокими концентрациями (250–300 мкМ), и южный, относительно глубоководный район, в котором количество РОУ варьирует от 50–100 мкМ (на юго-востоке центральной глубоководной части моря) до 200–250 мкМ (на периферии района) (рис. 1).

В Сахалинском заливе содержание РОУ в поверхностных водах заметно выше, чем в северной части моря. Здесь оказывается влияние стока р. Амур, воды которого приносят более 650 мкМ РОУ [Nakatsuka et al., 2004]. Наибольшие концентрации РОУ в виде отдельных локализаций наблюдали на шельфе Восточного Сахалина, с максимумом (400 мкМ) у северо-восточной оконечности острова. Несмотря на большое разнообразие в распределении концентраций РОУ по всему морю, все-таки отмечена тенденция закономерного уменьшения содержания РОУ от шельфа к открытой части моря.

Вертикальное распределение РОУ на шельфе довольно монотонно, тогда как в глубоководной части оно очень разнообразно. Как правило, на мористых станциях по всему морю наблюдали незначительное понижение концентраций РОУ от фотического слоя (ФС) к теплому промежуточному слою (ТПС). Однако в районе Курильской гряды во всех проливах иногда фотический слой содержал меньшие

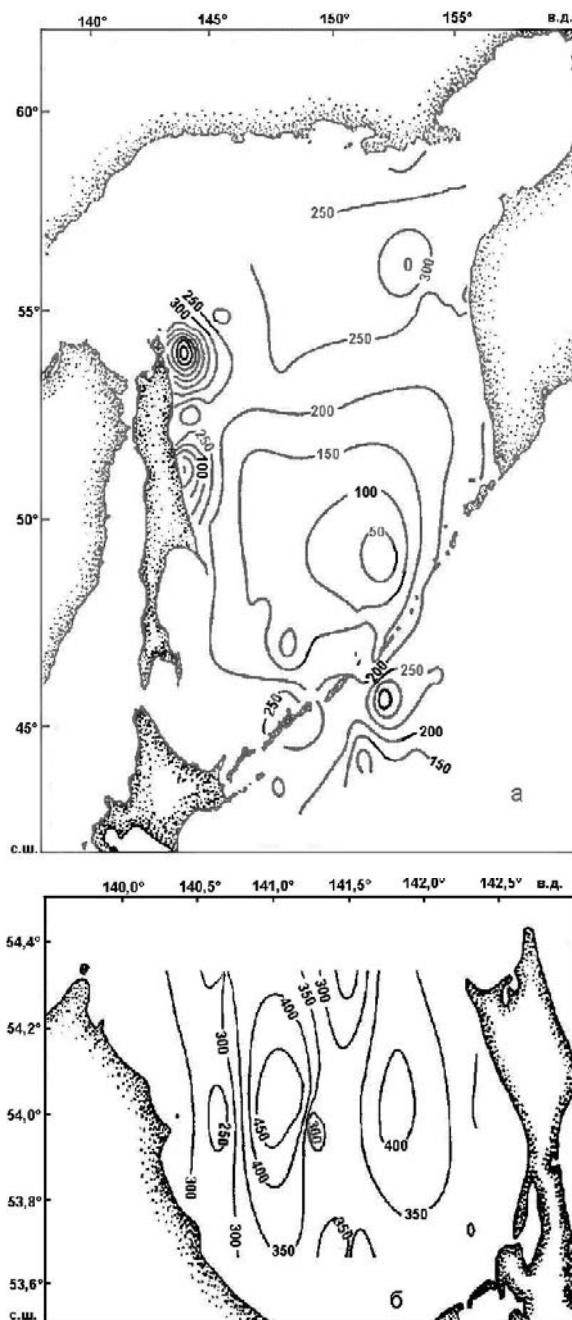


Рис. 1. Распределение РОУ (мкМ) на поверхности:
а — Охотское море; б — Сахалинский залив

концентрации РОУ, чем в холодном промежуточном слое (ХПС) и ТПС. Это, вероятно, можно объяснить глубоким перемешиванием в проливах.

Межгодовая изменчивость в концентрациях РОУ наиболее хорошо выражена в районах с большой гидрологической активностью (Сахалинский залив, банка Кашеварова и проливы

Курильской гряды). Например, если в проливах Фриза и Буссоль летом 1993 г. во всей толще вод в результате глубокого вертикального перемешивания наблюдали в целом однородный характер распределения РОУ (причем в ФС его концентрации были чуть ниже, чем в ХПС и ТПС), то летом 1994 г. при стратификации вод в проливах максимальные концентрации РОУ были характерны для ФС [Агатова и др., 1996].

Работы японских исследователей в западном районе Охотского моря в июне 2000 г. показали практически полное совпадение значений и результатов распределения РОУ в этом регионе с результатами, полученными авторами в июне—августе 1992—1994 гг.: в обоих случаях отмечен очень широкий диапазон пространственной изменчивости значений РОУ в этом районе моря: 74—417 мкМ в 90-х гг. [Агатова и др., 1996] и 60—450 мкМ в 2000 г. [Nakatsuka et al., 2004]. Однако результаты более поздних японских работ в западном районе Охотского моря (46—56° N; 145—150° E), проведенных в августе—сентябре 2006 г. и в мае—июне 2010 г., дали в основном намного более низкие концентрации РОУ даже в Сахалинском заливе [Sohrin et al., 2014].

Распределение ВОУ на поверхности моря значительно однороднее, чем РОУ (рис. 2), в основном здесь его концентрации варьируют от 7,0 до 20,0 мкМ. Так же как и для РОУ повышенные концентрации ВОУ приурочены к шельфу (до 25 мкМ). Самые высокие концентрации ВОУ (до 75 мкМ) были зафиксированы в период разведочного бурения (1992 г.) на Пильтунском и Луньском нефтяных месторождениях восточного шельфа о. Сахалин. Спустя примерно год после его окончания эти концентрации уменьшились в 2—3 раза [Агатова и др., 1996].

Следует отметить довольно большие колебания концентраций ВОУ по вертикали, особенно в глубоководной части моря.

Значения могут изменяться более чем в 5 раз. Как правило, максимальные для данного района концентрации ВОУ приурочены к подповерхностным горизонтам (5—20 м), где максимальна и первичная продукция, а также к скачку плотности. После 100 м эти концентрации уменьшаются в 2—3 раза. Интересно, что

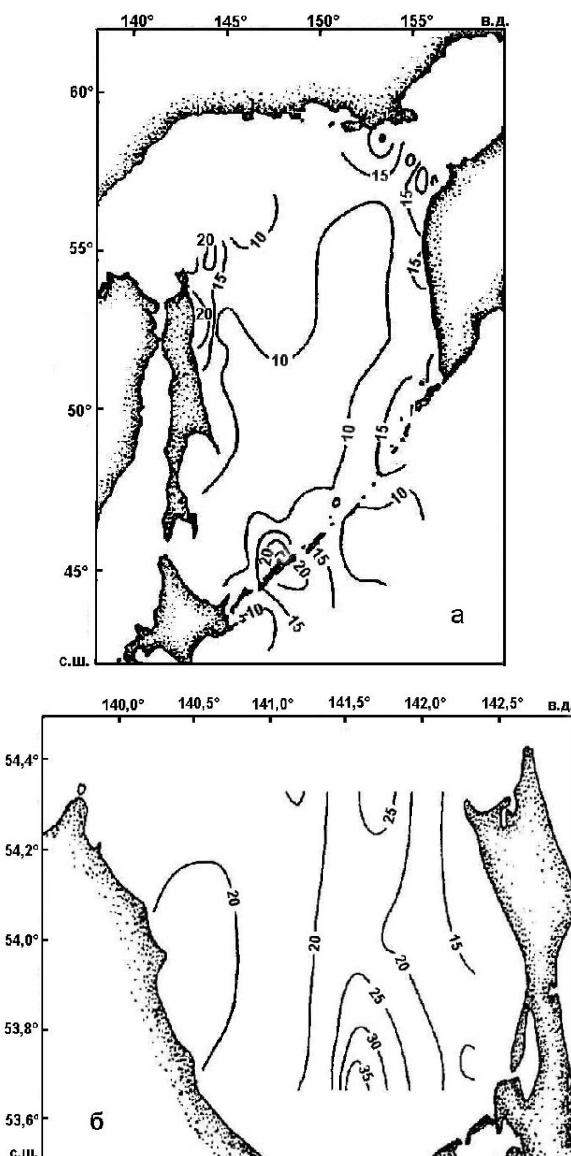


Рис. 2. Распределение ВОУ (мкМ) на поверхности:
а — Охотское море; б — Сахалинский залив

в ТПС на горизонтах с минимальными значениями кислорода концентрации ВОУ в 1,5—2 раза больше, чем в ХПС.

Растворённый и взвешенный органический азот (N_{opr}) также как и C_{opr} в водах Охотского моря распределены очень неравномерно (рис. 3, 4). Значения их концентраций изменяются от 0,1 до 45,4 мкМ для РОВ и от 0,2 до 9,0 мкМ для ВОВ [Агатова и др., 1996; Sohrin et al., 2014]. К сожалению, этих данных очень мало.

При значительной неоднородности поверхностного распределения N_{opr} по всему морю

ено в основных чертах противоположно горизонтальному распределению растворённого $C_{\text{опр}}$. Так, в северной части моря, где высоки фоновые концентрации $C_{\text{опр}}$, концентрации $N_{\text{опр}}$ относительно низкие (5–10 мкМ). Напротив, в южной части моря, особенно в его наиболее глубоководных районах, где сравнительно немногого $C_{\text{опр}}$, концентрации $N_{\text{опр}}$ относительно велики (10–25 мкМ). Максимум растворённого $N_{\text{опр}}$ (более 40 мкМ) обнаружен на шельфе Восточного Сахалина, но не в северо-восточной его части, как в случае с $C_{\text{опр}}$, а на юге вблизи м. Терпения. И только в Сахалинском заливе, при общем пониженном (как и в северной части моря) фоне $N_{\text{опр}}$, высокие концентрации азота содержатся в водах с высокими концентрациями $C_{\text{опр}}$ (рис. 3).

Вертикальное распределение растворённого $N_{\text{опр}}$, тоже неоднородно. Для пелагиали собственно Охотского моря характерно уменьшение его концентраций от ФС к ТПС, тогда как в

районе Курильской гряды, как правило, максимальные концентрации $N_{\text{опр}}$ содержатся как в ФС, так и в ТПС. В этом районе наиболее значительны и перепады его концентраций в столбе воды до 1000 м. Следует отметить, что необязательно горизонты с максимальным содержанием $C_{\text{опр}}$ соответствуют горизонты с максимальным содержанием $N_{\text{опр}}$. Вертикальное распределение растворённого $N_{\text{опр}}$ на шельфе тоже разнообразно, и трудно выделить какие-либо различия в распределении этого параметра на камчатском и сахалинском шельфах.

В общих чертах поверхностное распределение взвешенного $N_{\text{опр}}$ соответствует полю взвешенного $C_{\text{опр}}$. Содержание взвешенного $N_{\text{опр}}$ также уменьшается от шельфа к открытой части моря, где его концентрации в основном варьируют в пределах 1–2 мкМ. Похоже и распределение мелкомасштабных локализаций максимальных поверхностных концентраций $N_{\text{опр}}$. Заметно выше, чем в собственно Охотс-

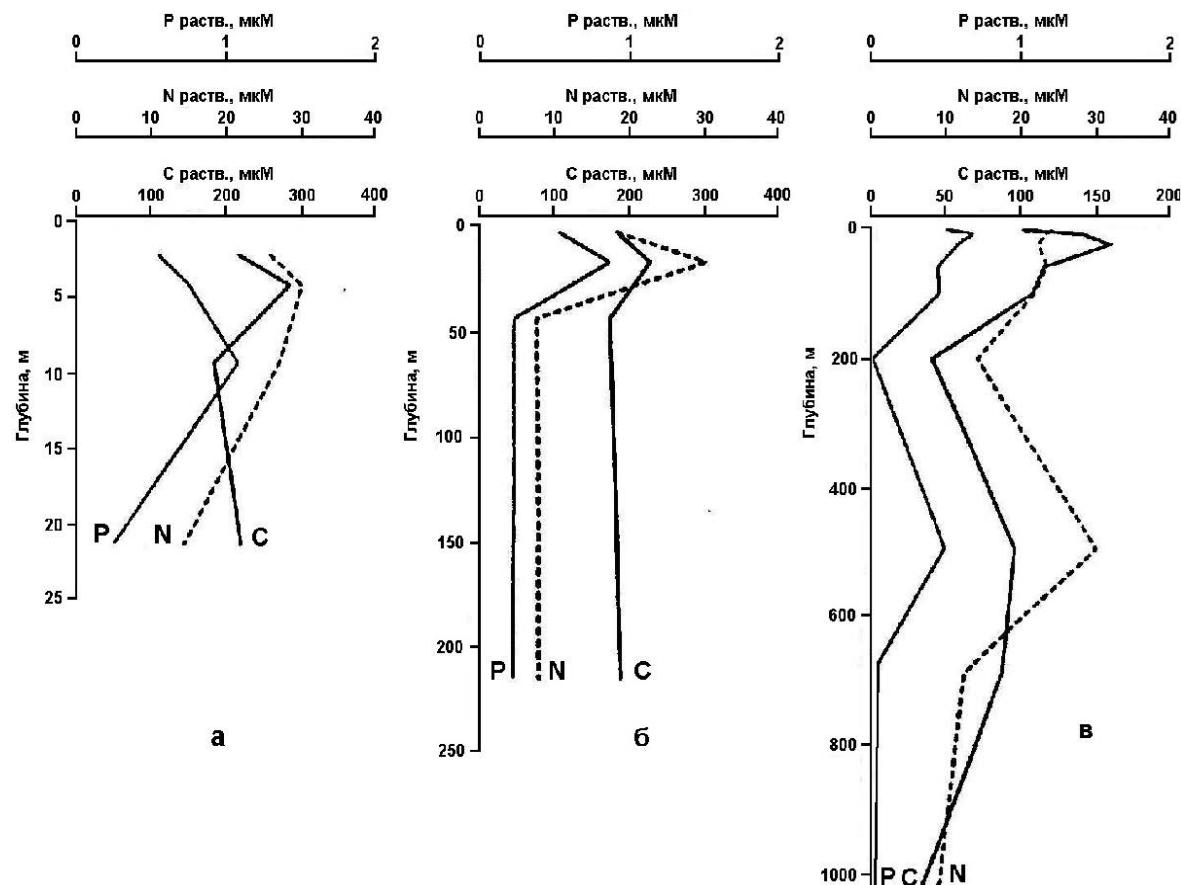


Рис. 3. Вертикальное распределение растворённого $C_{\text{опр}}$, $N_{\text{опр}}$ и $P_{\text{опр}}$ (мкМ) в Охотском море:
а — на шельфе; б — в районе материкового склона; в — в глубоководных районах

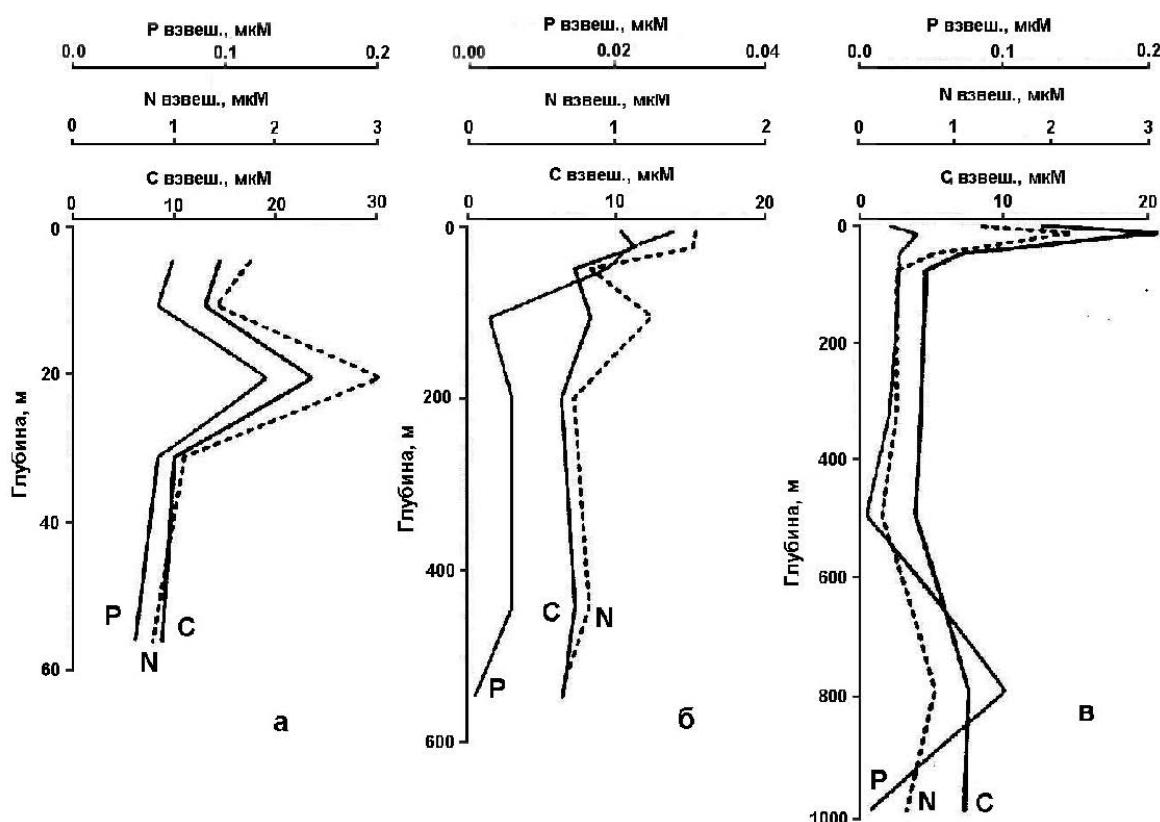


Рис. 4. Вертикальное распределение взвешенного $C_{\text{опр}}$, $N_{\text{опр}}$ и $P_{\text{опр}}$ (мкМ) в Охотском море:
а — на шельфе; б — в районе материкового склона; в — в глубоководных

ком море, количество $N_{\text{опр}}$ в Сахалинском заливе. Максимум $N_{\text{опр}}$ (около 6,5 мкМ) так же, как и в случае со взвешенным $C_{\text{опр}}$, приурочен к эстуарию р. Амур (рис. 4).

Изменение концентраций взвешенного $N_{\text{опр}}$ по вертикали, как на шельфе, так и в пелагии одинаковы — максимальные величины в ФС уменьшаются в 1,5–3 раза с глубиной (см. рис. 4). Однако, на самых мелководных станциях, глубина которых не превышала 40 м, концентрации $N_{\text{опр}}$ увеличивались от поверхности к придонному слою. В то же время в период разведочного бурения в водах Пильтунского месторождения концентрации в поверхностном слое были в 3–5 раз выше, чем в придонном и в поверхностных водах были сопоставимы с концентрациями растворённого $N_{\text{опр}}$. Спустя год после окончания бурения концентрации взвешенного $N_{\text{опр}}$ в поверхностных водах не превышали 2 мкМ и на мелководье увеличивались в придонном слое, а мористее его концентрации уменьшались в этом слое приблизительно в 2 раза.

Межгодовая изменчивость концентраций и растворённого, и взвешенного $N_{\text{опр}}$ проявляется по-разному в различных районах моря. В целом по морю можно отметить тенденцию к небольшому повышению концентраций всех форм $N_{\text{опр}}$ в фотическом слое от 1992 к 1994 гг. [Агатова и др., 1996].

Расторвённый и взвешенный органический фосфор ($P_{\text{опр}}$). К сожалению, данных по распределению $P_{\text{опр}}$ в водах Охотского моря еще меньше, чем для $N_{\text{опр}}$. Наиболее полно для всего моря они представлены в исследованиях сотрудников ВНИРО [Агатова и др., 1996; Hydrochemical Atlas..., 2001]. Распределение растворённого $P_{\text{опр}}$ на поверхности довольно однородно, концентрации в основном варьируют в пределах 0,4–0,6 мкМ. Высокие значения концентраций (0,8–1,3 мкМ) характерны для вод банки Кашеварова и тихоокеанских вод, прилегающих к Курильской гряде в районе о. Уруп, а также для прибрежных экосистем, подверженных большой антропогенной нагрузке. В Сахалинском заливе на большей его части

концентрации $P_{\text{опр}}$ 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.

Вертикальное распределение растворённого $P_{\text{опр}}$ тоже очень неоднородно (см. рис. 3). 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 $P_{\text{опр}}$ также характерно пилообразное распределение по вертикали, как для $C_{\text{опр}}$ и $N_{\text{опр}}$. Однако максимальные значения концентраций $P_{\text{опр}}$ в столбе воды не всегда соответствуют максимальным концентрациям $C_{\text{опр}}$ и $N_{\text{опр}}$. Максимальные концентрации характерны для ФС, 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 растворённого $P_{\text{опр}}$ уменьшались на порядок. Следует отметить, что в ХПС происходит увеличение концентраций растворённого $P_{\text{опр}}$, величины которых в ряде случаев достигают значений, характерных для ФС (см. рис. 3). Минимальные концентрации получены в ТПС. Интересно вертикальное распределение $P_{\text{опр}}$ в Сахалинском заливе. Здесь четко разделяются зоны уменьшения и увеличения его концентраций ко дну. В районах, наиболее приближенных к Амурскому лиману, отмечено уменьшение растворённого $P_{\text{опр}}$ с глубиной, а на более удалённых — увеличение.

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

Очень неоднородно и вертикальное распределение взвешенного $P_{\text{опр}}$. 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 $P_{\text{опр}}$. Для открытого моря характерны самые высокие концентрации в ФС, которые постепенно уменьшаются с глубиной (см. рис. 4). Однако в ряде случаев вертикальное распределение взвешенного $P_{\text{опр}}$ носит пилообразный характер, особенно это проявляется в водах проливов Курильской гряды.

Межгодовая изменчивость содержания $P_{\text{опр}}$ особенно хорошо прослеживается в водах Сахалинского залива и в районе Пильтунского месторождения нефти. Здесь концентрации в 1992 г. были выше концентраций 1993 г. в 2–5 раз, при этом концентрации растворённого $P_{\text{опр}}$ практически не изменились. Можно отметить только изменение тенденции в его горизонтальном распределении. Если летом 1992 г. концентрации растворённого $P_{\text{опр}}$ увеличивались от берега к морю, то летом 1993 г. они повышались к берегу.

Межгодовая изменчивость содержания растворённых форм $P_{\text{опр}}$ достаточно четко проявляется только в таких динамичных районах как банка Кашеварова и воды Курильской гряды. На банке Кашеварова концентрации $P_{\text{опр}}$ 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 растворённого $P_{\text{опр}}$ были в 2–4 раза ниже в 1993 г., чем в 1994 г., при практически одинаковых концентрациях взвешенного $P_{\text{опр}}$.

Большие диапазоны несинхронных изменений концентраций $C_{\text{опр}}$, $N_{\text{опр}}$ и $P_{\text{опр}}$ в водах Охотского моря обуславливают и значительные колебания величин молярных отношений C/N и C/P в растворённом ОВ, которые значительно отличаются от классического отношения Редфильда [Redfield et al., 1963]. 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. Для открытой части моря прослежена

тенденция уменьшения этого отношения с севера на юг от 50 до 5, в основном за счет увеличения концентраций N_{opr} . Самые низкие величины C/N 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 C/N в разных водах изменяется по-разному. Практически везде в глубоководной части моря отмечены самые высокие отношения C/N в ХПС по сравнению с ФС 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. В особо динамичных водах в районе материкового склона и в проливах Курильской гряды трудно выделить какую-либо закономерность в вертикальном распределении C/N отношения. Однако на банке Кашеварова это отношение уменьшается от поверхности ко дну. В поверхностных и придонных водах Сахалинского залива отношение C/N изменяется в пределах 13–30 и 16–40, соответственно.

Молярное отношение C/N во взвешенном ОВ по сравнению с растворённым почти не изменяется и для всей поверхности моря практически не отступает от классического значения Редфильда, т.е. равно 6–6,5. С глубиной изменения C/N также очень малы и лишь на отдельных горизонтах, приуроченных, как правило, к слову скачка плотности, это отношение увеличивается до 10–15.

Молярное отношение C/ρ в растворённом ОВ на поверхности изменяется в очень широком диапазоне от 50 до 3600 и похоже на горизонтальное распределение отношения C/N в растворённом ОВ. Максимальные значения определены в северной части Охотского моря — в горле зал. Шелехова (1345), в водах, прилегающих к банке 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/ρ равны 200–400.

По вертикали изменения этого отношения также значительны. На мелководье с глубиной отмечена тенденция к уменьшению величин отношения C/ρ в 1,5–2 раза, а на глубоководье — к увеличению, и разница в значениях отношения C/ρ в водах ФС 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/ρ отношения, т.к. здесь перемежаются слои с высокими и низкими значениями этих величин в растворённом ОВ. Такая же неоднородность в распределении C/ρ отношения отмечена и для банки Кашеварова. В Сахалинском заливе диапазон изменений величин C/ρ отношения очень широк как в поверхностных (от 161 до 3478), так и в придонных (от 157 до 1420) водах. Причём, характер распределения этих величин зависит от распространения здесь вод р. Амур. Как правило, максимальные величины характерны для наиболее распреднённого поверхностного слоя, т.к. речные воды приносят большое количество ОВ, обеднённое фосфором.

Молярное отношение C/ρ во взвешенном ОВ 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 и 548 соответственно), в тихоокеанских водах у Курильской гряды (261–438), в водах, прилегающих к банке Кашеварова (260). Вертикальное распределение также неоднородно как и N_{opr} , и ρ_{opr} . В прибрежных водах и водах материкового склона, как правило, наблюдается уменьшение этого отношения. В пелагии значения менее 100 характерны для слоя скачка плотности и в ТПС в слое минимума кислорода.

Таким образом, в отличие от РОВ величины молярных отношений C/N и C/ρ в ВОВ близки к классическим отношениям. Как правило, РОВ обеднено и азотом и фосфором.

Большое разнообразие в концентрациях растворённых и взвешенных форм $C_{\text{опр}}$, $N_{\text{опр}}$ и $P_{\text{опр}}$ в Охотском море в летний период, в основном может быть связано с различной интенсивностью первичного продуцирования (ПП) в различных районах моря, пятна цветения фитопланктона можно встретить даже в начале августа [Sorokin, Sorokin, 2002].

Обычно интенсивное ПП происходит в многочисленных бухтах и заливах шельфовой зоны, где наряду с высоким содержанием хлорофилла «*a*» [Мордасова, 1997] наблюдаются максимальные концентрации ВОВ и РОВ, значения которых уменьшаются от шельфа к открытой части моря по мере уменьшения интенсивности ПП. Однако, когда концентрации хлорофилла в ФС достигают максимума (5–16 мг/м³), здесь возникает обратная корреляционная зависимость между растворёнными 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 нефтегазоразработок, 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 первичного продуцирования, но и с воздействием материального стока. Прежде всего, это положение относится к Сахалинскому заливу. Максимальные концентрации взвешенных и растворённых $C_{\text{опр}}$, $N_{\text{опр}}$ и $P_{\text{опр}}$ 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 C/N и C/P, присущие клеткам живого микропланктона. Также с распространением распреснённых 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 $C_{\text{опр}}$ в

осадках на восточном шельфе Сахалина, обнаруженные ещё 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 «*a*», 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 обогащёнными водами на север океана из Охотского моря может в год поступать 68–72 Тг $C_{\text{опр}}$ и 5,4 Тг $N_{\text{опр}}$ [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 во время летних экспедиций 1992–1994 гг. [Агатова и др., 1997].

Основным биохимическим компонентом РОВ в Охотском море так же, как и в других морях, являются углеводы (рис. 5). Причем, часто 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 5 раз. Благодаря этому, в глубинных водах сумма основных биохимических компонентов составляет 90–95% от РОВ. В ФС 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. 5,а). Тогда как в Прикурильском районе и в централь-

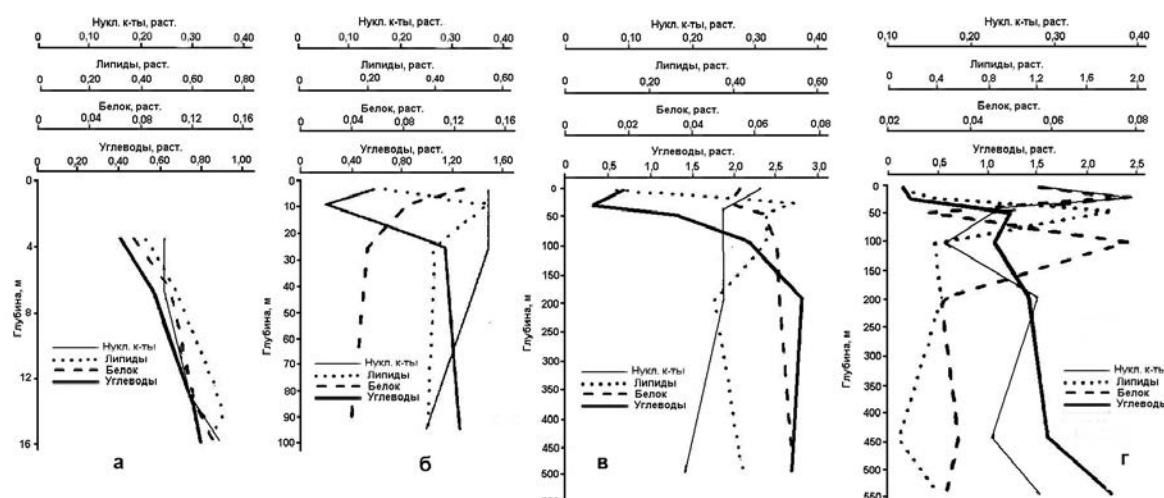


Рис. 5. Вертикальное распределение растворённых углеводов, липидов, белка и нуклеиновых кислот ($\text{мг}/\text{л}$) в летний период в Охотском море: а, б — на шельфе; в, г — в пелагиали

ной части моря распределение их по вертикали, при общей тенденции увеличения концентраций с глубиной, очень неравномерно, с промежуточными максимумами и минимумами (рис. 5, 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, особенно на мелководье и в фотическом слое пелагиали. Максимальные концентрации взвешенных углеводов (до 0,240 $\text{мг}/\text{л}$) зафиксированы на сахалинском шельфе, а минимальные (около 0,010 $\text{мг}/\text{л}$) — 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. 6). Следует отметить, что только в водах Прикурильского района происходит уменьшение с глубиной и относительно го содержания углеводов в ВОВ, 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 от-

ношении сопоставимы с содержанием взвешенного белка. В 1992 и 1994 гг. концентрации взвешенных углеводов в 2 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, первичной продукции и биомассы фитопланктона в фотическом слое [Мордасова, 1997; Sorokin, Sorokin, 2002], были зарегистрированы и максимальные концентрации не только взвешенных, но и растворённых 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 растворённых углеводов в открытой части моря, где были зафиксированы интенсивные продукционные процессы (рис. 7).

Здесь, при общей тенденции увеличения их концентрации с глубиной, в слое 10–40 м происходит уменьшение количества растворённых 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 растворённых углеводов микрогетеротрофами, т.к. на этих же горизонтах увеличивается концентрация взвешенного белка и скорость потребления кислорода микропланктоном. Такой промежуточный ми-

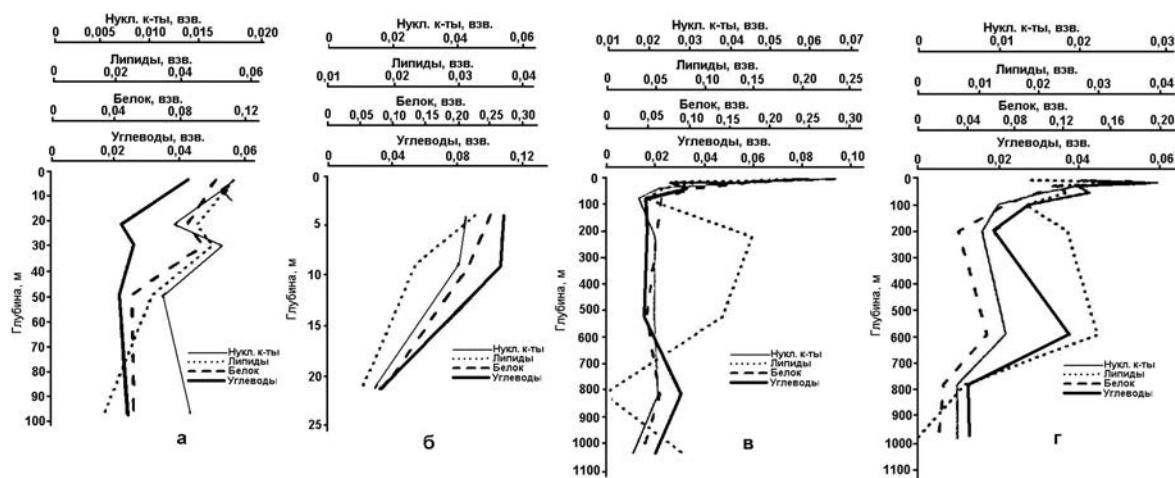


Рис. 6. Вертикальное распределение взвешенных углеводов, липидов, белка и нуклеиновых кислот (мг/л) в летний период в Охотском море: а, б — на шельфе; в, г — в пелагиали

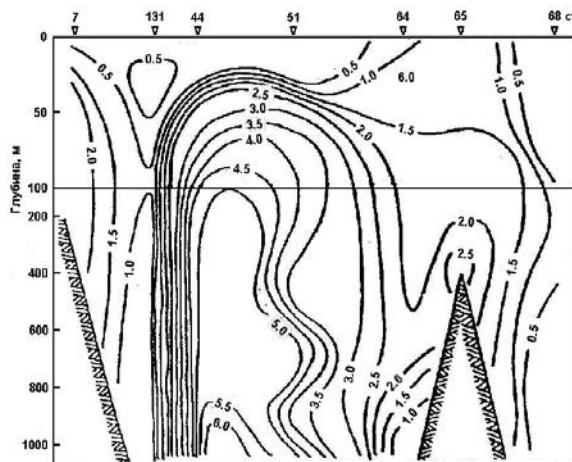


Рис. 7. Распределение растворённых углеводов (мг/л) на разрезе от п-ва Терпения к пр. Фриза с выходом в тихоокеанскую часть Прикурильского района

нимум наблюдали также в районе материкового склона и глубоководной части Берингова моря [Агатова и др., 2004].

Интенсивность продукциино-деструкционных процессов влияет и на соотношение между растворёнными и взвешенными формами углеводов. Так, в местах активного фотосинтеза и большой биомассы микрофитопланктона взвешенные углеводы составляют 10–30% от растворённых. В фотическом слое, когда скорость деструкции превышает скорость первичного продуцирования, а также в глубинных водах взвешенные углеводы от растворённых составляют всего 0,5–2%. В глубинных водах такой низкий процент взвешенных углеводов относи-

тельно растворённых связан с тем, что здесь практически во всех исследованных районах моря значительно возрастает концентрация последних.

Это можно объяснить наличием здесь нефтеносных слоёв, из которых при интенсивном обмене вода—дно в раствор поступают углеводороды метанового ряда, окисленные формы которых абиотическим путём могут полимеризоваться до углеводоподобных соединений [Reid, Orgel, 1969]. Например, высокие концентрации растворённых 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 (см. рис. 7), по распределению растворённых углеводов хорошо прослеживается такое распространение нефтепродуктов. В 1998–2000 гг. на свale глубин (около 200 м) вдоль восточного шельфа о. Сахалин были зафиксированы аномально высокие концентрации метана от 488 до 981 нМ/кг [Yoshida et al, 2003].

Большая межгодовая изменчивость содержания углеводов, как растворённых, так и взвешенных, отмеченная на сахалинском шельфе, главным образом связана с интенсивностью нефтеразработок здесь. При проведении буровых работ происходит увеличение концентрации взвешенных частиц, на которых сорбируются растворённые ОВ, в частности, высокополимерные полисахариды, что приводит к умень-

шению концентрации углеводов в растворе и увеличению во взвеси.

Наряду с углеводами большой вклад в РОВ (до 20%) вносят липиды. В отличие от углеводов максимальные их концентрации (выше 1 мг/л) характерны для фотического слоя вод Прикурильского района, а минимальные (менее 0,03 мг/л) — для вод сахалинского шельфа. Вертикальное распределение липидов на мелководье камчатского и сахалинского шельфов довольно равномерно (см. рис. 5,а; 5,б), тогда как в глубоководной части моря на вертикальном профиле наблюдаются промежуточные максимумы и минимумы их концентраций при общей тенденции уменьшения с глубиной (см. рис. 5,в; 5,г).

Межгодовая изменчивость концентраций растворённых 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 банки 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 ФС, при этом следует отметить очень большой разброс их значений в пределах исследуемой акватории. Этот разброс отмечался в каждой из трех выполненных в разные годы съёмок. Максимальные концентрации взвешенных липидов, так же как и растворённых, наблюдались в ФС 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 (см. рис. 6).

Довольно значительные межгодовые изменения характерны для растворённых липидов, особенно в рыбопродуктивных районах камчатского шельфа и Прикурильского района. Интересно, что при этом из года в год вдоль Курильской гряды — от Южных Курил к Северным отмечается уменьшение концентраций липидов до минимальных (0,1 мг/л). 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%. Наибольшие их концентрации характерны для ФС 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. 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 ФС (см. рис. 5в; 5,г). Межгодовая изменчивость концентраций растворённого белка и относительного содержания его в РОВ невелика.

Также, как и в других северных морях, здесь белок является основным биохимическим компонентом ВОВ, доля которого может составлять более 60%. Максимальные концентрации белка характерны для ФС вод 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 (см. рис. 6). Изменения относительного содержания белка с глубиной незначительны, причем в промежуточных водах на некоторых горизонтах даже может превышать таковое в ФС.

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

При интенсивных процессах ПП в ФС происходит увеличение содержания взвешенного белка, причем не только за счет роста численности и биомассы фитопланктона, но и также за счёт увеличения численности и биомассы микропланктона [Sorokin, Sorokin, 2002]. Повышение численности бактериопланктона в результате интенсивного первичного продуциро-

вания сказывается не только на увеличении количества взвешенного белка, но и растворённого. Последнее, скорее всего, связано с большим вкладом нано- и пикоформ, клетки которых проходят через фильтр GF/F.

Уменьшение по вертикали доли взвешенного белка относительно растворённого связано также с изменением соотношения микро- и пикоформ planktona вследствие уменьшения биомассы микропланктона с глубиной. Наличие промежуточных максимумов растворённого и взвешенного белка указывает на то, что в скачке плотности и на границе между ХПС и ТПС происходит скопление бактериопланктона. Ранее мы наблюдали такого рода скопления в водах Берингова моря — в слоях скачка плотности и минимума кислорода. Для вод Северной Атлантики еще в 1976 г. [Karl et al., 1976] по увеличению концентраций АТФ было также обнаружено скопление бактериопланктона в слое минимума кислорода.

Увеличение концентраций растворённых и взвешенных нуклеиновых кислот (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 НК в РОВ и в ВОВ.

В ФС при интенсивном первичном продуктивании зафиксированы максимальные концентрации НК. Однако очень большой процент НК в ОВ и особенно низкое соотношение белок/НК могут быть только в половых продуктах. Наличие высоких концентраций НК в РОВ мы связываем с местами интенсивного нереста гидробионтов, т.к. во всех известных рыбопродуктивных районах Охотского моря были зафиксированы наибольшие концентрации и растворённых и взвешенных НК. Поэтому именно для НК отмечена самая большая по сравнению с другими биохимическими компонентами межгодовая изменчивость.

Таким образом, изменение концентраций растворённых 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 заливе, на банке Кашеварова и в проливах Курильской гряды.

Так, распространение пресных вод р. Амур в Сахалинском заливе 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 счёт увеличения биомассы гетеротрофов и их активности. Картина аналогична описанной для Анадырского залива Берингова моря.

В свою очередь, активное перемешивание вод в проливах Курильской гряды и над банкой Кашеварова обуславливает однородный характер вертикального распределения биохимических компонентов в них. На банке Кашеварова концентрации и растворённых 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 растворённых биохимических компонентов практически не меняются с глубиной, за исключением растворённых углеводородов. Однако увеличение их концентраций с глубиной незначительно по сравнению с мористой частью Прикурильского района. Это еще раз подтверждает предположение о том, что углеводородные соединения могут быть указателем мест высасывания углеводородов метанового ряда [Агатова и др., 1997].

II. 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_{opr} , N_{opr} и P_{opr} до простых окислов и тем самым выводят их из круговорота [Агатова и др., 2004].

Для оценки скоростей преобразования ОВ в производственно-деструкционном цикле экосистемы Охотского моря измеряли активности: ферментов электрон-транспортной системы (ЭТС); а также гидролитических ферментов щелочной фосфатазы.

Измеренные активности ферментов ЭТС позволяют судить о скоростях потребления кислорода, т.е. о гетеротрофной активности микропланктона [Packard, Codispoti, 2007], активности щелочной фосфатазы — о скоростях регенерации фосфатов и степени лимитирования ими производственных процессов [Агатова и др., 2004]. Для характеристики активности ферментов использовались значения удельной и общей активности. Удельная активность ($\Phi_{уд}$) фосфатазы показывает количество фосфора, в мкМ, которое отщепляется от фосфороганических соединений за 1 ч в расчёте на 1 мг белка взвеси. Общая активность ($\Phi_{общ}$) фосфатазы определяет количество фосфора, в мкМ, минерализованного фракцией взвеси в 1 л морской воды за 1 ч.

Удельная активность ЭТС ($\text{ЭТС}_{уд}$) показывает количество O_2 , в мкл, поглощаемое за 1 ч на 1 мг белка взвеси. Общая активность ЭТС ($\text{ЭТС}_{общ}$) — количество O_2 , в мкл, потребляемое за 1 ч или количество ОВ в мкг, окисляемое за 1 ч в 1 л морской воды.

В различных районах Охотского моря в летний период 1992–1994 гг. измерялась во взвеси активность щелочных фосфатаз и окисительно-восстановительных ферментов ЭТС. 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 и др., 2004].

Активность щелочной фосфатазы в Охотском море проявляет довольно значительную пространственно-временную неоднородность. Самые высокие значения фосфатазной активности характерны для ФС и придонного слоя шельфа. В ФС величины $\Phi_{общ}$ варьировали от 0 до 0,047 мкМ Р/л·ч, а $\Phi_{уд}$ — от 0 до 0,253 мкМ Р/ч·мг белка.

Здесь прослеживается прямая зависимость величин активности фосфатазы от концентра-

ции минерального фосфора. На шельфе Сахалина и Камчатки, где содержание минерального фосфора в ФС не превышало 0,10 мкМ Р, наблюдалась высокие скорости расщепления фосфороганических соединений ($\Phi_{общ}$ — 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 районах по мере удаления от шельфа в открытую часть моря скорости регенерации фосфатов в ФС уменьшались, как правило, за счёт уменьшения удельной фосфатазной активности. При этом концентрации минерального фосфора изменялись незначительно, не более, чем на 0,007 мкМ Р/л.

Вертикальное распределение величин фосфатазной активности в ФС глубоководной части Охотского моря и на его шельфе находится в обратной зависимости от распределения минерального фосфора (рис. 8). При увеличении концентраций минерального фосфора с глубиной значения $\Phi_{общ}$ 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.

В Сахалинском заливе в зоне распространения амурского стока активность фосфатазы в 3–4 раза выше, чем в водах не подверженных его влиянию, несмотря на довольно высокие концентрации Р_{мин}. Здесь, в зоне смешения морских и речных вод минерализация 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 ФС вод Берингова, Белого и Баренцева морей — скорости минерализации Р_{орг} возрастают как только концентрации Р_{мин} становятся лимитирующими для первичного производства. При этом значительная часть ГП (70–90%) образуется за счет рециклирования фосфатов. Так, в тех районах моря, где концентрации Р_{мин} были близки к аналитическому нулю, а концентрации Р_{орг} — довольно высоки-

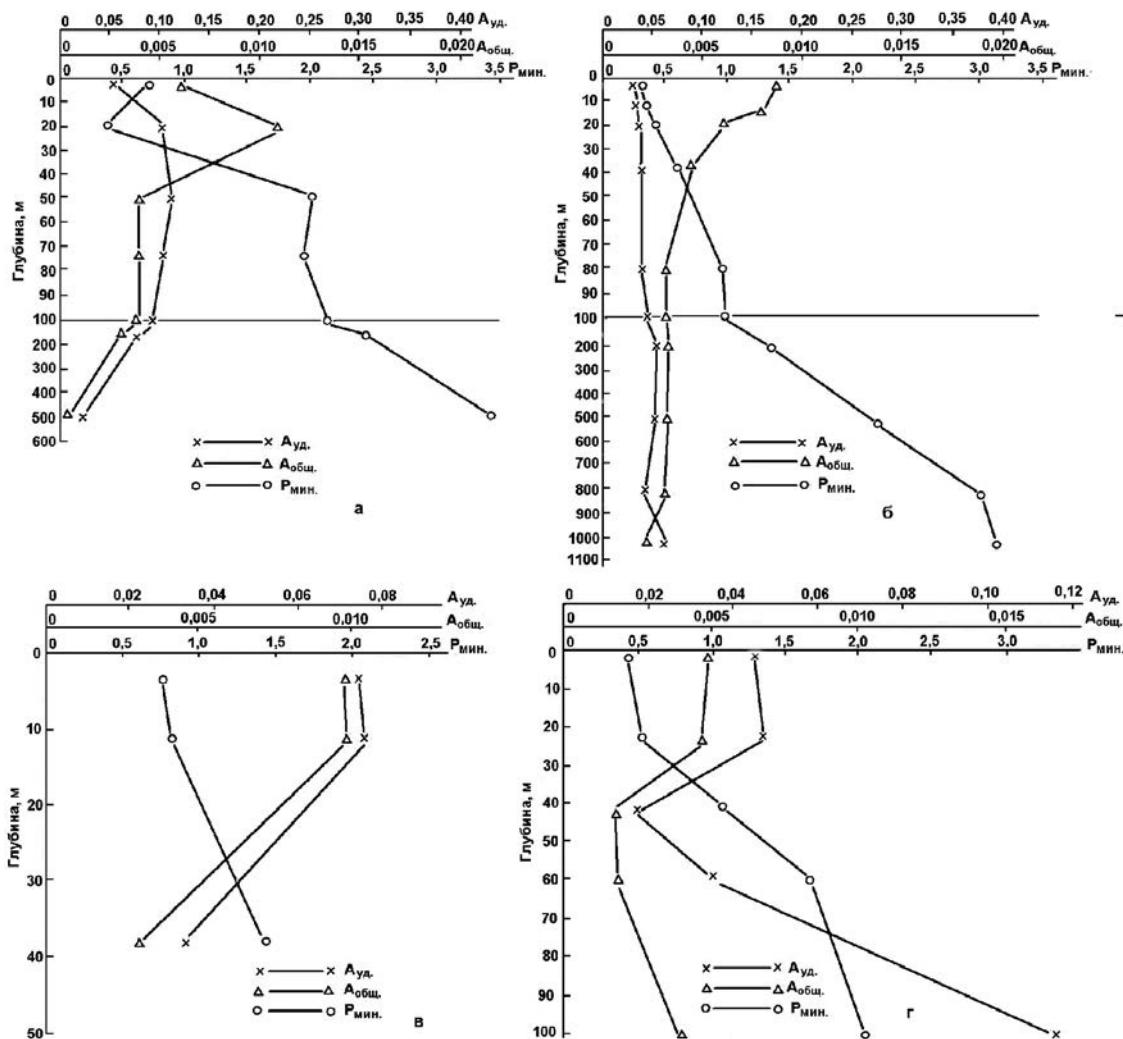


Рис. 8. Вертикальное распределение общей, $A_{\text{общ}}$, мкМ ρ /(л·ч) и удельной $A_{\text{уд}}$, мкМ ρ /(ч·мг белка) активности фосфатазы и $P_{\text{мин}}$, (мкМ ρ) в Охотском море: в глубоководной части — а, б; на шельфе — в, г

ми ($0,7$ – $0,9$ мкМ), ГПП, рассчитанная по скорости минерализации фосфатов, составила 10 – 12 мг С/ m^3 ·ч, что близко к данным по первичной продукции, полученным в тех же районах кислородным методом [Агатова и др., 2004]. Однако высокие скорости расщепления фосфороганических соединений могут быть обусловлены не только недостатком фосфатов для создания ГПП, но и особенностями метаболизма данной популяции микропланктона. Например, на мелководье вдоль западного берега Камчатки и на входе в залив Шелихова высокие скорости минерализации фосфора ($\Phi_{\text{общ}}$ в среднем составила $0,010$ – $0,012$ мкМ ρ /л·ч) были определены при довольно высоких концентрациях $P_{\text{мин}}$ (более $0,4$ мкМ ρ /л). Здесь было скопление микропланктона, активно рас-

щепляющего фосфороганические соединения, о чем свидетельствуют высокие величины взвешенных углеводов, белка и довольно высокие величины $\Phi_{\text{уд}}$.

Неравномерное вертикальное распределение интенсивности процессов регенерации фосфатов обусловлено различными причинами. Так, в фотическом слое оно связано в основном с интенсивностью процессов ГПП: при уменьшении $P_{\text{мин}}$ в подповерхностных горизонтах, где фиксируется максимум продукции, фосфатазная активность увеличивается, и времена рециклирования фосфатов изменяются в пределах 9 – 20 ч; но как только содержание $P_{\text{мин}}$ начинает расти, активность фосфатазы падает, и соответственно увеличиваются времена рециклирования фосфатов. На шельфе, где происходит равномерное

увеличение P_{\min} ко дну, уменьшаются и $\Phi_{общ}$, и $\Phi_{уд}$. В пелагиали появление вторичного максимума активности фосфатазы, особенно удельной, на границе ТПС и ХПС, как правило, обусловлено повышением концентраций $P_{опт}$ (см. рис. 8). Здесь наиболее четко проявляется свойство индуцибельности ферментов щелочной фосфатазы, т.е. количество субстрата определяет количество фермента.

Активность ферментов ЭТС в водах Охотского моря тоже изменялась в широких пределах как на поверхности, так и по вертикали. Значения ЭТС_{общ} варьировали от аналитического нуля до 18,9 мкл O₂/л·ч, а ЭТС_{уд} — соответственно, от 0 до 210,5 мкл O₂/(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 ФС отмечены для вод повышенной первичной продуктивности. Например, охотоморские воды в Прикурильском районе, на входе в зал. Шелихова и северо-восточной части шельфа Сахалина. Создается впечатление, что активные производственные процессы инициируют и активные деструкционные процессы, причем, как правило, пик максимальной активности ферментов ЭТС расположен ниже на 5–10 м максимума ГПП. 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 ФС 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_{общ} здесь происходит за счет увеличения их ЭТС_{уд}.

Вертикальное распределение общей и удельной активностей ЭТС в Охотском море очень неоднородно. В глубоководной части моря, как правило, наблюдаются два максимума скорос-

тей 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. 9).

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 общей активности ЭТС, что обусловлено в основном уменьшением биомассы гетеротрофного микропланктона, т.к. значения ЭТС_{уд} здесь даже выше, чем в ФС, а концентрации взвешенного белка ниже (см. рис. 9). 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 удельной активности ферментов ЭТС наблюдается глубже нижней границы ФС.

Второй значительный максимум активности ферментов 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_{уд} при практически неизменной биомассе гетеротрофов (концентрации взвешенного белка почти не меняются).

Скорость потребления кислорода, как правило, изменяется в градиентных 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 залива, хорошо выделяется зона смешения речных и морских вод, т.к. в ней увеличивается скорость потребления кислорода, как за счет увеличения биомассы микрогетеротрофов в 2–3 раза, так и за счет увеличения ЭТС_{уд} в 1,5–4 раза. Здесь, так же как и в Анадырском заливе Берингова моря, происходит смена популяционного состава микропланктона, в котором преобладающую

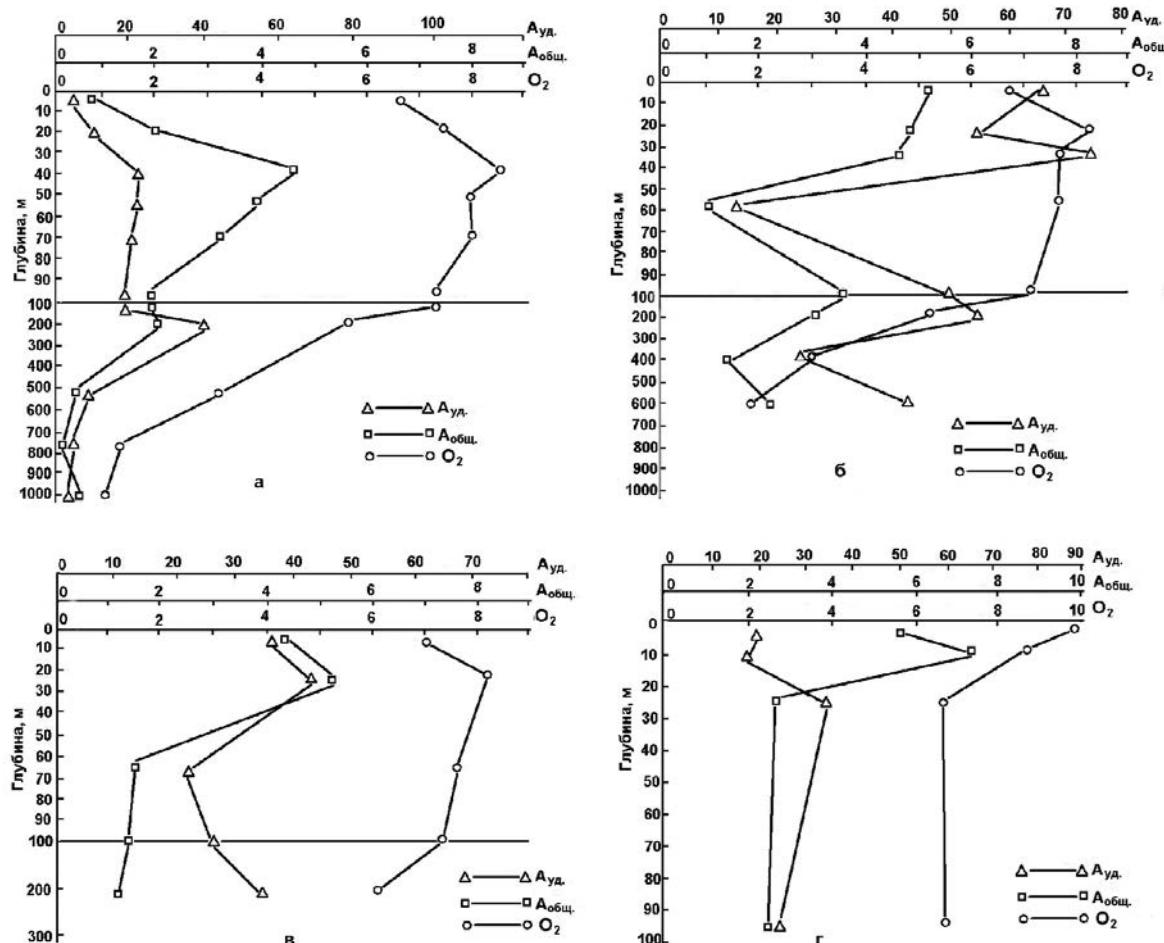


Рис. 9. Вертикальное распределение общей ($A_{общ}$, мкл O_2 /(л·ч)) и удельной ($A_{уд}$, мкл O_2 /(ч·мг белка)) активности ЭТС и растворённого кислорода (O_2 , мл/л) в Охотском море:

в глубоководной части — а, б; на шельфе — в, г

роль начинает играть гетеротрофный планктон. С этой точки зрения интересен факт перехода именно в этой части залива фитопланктона на гетеротрофное питание. Таким образом, здесь тоже создается активный гетеротрофный барьер для быстрой ассимиляции ОВ, поступающих с речным стоком.

Исходя из величин общей активности ЭТС 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 частях, 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). 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. 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.

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

III. 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 (в первую очередь, разгрузка р. Амур), системы течений и противотечений, апвеллинги, приливно-отливное перемешивание и обмен водами с Тихим океаном через проливы.

Одним из ключевых моментов, определяющих 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 1,5–4,0 г С/м²·сут), биомасса которых дости-

гает 40–70 г/м², постепенно отмирают и скапливаются на границе пикноклина, обогащая верхние слои воды ОВ. Наступает фаза летнего минимума с биомассой фитопланктона 9–12 г/м². 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/м³). Не менее значительна здесь и биомасса основных потребителей бактериопланктона — планктонных простейших (3–12 г/м²), в свою очередь основными потребителями которых являются ракчи 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 5 раз. Охотское море является важным плацдармом для нагула таких ценных пород рыб, как лососевые и для китов. Нагул этих животных в основном происходит в эстuarных 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 колюнид. 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 влияет на величины запасов основных промысловых рыб и беспозвоночных. В таблице представлены данные по изменению этих величин для некоторых видов гидробионтов с 2007 по 2015 гг.

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 выживания 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, т.к. в конце зимнего начала весеннего сезона 2012–2013 гг. из-за задержки льдов у берегов и низкой температуры поверхностного слоя вод условия для выживания её 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].

Изменение промыслового запаса некоторых промысловых гидробионтов в Охотском море в период наиболее интенсивного освобождения Арктического бассейна ото льда [Гос. доклад..., 2015] представлено в таблице.

Выводы

Выделены два крупных района с различным содержанием РОУ: северный, относительно мелководный, с высокими концентрациями (250–300 мкМ), и южный, относительно глубоководный район, в котором количество РОУ варьирует от 50–100 мкМ (на юго-востоке центральной глубоководной части моря) до 200–250 мкМ (на периферии района).

В Сахалинском заливе содержание РОУ в поверхностных водах заметно выше, чем в северной части моря. Здесь сказывается влияние стока р. Амур.

Вертикальное распределение РОУ на шельфе довольно монотонно, тогда как в глубоководной части оно очень разнообразно.

Распределение ВОУ на поверхности моря значительно однороднее, чем РОУ, в основном концентрации его варьируют от 7,0 до 20,0 мкМ.

В широких пределах колеблются концентрации $N_{\text{орг}}$ и $P_{\text{орг}}$. В растворённом ОВ значения молярных отношений C/N и особенно C/P, как правило, в несколько раз превышают классические значения Редфильда, тогда как во взвешенном ОВ они равны.

Основным биохимическим компонентом растворённого ОВ являются углеводы, а взвешенного ОВ — белки. Увеличение растворённых углеводов в придонных слоях связано в этих местах с высачиванием углеводородов метанового ряда. Изменение концентраций ра-

Таблица. Промысловый запас некоторых промысловых гидробионтов в Охотском море в период наиболее интенсивного освобождения Арктического бассейна ото льда, тыс. т

Объект промысла	Год								
	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015
Минтай	6667	6667	7500	15582	19921	10232	11871	8626	11073
Сельдь	1280	1276	1296	1678	1663	1171	1456	1328	2074
Треска	50	60	90	64	164	80	164	97	129
Камбала	180	250	125	100		120		59	61
Навага	175	125	75	51	84	99	95	157	168
Лососи				303	186	345	264	190	190
Краб камчатский	36	32	20	44	105	40	62	105	158
Краб-стригун опилио	150	135	140	160	131	132	133	143	162
Креветка северная	32	31	32	44	38	45	44	54	50
Трубачи	80	55	40	38		55	62	55	59

створённых и взвешенных биохимических компонентов и их соотношений в различных районах моря в основном определяется изменением активности автотрофных и гетеротрофных обитателей экосистем шельфа и глубоководных районов. Как только концентрации $P_{\text{мин}}$ становятся лимитирующими для первичного продуцирования возрастают скорости минерализации $P_{\text{опт}}$, т.е. увеличивается активность фосфатазы.

Активные продукционные процессы инициируют и активные деструкционные процессы, причем, как правило, пик максимальной активности ферментов ЭТС расположен ниже на 5–10 м максимума ПП.

Большая роль в преобразовании как автохтонного, так и аллохтонного ОВ принадлежит микроорганизмам. 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.

ЛИТЕРАТУРА

- Агатова А.И., Дафнер Е.В., Сапожников В.В., Торгунова Н.И., Уколова Т.К. 1996. Основные закономерности распределения растворённого и взвешенного органического вещества в Охотском море // Океанология. Т. 36. С. 856–864.
- Агатова А.И., Лапина Н.М., Торгунова Н.И., Пропп Л.Н. 1997. Биохимический состав взвешенного и растворённого органического вещества в Охотском море // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря / Под ред. В.В. Сапожникова. М.: Изд-во ВНИРО. С. 124–133.
- Агатова А.И., Лапина Н.М., Торгунова Н.А. 2004. Скорость трансформации органического вещества в экосистемах арктических морей // Арктика и Антарктика. М.: Наука. Вып. 3(37). С. 171–195.
- Баланов А.А., Радченко В.И. 1995. Состав и распределение рыб в мезо- и батипелагиали Берингова и Охотского морей // Комплексные исследования экосистемы Берингова моря: Сборник научных трудов. М.: Изд-во ВНИРО. С. 335–343.
- Богданов М.А. 1997. Сравнительная характеристика по я поверхности температуры Охотского моря в весенне-летние периоды 1992–94 гг. // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря / Под ред. В.В. Сапожникова. М.: Изд-во ВНИРО. С. 45–50.
- Бруевич С.В. 1956. К химии осадков Охотского моря // Труды Института Океанологии АН СССР. Т. 17. С. 41–132.
- Государственный доклад о состоянии и об охране окружающей среды РФ в 2015 г. Раздел «Морские биоресурсы».
- Мордасова Н.В. 1997. Некоторые особенности распределения хлорофилла в Охотском море // Океанология. Т. 37. № 4. С. 538–546.
- Мусаева Э.И., Колосова Е.Г. 1995. Закономерности распределения зоопланктона Охотского моря и прикурильских вод Тихого океана летом 1992/93 гг. // Океанология. Т. 35. № 5. С. 713–720.
- Руководство по химическому анализу морских и пресных вод при экологическом мониторинге рыболово-хозяйственных водоёмов и перспективных для промысла районов Мирового океана. 2003. Под ред. В.В. Сапожникова. М.: ВНИРО. 202 с.
- Руководство по современным биохимическим методам исследования водных экосистем, перспективных для промысла и марикультуры. 2004. Под ред. А.И. Агатовой. М.: Изд-во ВНИРО. 123 с.
- Шунтов В.П. 2001. Биология дальневосточных морей России. Т. 1. Владивосток: ТИНРО-Центр. 580 с.
- Шунтов В.П., Темных О.С., Шевляков В.А. 2013. Лососёвая путина — 2013: хороший результат, но с тенденцией к уменьшению // Бюлл. № 8. Изучение т/о лососей на ДВ. С. 3–10.
- Cheung W.W.L., Brodeur R.D., Okey T.A., Pauly D. 2015. Projecting future changes in distributions of pelagic fish species of Northeast Pacific shelf seas // Progress in Oceanography. V. 130. P. 19–31.
- Hydrochemical Atlas of the Sea of Okhotsk. 2001. Eds. Sapozhnikov V.V., Levitus S.
- Karl D.M., La Rock P.A., Morse J.W., Sturges W. 1976. Adenosine triphosphate in the North Atlantic Ocean and its relationship to the oxygen minimum // Deep-Sea Res. V. 23. P. 81–89.
- Nakatsuka T., Toda M., Kawamura K., Wakatsuchi M. 2004. Dissolved and particulate organic carbon in the Sea of Okhotsk: Transport from continental shelf to ocean interior // J. Geoph. Res. V. 109. C09S14, doi:10.1029/2003JC001909.
- Packard T.T., Codispoti L.A. 2007. Respiration, mineralization, and biochemical properties of the particulate matter in the southern Nansen Basin water column in April 1981 // Deep-Sea Res. I. V. 54. P. 403–414.
- Redfield A.C., Ketchum B.H., Richards F.A. 1963. The influence of organisms on the composition of sea water / In: Hill M.N., editor. The Sea. Ideas and observations on progress in the study of the seas. N.Y.: Academic Press, 2. P. 26–77.
- Reid C., Orgel L.E. 1969. Synthesis of sugars in potentially prebiotic conditions // Nature. V. 216. P. 455–467.
- Rogachev K.A., Carmack E.C., Foreman M.G.G. 2008. Bowhead whales feed on plankton concentrated by estuarine and tidal currents in Academy Bay, Sea of Okhotsk // Continental Shelf Research. V. 28. P. 1811–1826.
- Simizu D., Ohshima K.I., Ono J., Fukamachi, Y., Mizuta G. 2014. What drives the southward drift of sea ice in

- the Sea of Okhotsk // *Progress in Oceanography.* V. 126. P. 33–43.
- Sohrin R., Imanishi K., Suzuki Y., Kuma K., Yasuda I., Suzuki K., Nakatsuka T. 2014. Distributions of dissolved organic carbon and nitrogen in the western Okhotsk Sea and their effluxes to the North Pacific // *Progress in Oceanogr.* V. 126. P. 168–179.
- Sorokin Y.I., Sorokin P.Y. 2002. Microplankton and primary production in the Sea of Okhotsk in summer 1994 // *J. Plankt. Res.* V. 24. P. 453–470.
- Wakatsuchi M. 2006. Recent studies of the sea of Okhotsk // Proceedings of the 18th IAHR International Symposium on Ice, Sapporo, Japan, 28 August – 1 September 2006. P. 97–105.
- Yoshida O., Inoue H.Y., Watanabe S., Noriki S., Wakatsuchi M. 2003. Methane in the western part of the Sea of Okhotsk in 1998–2000 // *J. Geophys. Res.* 109. C09S12, doi:10.1029/2003JC001910.
- REFERENCES**
- Agatova A.I., Dafner E.V., Sapozhnikov V.V., Torgunova N.I., Ukolova T.K. 1996. Osnovnye zakonomernosti raspredeleniya rastvoryonnogo i vzveshennogo organiceskogo veshchestva v Ohotskom more [Basic patterns of distribution of dissolved and particulate organic matter in the Sea of Okhotsk] // *Okeanologiya.* T. 36. S. 856–864.
- Agatova A.I., Lapina N.M., Torgunova N.I., Propp L.N. 1997. Biohimicheskij sostav vzveshennogo i rastvoryonnogo organiceskogo veshchestva v Ohotskom more [Biochemical composition of suspended and dissolved organic matter in the Sea of Okhotsk] // *Kompleksnye issledovaniya ekosistemy Ohotskogo morya* / Pod red. V.V. Sapozhnikova. M.: Izd-vo VNIRO. S. 124–133.
- Agatova A.I., Lapina N.M., Torgunova N.A. 2004. Skorost' transformacii organiceskogo veshchestva v ekosistemah arkticheskikh morej [The rate of organic matter transformation in the ecosystems of the Arctic seas] // *Arktika i Antarktika.* M.: Nauka. Vyp. 3(37). S. 171–195.
- Balanov A.A., Radchenko V.I. 1995. Sostav i raspredelenie ryb v mezo- i batipelagiali Beringova i Ohotskogo morej [The composition and distribution of fish in the meso and bathypelagic Bering and Okhotsk Seas] // *Kompleksnye issledovaniya ekosistemy Beringova morya:* Sbornik nauchnyh trudov. M.: Izd-vo VNIRO. S. 335–343.
- Bogdanov M.A. 1997. Sravnitel'naya harakteristika polya poverhnostej temperatury Ohotskogo morya v vesenne-letnie periody 1992–94 gg. [Comparison of the field characteristic of the Okhotsk sea surface temperatures in the spring and summer periods 1992–94] // *Kompleksnye issledovaniya ekosistemy Ohotskogo morya* / Pod red. V.V. Sapozhnikova. M.: Izd-vo VNIRO. S. 45–50.
- Bruevich S.V. 1956. K himii osadkov Ohotskogo morya [About sediment chemistry in the Sea of Okhotsk] // *Trudy Instituta Okeanologii AN SSSR.* T. 17. S. 41–132.
- Gosudarstvennyj doklad o sostoyanii i ob ohrane okruzhayushchej sredy RF v 2015 g. Razdel «Morskie bioresursy» [National State of the Environment report in 2015. Section «Marine biological resources»].
- Mordasova N.V. 1997. Nekotorye osobennosti raspredeleniya hlorofilla v Ohotskom more [Some features of chlorophyll distribution in the Sea of Okhotsk] // *Okeanologiya.* T. 37. № 4. S. 538–546.
- Musaeva E.H.I., Kolosova E.G. 1995. Zakonomernosti raspredeleniya zooplanktona Ohotskogo morya i prikurijskikh vod Tihogo okeana letom 1992/93 gg. [Patterns of distribution of zooplankton of the Okhotsk Sea and Kuril waters of the Pacific in the summer of 1992/93.] // *Okeanologiya.* T. 35. № 5. S. 713–720.
- Rukovodstvo po himicheskemu analizu morskikh i presnykh vod pri ekologicheskem monitoringe rybohozyajstvennyh vodoyomov i perspektivnyh dlya promysla rajonov Mirovogo okeana [Manual on the chemical analysis of marine and freshwater environmental monitoring at the fishery waters and perspective fishing areas of the World Ocean]. 2003. Pod red. V.V. Sapozhnikova. M.: VNIRO. 202 s.
- Rukovodstvo po sovremennym biohimicheskim metodom issledovaniya vodnyh ekosistem, perspektivnyh dlya promysla i markul'tury [Practical handbook for modern biochemical methods of investigation of aquatic ecosystems, perspective fishing areas and mariculture]. 2004. Pod red. A.I. Agatovo. — M.: Izd-vo VNIRO. 123 s.
- Shuntov V.P. 2001. Biologiya dal'nevostochnykh morej Rossii [Biology of the Far Eastern seas of Russia]. T. 1. Vladivostok: TINRO-Centr. 580 s.
- Shuntov V.P., Temnyh O.S., Shevlyakov V.A. 2013. Lososyovaya putina — 2013: horoshij rezul'tat, no s tendenciej k umen'sheniyu [Salmon season - 2013: a good result, but with a tendency to decrease] // *Byull.* № 8. Izuchenie tiookeanskikh lososej na DV. S. 3–10.

Поступила в редакцию 30.06.2016 г.
Принята после рецензии 25.08.2016 г.

Organic Matter, Its Transformation Rates and the Productivity of Different Regions in the Sea of Okhotsk

A.I. Agatova, N.M. Lapina, N.I. Torgunova

Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (FSBSI «VNIRO»), Moscow

Two big regions were distinguished in the Sea of Okhotsk: the North, that is relatively shallow-water basin with high concentrations of DOC and the South, that is relatively deep-water basin where DOC concentrations change from 40 to 250 uM. Maximal concentrations (more 400 uM) characterized the Sakhalin Bay surface waters. The year to year variations of DOC concentrations exhibited more well in regions of strong hydrological activity. The concentrations of POC ranged too within wide limitations as well as the concentrations of Norg and Porg. The values of molar ratios C/N and C/P especially were above classical Redfield values for the dissolved OM whereas for the particulate one these ratios were practically identical. The principal biochemical constituent of dissolved OM was represented by carbohydrates, while proteins represented the principal constituent of particulate OM. The increase of dissolved carbohydrates near bottom was indicative of oil hydrocarbons. The proportions of the biochemical constituents in OM depended mainly on activity of autotrophic and heterotrophic organisms in various ecosystems of shelf and pelagic region. Microorganisms played a major role in transformation of allochthonous and autochthonous OM.

Key words: dissolved and particulate organic matter, elemental and biochemical composition, productivity, activities of hydrolytic and redox enzymes carbohydrates