



УДК 574.583:579(292.3)

**С. А. Серёгин**, канд. биол. наук, ст. н. с., **В. Д. Чмыр**, канд. биол. наук, ст. н. с.,  
**Л. В. Кузьменко**, канд. биол. наук, ст. н. с.

Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского Национальной академии наук Украины,  
Севастополь, Украина

### МИКРОПЛАНКТОН ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ПРОЛИВА БРАНСФИЛДА: ПЕРВИЧНАЯ И БАКТЕРИАЛЬНАЯ ПРОДУКЦИЯ

Материал собран в 7-й УАЭ на НИС «Горизонт» в западной части пролива Брансфилда с 8 по 18 марта 2002 г. Средний уровень первичного продуцирования (РР) в слое фотосинтеза для всей акватории составлял  $144.0 \pm 61.1 \text{ мгСм}^{-2} \text{ сут}^{-1}$ . Более высоким он был в центральной и северо-восточной зонах, там же наблюдались более высокие значения бактериальной продукции (Рb). Ассимиляционное число фитопланктона было наиболее высоким в центральной и западной зонах, самым низким – в северной. Более высокие Р/В-коэффициенты, как для фито-, так и для бактериопланктона, наблюдались в юго-восточной зоне. Продукция бактерий составляла в среднем для поверхности около 10 % от первичной продукции, для слоя фотосинтеза – почти 51%. Согласованности изменений первичной и бактериальной продукции не наблюдалось ни в целом по всему району, ни по его отдельным зонам. Оценка пищевых потребностей бактериопланктона показывает, что в поверхностном слое они эквивалентны в среднем для всей исследованной акватории 25 – 50 % первичной продукции, производимой фитопланктоном. Для фотического слоя соответствующие оценки превышали 100 % уровень.

**Ключевые слова:** первичная и бактериальная продукция, распределение, пролив Брансфилда

Прибрежные акватории антарктических морей – наиболее продуктивные зоны Южного океана – играют определяющую роль в воспроизводстве биологических ресурсов. Один из таких районов – западная часть пролива Брансфилда, отделяющего Южные Шетландские острова от Антарктического полуострова. Эту акваторию можно разделить на две основные зоны [1]. На западе и северо-западе располагаются воды Антарктической зоны, формирующиеся под влиянием вод моря Беллинсгаузена и пролива Дрейка и характеризующиеся повышенной температурой и низкой солёностью. На востоке и юго-востоке размещаются высокосолёные и относительно холодные воды уэдделломорского происхождения, приходящие в район исследований вдоль западного побережья Антарктического полуострова. Между этими основными водными массами располагается фронтальная

зона – западная часть Фронта моря Уэдделла. Основной поток геострофической циркуляции вод в районе исследований направлен в северо-восточном направлении от устья пролива Герлаха к шельфу Южных Шетландских островов вдоль фронтальной зоны. В северной части акватории он разветвляется: одна часть потока (меньшая) направляется в проливы между островами Ливингстона, Сноу и Смита, а другая (основная) – на восток от о. Дисепшен, в северную часть пролива Брансфилда. Из шельфовых районов молодь криля течениями выносятся в крупномасштабные ответвления Антарктического циркумполярного течения и далее на восток – в район Южных Оркнейских островов и о. Ю. Георгия, важнейших промысловых районов [3].

Ключевыми звеньями, определяющими общую продуктивность и функционирование

пелагических экосистем Антарктики, являются потоки вещества и энергии в сообществе микропланктона [14, 25, 32]. Предыдущие комплексные исследования в этой акватории в весенне-летний период годового цикла [RACER (1986 – 1987, 1989); FRUELA (1995 – 1996)] показали, что основную роль в метаболизме микробиального сообщества играет фитопланктон [26, 32]. Численность планктонных бактерий по отношению к биомассе фитопланктона (по хлорофиллу) находилась в дефиците. В исследованиях RACER это наблюдалось в зонах с высокой биомассой фитопланктона ( $\text{Chl } a > 2.5 \mu\text{g l}^{-1}$ ) [26]. В экспедициях FRUELA сходный результат получен во всем диапазоне биомасс, несмотря на несколько более высокую численность бактерий и более низкие концентрации хлорофилла [32]. Результаты обеих программ показали отсутствие тесной взаимосвязи в «реакции» бактериального компонента на изменения в фитопланктоне. Вместе с тем, если по итогам исследований RACER относительный вклад бактериального компонента в целом возрастал по мере спада цветения фитопланктона [26], то десятью годами позже (FRUELA) сезонный тренд относительной роли бактерий был противоположным. От весны к середине лета продукция бактериопланктона по отношению к первичной продукции уменьшалась в проливах Герлаха и Брансфилда в 4 – 5 раз [32].

Комплексные исследования 7-й Украинской антарктической экспедиции позволили продолжить многолетний ряд наблюдений планктонного сообщества пролива Брансфилда, причём в осенний, менее изученный период годового цикла. В наших предыдущих работах на основе анализа распределения численности, биомассы и видовой структуры микропланктона с учётом структуры гидрофизических полей на данной акватории выделено несколько зон [2, 8]: «богатые» (северная, северо-восточная и центральная зоны) и «бедные» (западная и юго-восточная зоны; причём, западная зона

занимала, скорее, промежуточное между двумя категориями положение). В связи с климатическими особенностями 2002 г. состояние планктонного сообщества характеризовалось низкими показателями обилия микропланктона в целом и повышенным вкладом бактерий в общий пул микропланктонной биомассы. В данной работе рассматриваются закономерности зонального распределения продукционной активности фито- и бактериопланктона, анализируется обеспеченность пищевых потребностей бактерий на фоне сезонного снижения первичного продуцирования фитопланктона.

**Материал и методы.** Материалы собраны в 7-й УАС на НИС «Горизонт» в западной части пролива Брансфилда с 8 по 18 марта 2002 г. Определение первичной продукции (PP) выполнено на 26 станциях, в том числе на 8 станциях – по слоям в пределах фотической зоны. Гетеротрофная продукция бактерий определена на 27 станциях, в том числе на 16 станциях – в водном столбе от поверхности до глубины 100 м.

В качестве пробоотборника использовали пластмассовый 18-литровый батометр Нискина. Горизонты отбора проб: поверхностный слой (1 м), «световые» горизонты (с 50, 20, 7 и 1 % от поверхностного уровня освещённости), слой выраженного пикноклина, 100-метровая глубина. «Световые» горизонты определены по результатам измерения прозрачности воды с помощью диска Секки на основании закономерности, связывающей глубину видимости белого диска с коэффициентом вертикального ослабления света в морской воде [10]. При невозможности определить световые горизонты (в ночное время) отбор проб осуществляли с 4 – 5 горизонтов 100-метрового слоя с обязательным «захватом» слоя выраженного пикноклина.

Измерение PP производили радиоуглеродным методом [37] с использованием нейтральных светофильтров для имитации подводной освещённости в палубном инкубаторе с

нейтральными светофильтрами, пропускающими 50, 20, 7 и 1 % от поверхностного освещения. Температура в инкубаторе поддерживалась близкой к поверхностной в море при помощи протока заборной воды. Применяли радиоуглерод – бикарбонат отечественного производства, очищенный от примесей специальной обработкой [9]. С каждого горизонта отбирали воду в три склянки объёмом 250 мл (две светлые и одна тёмная), в каждую из которых вносили 0.32 МБк (8 мккюри) рабочего раствора радиоуглерода.

Отбор проб и постановку опытов для определения РР в слое фотосинтеза по световым горизонтам (8 станций) производили до полудня. На остальных станциях, где РР измеряли только в поверхностном слое, пробы отбирали в любое время суток. При этом продолжительность инкубации на свету выдерживали близкой к половине светового дня, а полученные значения пересчитывались затем на полный световой день, длительность которого составляла около 14 ч. После экспозиции пробы фильтровали на мембранные фильтры с диаметром пор 0.3 мкм.

Определение гетеротрофной продукции бактериопланктона проводили тритий-тимидиновым методом в соответствии с [22], с небольшими изменениями. Использовали 10 нМ концентрацию метил- $^3\text{H}$ -тимидина (Amersham). Отбор опытных и контрольных подпроб воды осуществлялся в двойной повторности. Инкубацию проб проводили в темноте в палубном инкубаторе в течение 1 – 2 ч. Температура инкубации варьировала в пределах  $+2^\circ\text{C}$  –  $-1^\circ\text{C}$ . Промывку фильтров 2 мл 5 % ледяной трихлоруксусной кислоты проводили пятикратно. Радиоактивность образцов по первичной и гетеротрофной продукции измеряли на радиометре Rack-Beta-1200.

В расчётах ряда параметров и при обсуждении результатов использованы наши данные по численности и биомассе фитопланктона, бактериопланктона, содержанию АТФ и хлоро-

филла «а». Процедуры определения этих параметров приведены в нашей статье [8].

При расчете Р/В-коэффициентов фитопланктона использовали значения биомассы, полученные по содержанию хлорофилла «а» с переходным коэффициентом  $\times 50$ , наиболее часто используемым в водах Антарктики [26].

**Результаты.** Горизонтальное распределение первичной и бактериальной продукции. В целом по акватории РР в поверхностном и слое 50 % освещенности варьировала от 1.7 до 24.5 мг С м $^{-3}$  сут $^{-1}$  (в среднем, 9.1 и 8.4 мг С м $^{-3}$  сут $^{-1}$ , соответственно). Распределение РР по зонам, в целом, также согласуется с разделением на 2 категории. Более высокие уровни РР наблюдались в центральной (14.3 – 24.5 мг С м $^{-3}$  сут $^{-1}$ ), северо-восточной (7.4 и 21.9) и северной зонах (10.6 – 13.3); низкая РР зафиксирована в западной (1.7 – 22.6 мг С м $^{-3}$  сут $^{-1}$ ) и юго-восточной (1.9 – 11.3) зонах (рис. 1, табл. 1). При этом удельная на единицу хлорофилла первичная продукция, так называемое ассимиляционное число (АЧ), в северной зоне было минимальным, а в западной и центральной – наиболее высоким. Промежуточные значения наблюдались в северо-восточной и юго-восточной зонах.

Самые низкие средние значения Р/В-коэффициентов для поверхностного и фотического слоев наблюдались в северной зоне (0.20 и 0.13, соответственно), а наиболее высокие – в центральной (0.45 и 0.23).

Распределение бактериальной продукции, в целом, было сходным с описанным для РР: максимумы отмечены в северной части полигона, минимумы – на западе и юго-востоке (табл. 1). Тем не менее, согласованных изменений между первичной и бактериальной продукцией ни по всем станциям в совокупности, ни внутри отдельных зон не наблюдалось. Удельная клеточная продукция бактерий (УКПБ), в среднем по слою фотосинтеза, изменялась от 2.0 фг С кл $^{-1}$  сут $^{-1}$  (западная зона) до 4.2 – 4.4 фг С кл $^{-1}$  сут $^{-1}$  (юго-восточная и

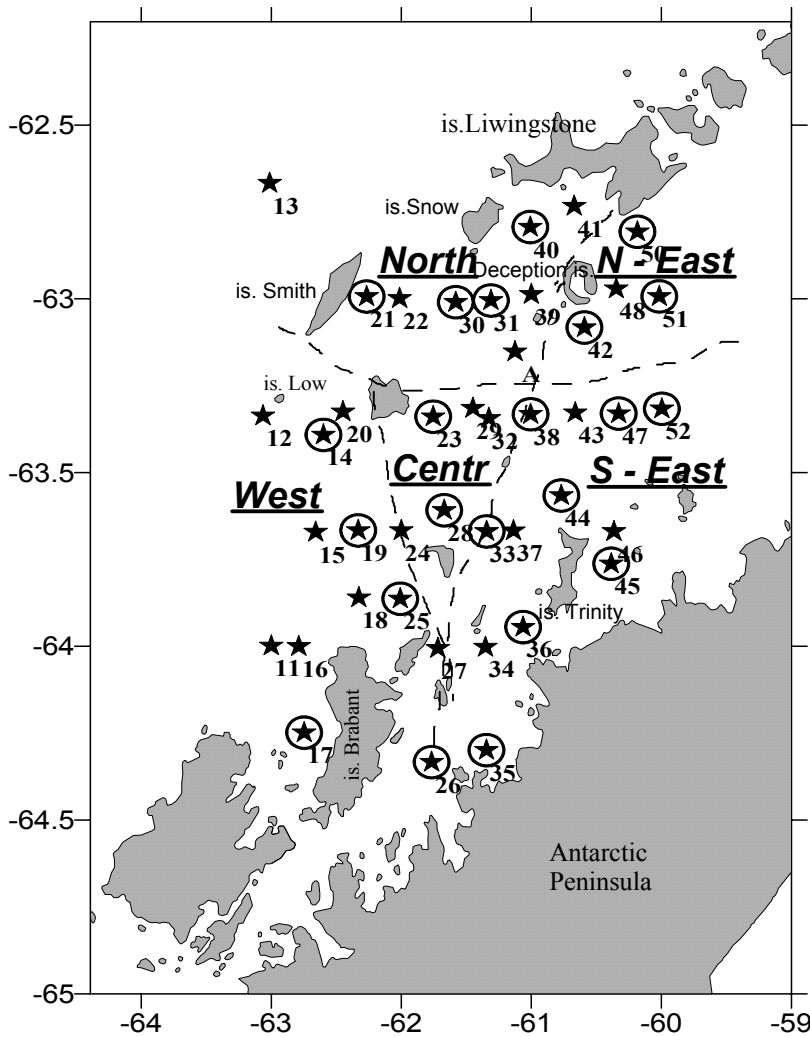


Рис. 1. Карта района выполнения работ. Звездочками обозначены гидрологические станции; звездочками в кружочке – комплексные биологические; пунктирной линией – условные границы выделенных зон: North – северная зона, N-East – северо-восточная зона, West – западная зона, Centr – центральная зона и S - East – юго-восточная зона

Fig. 1. Map of studied area. Stars – hydrological stations; stars in circles – complex biological stations; dotted lines – conditional boundary of classified zones: North – northern zone, N-East – north-eastern zone, West – western zone, Centr. – central zone and S - East – south-eastern zone

Табл. 1 Продукционные характеристики микропланктона (среднее значение  $\pm$  sd) в разных зонах пролива Брансфила в марте 2002 г.

Table 1 Microplankton production ( $\pm$  sd) in different regions of the Western Bransfield Strait in March 2002

Параметры	Зоны \ Северная: ст.21, 30, 31, 39, 40	Центральная: ст. 23, 28, 38	Северо-восточная: ст. 42, 50, 51	Западная: ст. 14 – 19, 25, 26	Юго-восточная: ст. 33, 35 – 37, 43 – 47, 52
PP *, мгС м <sup>-3</sup> сут <sup>-1</sup>	12.3 $\pm$ 1.2	18.5 $\pm$ 5.3	14.7 $\pm$ 10.2	7.3 $\pm$ 6.7	5.4 $\pm$ 2.7
АЧ, мгС * мгхлА <sup>-1</sup> час <sup>-1</sup>	0.8 $\pm$ 0.1	1.6 $\pm$ 0.4	1.1 $\pm$ 1.1	1.6 $\pm$ 1.2	1.1 $\pm$ 0.6
PP <sub>сут</sub> /V <sub>ph</sub> , % *	23.6	77.2	71.7	185.4	243.9
P <sub>b</sub> **, мгСм <sup>-3</sup> сут <sup>-1</sup>	1.13 $\pm$ 1.43	1.15 $\pm$ 1.57	1.00 $\pm$ 1.05	0.44 $\pm$ 0.56	0.71 $\pm$ 0.66
УКПБ, ** фгСкл <sup>-1</sup> сут <sup>-1</sup>	2,9	4.4	3.1	2.0	4.2
FDC, % *	1.6 $\pm$ 0.5	1.6 $\pm$ 0.5	3.3 $\pm$ 0.7	1.8 $\pm$ 1.2	1.5 $\pm$ 1.1
P <sub>сут</sub> /V <sub>бас</sub> , %	27.6	18.1	20.5	6.2	28.7
P <sub>b</sub> /PP *	0.14 $\pm$ 0.17	0.04	0.07	0.03	0.14
PP + P <sub>b</sub> *	13.11	19.28	15.06	9.26	5.84
АТР, мкг м <sup>-3</sup> *					
среднее	104.4 $\pm$ 12.0	119.0 $\pm$ 71.2	122.8 $\pm$ 62.2	47.2 $\pm$ 26.8	36.4 $\pm$ 6.3
пределы	90.3 - 115.4	73.6 – 201.1	78.9 – 166.8	30.4 – 83.4	27.4 – 42.8

\* - поверхность; \*\* - в пределах фотического слоя

центральная зоны). Процент делящихся бактериальных клеток (FDC) был невысоким, варьировал от 0.1 до 3.8 % во всех пробах; максимальные значения регистрировались по периферии полигона, прежде всего, в его северо-восточной зоне (в среднем, 3.3 %). В остальных зонах средняя частота делящихся клеток варьировала незначительно (1.5 – 1.8 %). Более высокое содержание палочковидных бактерий (до 8.5 %) наблюдалось в вытянутой в меридиональном направлении зоне от северной части пролива Герлаха к прибрежным водам островов Сноу и Ливингстона (ст. 27, 28, 30).

Вертикальное распределение первичной и бактериальной продукции. Характер изменения величин первичной продукции по вертикали в целом определялся убыванием с глубиной количества света: РР с глубиной интенсивно убывала (рис. 2). Подповерхностные максимумы изредка (например, на ст. 28, 40) наблюдались в слое 50 % освещённости. Для вертикального распределения бактериальной продукции характерно было именно наличие максимумов на разных глубинах водного столба. Характер изменения по вертикали показателей продукции фито- и бактериопланктона был часто противоположен изменению их обилия (биомассы и численности).

Обращает на себя внимание частое совпадение в распределении по глубине основных или локальных максимумов концентрации АТФ и бактериальной продукции (рис. 2). Всего, из 15-ти станций с вертикальным зондированием на 10-ти наблюдалось совпадение или близкое расположение «пиков» распределения Р<sub>b</sub> и АТФ. Тем не менее, статистически значимой связи между величиной продукции и концентрацией АТФ не наблюдалось: коэффициент корреляции для поверхности составил 0.06, по вертикали – 0.22.

**Обсуждение.** Сравнение с имеющимися в литературе данными показывает, что оценка интенсивности первичной продукции в слое фотосинтеза, полученная в наших исследова-

ниях (в среднем,  $144.0 \pm 61.1 \text{ мгСм}^{-2}\text{сут}^{-1}$ ), укладывается в диапазон измеренных ранее величин для ранне-осеннего сезона в атлантической части Антарктики. Однако она заметно ниже величины, полученной в исследованиях RACER в этом же районе в марте 1987 г.:  $250 \text{ мгСм}^{-2}\text{сут}^{-1}$  – для всего полигона и  $180 - 190 \text{ мгСм}^{-2}\text{сут}^{-1}$  – для станций, совпадающих по координатам с «нашими» [24]. Это вполне объясняется климатическими особенностями 2002 г., когда вблизи Антарктического п-ова было отмечено фактическое отсутствие гидрологического лета, обусловленное синоптическими процессами летнего сезона 2001 – 2002 г [3]. Тем не менее, наши результаты сопоставимы с оценками в других районах атлантической части Антарктики для осеннего сезона. Близкая величина приведена для южной осени в море Уэдделла –  $126 \text{ мгСм}^{-2}\text{сут}^{-1}$  [36]. Средний уровень РР в поверхностном слое для всего полигона в проливе Брансфилда составлял  $9.1 \text{ мгСм}^{-3}\text{сут}^{-1}$  при размахе колебаний от 1.7 до  $24.5 \text{ мгСм}^{-3}\text{сут}^{-1}$ , что почти повторяет измерения в поверхностном слое шельфовых вод Аргентинских о-вов в марте 1998 г.: в среднем  $11.7 \text{ мгСм}^{-3}\text{сут}^{-1}$  при вариациях от 3.0 до  $21.7 \text{ мгСм}^{-3}\text{сут}^{-1}$  [12]. В более удалённых от Антарктического п-ова водах – районе о. Мордвинова (Элефант) и Южных Оркнейских о-вов – в конце марта 1998 г. средняя РР поверхностного слоя была ниже –  $4.7 \text{ мгСм}^{-3}\text{сут}^{-1}$  (от 2.4 до 8.6) и  $5.4 \text{ мгСм}^{-3}\text{сут}^{-1}$  (от 1.1 до 13.9), соответственно [12]. Уровень первичной продукции в районе морей Уэдделла и Скотия в летний период 1998 г. составлял в среднем  $0.51 \text{ мгСм}^{-3}\text{час}^{-1}$  [30] или  $7.14 \text{ мгСм}^{-3}\text{сут}^{-1}$  – из расчёта 14-часового светового дня.

Для летней стадии развития планктонного сообщества характерны гораздо более высокие значения первичной продукции в данном регионе:  $1100 - 490 \text{ мгСм}^{-2}\text{сут}^{-1}$  в январе – феврале 1987 г. [24];  $843 \pm 321 \text{ мгСм}^{-2}\text{сут}^{-1}$  – в январе 1993 г. [15] и  $800 \pm 200 \text{ мгСм}^{-2}\text{сут}^{-1}$  – в летний сезон 1996 г. [39].

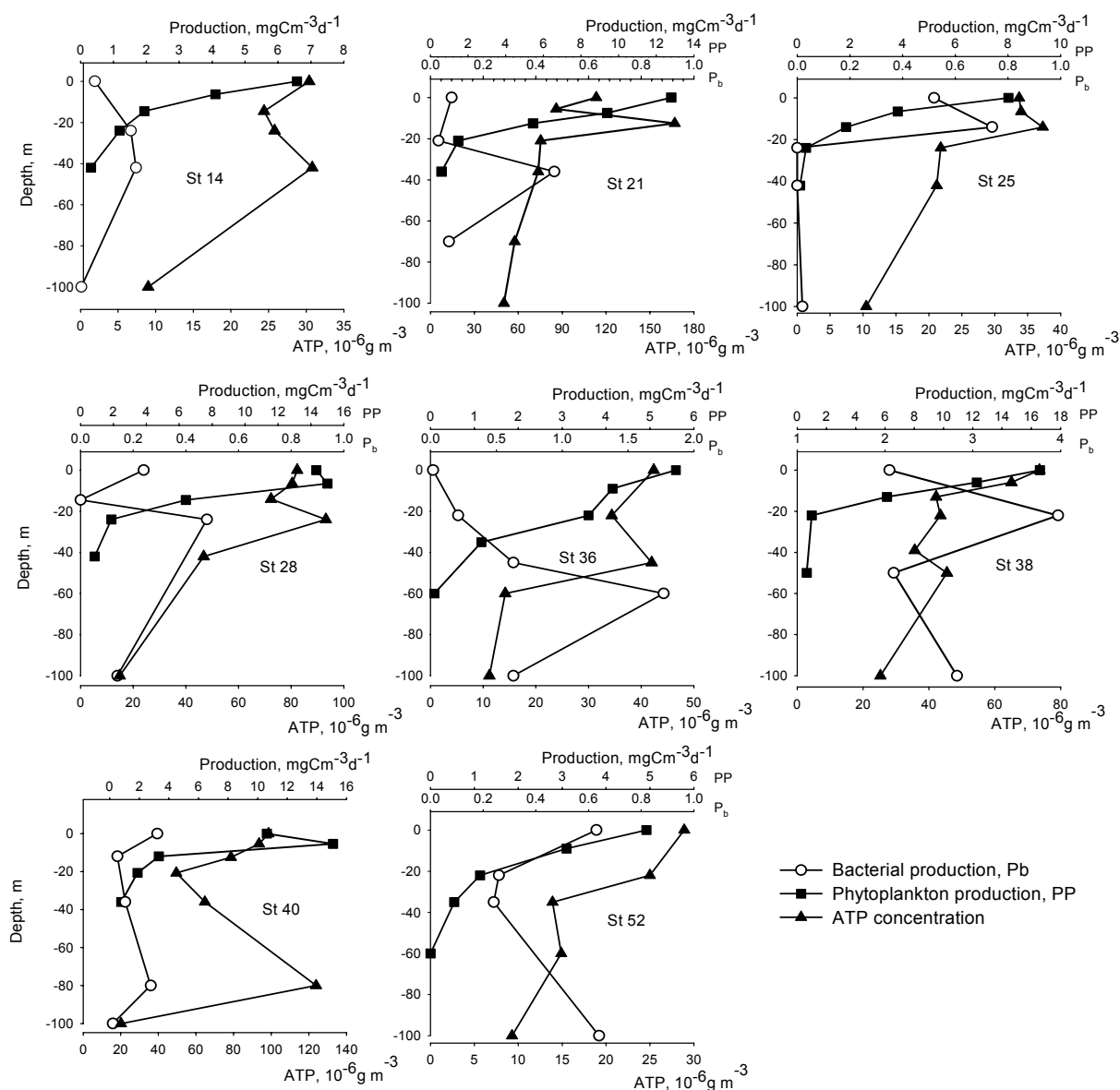


Рис. 2 Вертикальное распределение величин первичной и бактериальной продукций, концентрации АТФ в верхнем слое вод на станциях полигона

Fig. 2 Vertical distribution of phytoplankton and bacterial productions, ATP concentration in the upper layer at the polygon stations

АЧ для поверхностного слоя в среднем составило  $1.19 \text{ мгС мГХЛА}^{-1} \text{ час}^{-1}$ , а для слоя фотосинтеза –  $0.46$ . Эти оценки близки к полученным в феврале 1996 г. в поверхностном слое лагуны о. Дисепшен –  $1.35 \text{ мгС мГХЛА}^{-1} \text{ час}^{-1}$  [14] и интегрированным по слою фотосинтеза в акватории пролива Брансфида в

феврале – марте 1987 г. ( $0.39$  и  $0.42$  соответственно) [24]. Более низкие АЧ в северной зоне ( $0.63 - 0.92 \text{ мгС мГХЛА}^{-1} \text{ час}^{-1}$ ) согласуются с основным вкладом в биомассу крупных видов фитопланктона (прежде всего, диатомовых), для которых характерны более низкие значения АЧ. Как показано для этого региона

летом 1995 – 1996 г.г., ассимиляционное число уменьшалось в размерном ряду пико- – нано- – микрофитопланктон, примерно, в 2 раза [39].

Среднее количество делящихся бактериальных клеток в пробах было очень низким, с минимальными различиями по районам; только в северо-восточной зоне этот показатель более высокий. По-видимому, FDC-тест обладает невысокой чувствительностью для обнаружения тонких различий скорости роста в натуральных исследованиях, особенно на спаде сезонной сукцессии в олиготрофных районах океана. Сходный вывод сделан в [31].

При общей слабой зависимости от обилия фитопланктона РР была сильнее связана с его численностью ( $N_{ph}$ ), чем с биомассой. Соответствующие коэффициенты корреляции для всех измерений в пределах фотической зоны составляли 0.47 и 0.31, коэффициент детерминации при общем уравнении регрессии между РР и  $N_{ph}$  – 0.22. Взаимосвязь суммарной продукции в столбе воды (рассчитанной по 8 станциям) с количеством фитопланктона была выше: 0.58 – для биомассы и 0.80 – для численности. Сильная положительная взаимосвязь ( $r^2 = 0.93$ ) между РР и  $N_{ph}$  в поверхностном слое наблюдалась только в юго-восточной, самой «бедной», зоне. В остальных зонах корреляция между первичной продукцией и численностью автотрофов варьировала от 0.30 до 0.65.

Согласно временной последовательности изменений планктонного сообщества антарктических вод, обобщенной в [25], состав фитопланктона в осенней фазе сукцессии существенно изменяется в сторону нано- и пико-размерных видов (криптофитовых, флагеллят и др.), замещающих крупных диатомовых. Эти структурные изменения прослеживаются и на уровне функциональной активности микропланктона в целом. Показано, что вклад нанопланктона в общую активность ферментной электронно-транспортной системы микропланктона, ответственной за клеточное дыхание, на спаде цветения фитопланктона состав-

лял 62 – 80 % [28]. Отмеченное нами увеличение коэффициента корреляции между первичной продукцией и численностью фитопланктона при нарастании средней доли криптофитовых и флагеллят (преимущественно мелких видов) в отдельных зонах полигона, вероятно, является отражением этих структурных изменений микропланктонного сообщества и косвенно свидетельствует о существенном вкладе мелкоразмерной фракции фитопланктона в суммарную РР в данное время года. По всей видимости, этим же определяются относительно высокие значения АЧ в западной и юго-восточной зонах при низких уровнях РР.

При сопоставлении распределения по зонам обилия (численности и биомассы) и продукционной активности микропланктона можно отметить, что в целом зонам с более развитой наличной биомассой фито- и бактериопланктона (северная, северо-восточная и центральная зоны) [8] соответствуют и более высокие уровни продукционной активности микропланктона (табл. 1). Однако если по обилию микропланктона северная зона явно превосходила все остальные [8], то более высокие средние уровни первичной и бактериальной продукций наблюдались в центральной и северо-восточной зонах.

Воды северной зоны, в большой степени находившиеся под влиянием Антарктической водной массы, характеризовались пониженными концентрациями фосфатов и кремния [1] (за исключением самой мелководной станции № 40), более высокой температурой поверхностного слоя ( $1.81^{\circ}\text{C}$ ), самой высокой динамической активностью и самым низким индексом стабильности водного столба (в пределах слоя фотосинтеза). Подобные условия часто благоприятствуют развитию микропланктонной фракции водорослей и, прежде всего, диатомовых. Это наблюдали как в естественных условиях (в проливе Герлаха) [35], так и в экспериментах с микрокосмами: диатомовые доминировали при выраженном пере-

мешивании, тогда как фитофлагелляты – при «спокойных» условиях [33]. Действительно, в северной зоне в составе фитопланктона наблюдалось самое высокое содержание клеток крупных диатомовых ( $> 4000 \text{ мкм}^3$ ) – 72.0 %, тогда как в центральной – 47.8%, в северо-восточной – 42.2%, в западной – 25.4%.

Низкие показатели удельной продукционной активности фитопланктона (табл. 1) показывают, что в северной зоне, несмотря на ещё достаточно высокий уровень валовой первичной продукции, наблюдается спад развития фитоценоза. С этим согласуются и оценки аденилатного энергетического заряда (АЭЗ) микропланктона, характеризующего физиологический статус микроорганизмов и вычисляемого из соотношения содержания адениновых нуклеотидов АТФ, АДФ и АМФ. В северной зоне его величины были самыми низкими: 0.40 – 0.65. Подобная величина характеризует низкую степень метаболической активности микропланктонных организмов. В центральной и северо-восточной зонах АЭЗ составлял 0.60 – 0.80 и 0.70 – 0.75 соответственно, что говорит о полном физиологическом гомеостазе, при котором все жизненные функции ничем не ограничены [11]. Все эти признаки свидетельствуют о прохождении пика развития фитопланктонного сообщества и спаде продукционной активности в северной зоне, во всяком случае, его диатомового – основного биомассообразующего – комплекса [2]. Станции северо-восточной и центральной зон в большей мере находились под влиянием фронтальной зоны смещения водных масс морей Беллингаузена и Уэдделла – с более высоким содержанием фосфатов и кремния. О повышенной продуктивности этой зоны, сравнимой с продуктивностью шельфовых вод и краевой ледовой зоны, сообщалось и ранее, в частности, по итогам исследований в летний сезон 1995 – 1996 гг. [27].

В зонах с более высоким средним уровнем РР и вторичная продукция бактерий была несколько выше. Однако сколько-нибудь

чёткой согласованности изменений первичной и бактериальной продукции между собой не наблюдалось ни в целом по всему пространству, ни по отдельным зонам. Это может быть связано, в частности, с наличием дополнительного пула органики (например, накопленного в предшествующий летний сезон во время пика развития фитопланктона), не связанного с текущим производством первичной органики [38].

Характер вертикального изменения РР, по-видимому, был связан, в основном, со световым фактором: на большинстве станций падение величин РР происходило пропорционально снижению освещённости на нижележащих горизонтах. Наличие подповерхностных максимумов наблюдалось только на горизонте 50 %-й, т.е. достаточно высокой, освещённости на двух станциях с относительно высокой фотосинтетической активностью фитопланктона. При этом на одной из них (ст. 28) максимум первичной продукции совпадал с локальным скачком градиента плотности с отрицательным знаком (т.е. имелась «линза» менее солёных вод).

Для вертикального распределения продукционной активности бактерий нередко отмечается наличие основных или локальных максимумов в подповерхностных слоях воды [19, 32]. Оно может быть опосредовано, в частности, более высоким, по сравнению с поверхностью, выделением фитопланктоном экстрацеллюлярного органического вещества [30], глубиной залегания и выраженностью пикноклина [7], неоднородным распределением детрита в градиенте плотности водного столба [4] и другими факторами. Анализ плотностной структуры вод на станциях отбора проб показал, что практически все случаи совпадения или близкого расположения пиков РР и АТФ (ст. 14, 25, 28, 35, 36, 40, 50) «привязаны» к хорошо выраженным подповерхностным скачкам плотности. Заглублённые максимумы бактериальной продукции (ст. 40, 44, 47, 52 и др.) наблюдаются или в соответствующих по глубине



пикноклинах или в нестратифицированных по плотности условиях. Вероятно, это может быть связано с накоплением в этих слоях («привязанных» к скачку плотности или опускающихся в слабо стратифицированных водах) органического вещества в результате предшествующего летнего цветения фитопланктона. «Накопительный» эффект скачков плотности хорошо известен и неоднократно наблюдался, в том числе и в антарктических водах [4, 5]. При этом, за счёт разложения органики создаются условия, благоприятные для продукционной активности бактерий.

Величина продукции бактериопланктона не зависела от его наблюдаемой численности ( $r^2 = 0.31$ ); умеренной силы связь наблюдалась только в северной зоне ( $r^2 = 0.63$  – для поверхности;  $0.69$  – для фотического слоя). Такая рассогласованность между наличной биомассой и продукционной активностью бактериопланктона наблюдалась и ранее [26, 29]. Её причинами, в частности, могут являться наличие неактивных бактериальных клеток и пресинг со стороны простейших – потребителей бактерий [18]. Возможно, в наблюдаемую несогласованность между численностью и продукционной активностью бактериопланктона вносят вклад различия в его видовом составе (и, как следствие, функциональной активности), опосредованные количественными и качественными отличиями видового состава фитопланктона в разных зонах. О подобных взаимосвязях известно, в частности, по экспериментам в микроскопах с преимущественно диатомовым или криптофитовым составом фитопланктона [34].

С другой стороны, уровень взаимоотношения между биомассой (численностью) и продукцией гетеротрофных бактерий, как показано в [17] и [21], характеризует характер и степень лимитирования роста бактерий. Наклон линии регрессии между этими параметрами (использующийся в качестве числового показателя взаимосвязи), полученный в наших исследованиях ( $< 0.4$ ), свидетельствует о пол-

ном отсутствии ресурсного лимитирования роста бактериопланктона (рис. 3) во всех зонах и предполагает иной тип регулирования продукционной активности бактериопланктона, например, на основе трофических отношений с его потребителями или вариабельности функционального состава. Такой же результат – отсутствие ресурсного лимитирования – получен для этих вод в летний период [32], а также в осенний сезон в море Скотия [6].

В поверхностном слое отношение бактериальной продукции к первичной в среднем составляло 10.1 %, варьируя по зонам от 3 до 14 %. При этом, более высокий относительный уровень продукции бактерий наблюдался в полярных по обилию микропланктона и структуре водных масс зонах – северной и юго-восточной. Общим для этих зон является их мелководность [3]. Нами показано, что в осенний сезон 1998 г. более высокое отношение Р<sub>б</sub>/Р<sub>п</sub> для поверхности наблюдалось на прибрежном мелководье Антарктического п-ова – до 69 %. В открытых водах моря Скотия и пролива Дрейка это соотношение варьировало в среднем от 10 до 30 % [13]. Баланс величин бактериальной и первичной продукции, интегрированных для фотического слоя всей исследованной акватории, составлял 50.7 % ( $\pm 45.2$  %).

Для оценки общего потока углерода, модулируемого бактериопланктоном, мы применили два разных коэффициента эффективности роста бактерий в морских местообитаниях: 40 % [16] и 20 % [20]. Результаты расчётов свидетельствуют, что потребности бактериопланктона в органическом веществе в исследованный сезон, в среднем для поверхностного слоя всей акватории, удовлетворялись 25 – 50 % первичной продукции, производимой фитопланктоном в этом слое. По отдельным участкам полигона эти цифры варьировали от 7.5 – 15 % в западной зоне до 35 – 70 % в северной и юго-восточной. В среднем по фотическому слою, соответствующие оценки (даже при более высоком коэффициенте

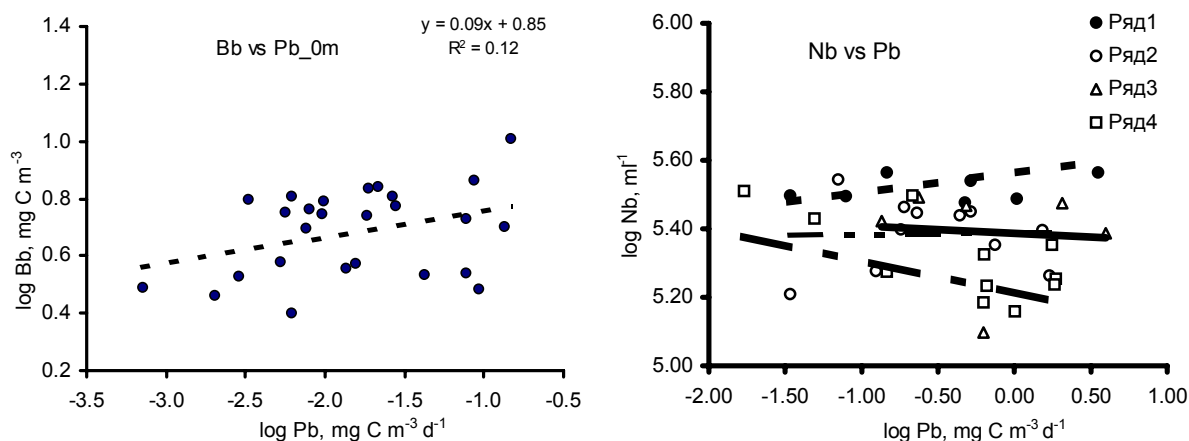


Рис. 3 Взаимосвязь между биомассой (численностью) и продукцией бактерий:

А - в поверхностном слое в целом по полигону; Б - в слое фотосинтеза в разных зонах полигона

- 1 – северная зона  $y = 0.06x + 5.56 R^2 = 0.31$
- 2 – западная зона  $y = 0.004x + 5.388 R^2 = 0.000$
- 3 – центральная зона  $y = -0.02x + 5.39 R^2 = 0.01$
- 4 – юго-восточная зона  $y = -0.09x + 5.21 R^2 = 0.10$

Fig. 3 Relationships between bacterial biomass (abundance) and production:

А - at the surface for the whole study area; Б - for the euphotic layers in different zones

- 1 – Northern zone  $y = 0.06x + 5.56 R^2 = 0.31$
- 2 – Western zone  $y = 0.004x + 5.388 R^2 = 0.000$
- 3 – Central zone  $y = -0.02x + 5.39 R^2 = 0.01$
- 4 – Southeastern zone  $y = -0.09x + 5.21 R^2 = 0.10$

эффективности роста) превышают 100 % уровень. Это предполагает использование бактериями не только вновь образуемого фитопланктоном органического вещества, но и его «запасы», накопленные во время летней фазы первичного продуцирования (или другой альтернативный источник органического углерода).

Подобная ситуация наблюдается довольно часто. В районе о. Элефант в первой половине марта 1992 г. общая продукция бактериопланктона (с учетом трат на дыхание) достигала в среднем 32 % от продукции фитопланктона [19]. Во второй половине февраля – первой половине марта 1991 г. на шельфе моря Уэдделла соотношение бактериальной и первичной продукций составляло более 50 % с разбросом от 10 до 120 % [23]. Даже при очень высокой эффективности роста общие траты на обмен при таком соотношении превысят уровень первичной продукции. По [20], для вод с невысоким уровнем трофности, подобное со-

отношение бактериальной и первичной продукции является, скорее, нормой, чем исключением из правил. Для рассматриваемого нами осеннего сезона, когда относительная роль бактериального компонента экосистемы возрастает за счёт редукции общей численности, биомассы и фотосинтетической активности автотрофов, это тем более справедливо.

**Выводы: 1.** Общее разделение акватории западной части пролива Брансфилда на более и менее продуктивные районы, в целом, соответствовало зональности на основе изучения обилия – численности и биомассы – микропланктона. Однако, наблюдались и отличия: продукционная активность фито- и бактериопланктона была наиболее выражена в центральной и северо-восточной зонах, а не в северной с её максимальными показателями обилия и низкими значениями удельной продукции. Довольно высокие показатели удельной продукционной активности микропланктона (ассимиляционное число, УПБК,

P/V-коэффициенты) наблюдались и в наименее трофных водах западной и юго-восточной зон на фоне низкого обилия и продукции. Вероятно, это обусловлено тем, что основными носителями активности первичных продуцентов на заключительных стадиях сукцессии микропланктонного сообщества являются пико- и нанопланктонные фракции микроводорослей, в частности, криптофитовых и жгутиковых. **2.** Наблюдалась рассогласованность изменений продукционной активности и наличной биомассы микропланктона, как в горизонтальном распределении, так и в толще водного столба. **3.** Относительная к первичной продукции вторичная продукция бактериопланктона составляла в поверхностном слое в среднем 10.1 %, в пределах фотического слоя достигала 50 %. Согласованности изменений первичной и вторичной продукции не наблюдалось ни в целом по всему пространству, ни по его отдельным зонам. **4.** В поверхностном слое потребности бактериопланктона в органическом углероде, в среднем для всей исследованной акватории, могут быть удовлетворены 25 – 50 % текущей первичной клеточной продукции фитопланк-

тона. В среднем по фотическому слою, соответствующие оценки превышают 100 % уровень. Это предполагает, что в осенний сезон бактерии утилизируют не только большую часть производимой первичной продукции, но используют и запасы органики, накопленные в предшествующий летний сезон. **5.** Полученные величины первичной продукции в слое фотосинтеза на исследованной акватории, в целом, находились в диапазоне ранее приводимых оценок для осенней стадии сукцессии планктонного сообщества в атлантической части Антарктики. Раннее похолодание и штормовые ветры в конце особенно холодного лета 2002 г. обусловили более низкие, по сравнению с предшествующими исследованиями (RACER, FRUELA), значения продукции фитопланктона непосредственно в проливе Брансфилда и, прежде всего, в его южной части, примыкающей к материку. Таким образом, наши измерения в марте 2002 г. показывают, что в неблагоприятные годы с холодным летом и ранним наступлением зимы продуктивность шельфовых районов значительно снижается.

1. Артамонов Ю.В., Романов А.С., Внуков Ю. Л. и др. Результаты океанографических исследований в западной части пролива Брансфилда в марте 2002 года // Укр. антарк. журн. – 2003. – №1. – С. 7 – 16.
2. Кузьменко Л.В. Фитопланктон западной части пролива Брансфилда // Укр. антарк. журн. – 2005. - №2. – С. 125 – 137.
3. Рейсовий звіт заgonу океанографії 7-й Української антарктичної експедиції, травень 2002 р. – 29 с.
4. Самышев Э. З. Антарктический криль и структура планктонного сообщества в его ареале. – М.: Наука, 1991. - 168 с.
5. Серегин С.А. Содержание бактерий в водах моря Скотия в предзимний период // Бюл. УАЦ. – 2002. – Вып. 4. - С. 97 – 103.
6. Серегин С. А. Бактериопланктон Антарктических вод и его функциональная роль // Системы контроля окружающей среды: Средства и мониторинг: Сб. науч. тр. – Севастополь, 2004. – С. 295 – 300.
7. Серегин С. А., Артамонов Ю.В. Концентрация бактериопланктона в связи со структурой гидрологических полей в море Скотия, Антарктика // Системы контроля окружающей среды: Средства и мониторинг: Сб. науч. тр. – Севастополь, 2004. – С. 300 – 305.
8. Серегин С. А. Кузьменко Л. В., Сысоев С. А. и др. Микропланктон западной части пролива Брансфилда: структура численности и биомассы в марте 2002 г. // МЭЖ. – 2005. – С. 68 – 81.
9. Сорокин Ю. И. О применении радиоактивного углерода для изучения питания и пищевых связей водных животных // Планктон и бентос внутренних водоемов: Тр. ИБВВ АН СССР. – 1966. – вып. 12/15. – С. 75 – 119.
10. Сорокин Н. А., Земляная Л. А. Связь глубины видимости белого диска с показателями вертикального ослабления света // Морские гидрофизические исследования. – 1970. – **50**, №4. – С. 179 – 185.
11. Сысоев А. А., Сысоева И. В. Биохимические основы оценки стадии продукционно-

- деструкционной сукцессии микропланктона вод пролива Брансфилд (западная Антарктика) в ранне-осенний сезон 2002 г. Укр. антарк. журн. – 2005. – №3 (в печ.).
12. Чмыр В. Д. Первичная продукция в водах атлантической части Антарктики в предзимний период 1998 г. // Бюл. УАЦ. – 2002. – Вып. 4. – С. 130 – 131.
  13. Чмыр В. Д., Серёгин С. А. Продукция бактериопланктона в разных районах Антарктики в предзимний период. Бюл. УАЦ. – 2002. – Вып. 4. – С. 107 – 113.
  14. Aristegui J., Montero M. F., Ballesteros S. et al. Planktonic primary production and microbial respiration measured by <sup>14</sup>C assimilation and dissolved oxygen changes in coastal waters of the Antarctic Peninsula during austral summer: implications for carbon flux studies // MEPS. – 1996. – **132**. – P. 191 – 201.
  15. Basterretxea G., Aristegui J. Phytoplankton biomass and production during late austral spring (1991) and summer (1993) in the Bransfield Strait // Polar Biol. – 1999. – **21**. – P. 11 – 22.
  16. Bjørnsen P. K., Kuparinen J. Determination of bacterioplankton biomass, net production and growth efficiency in the Southern Ocean // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1991. – **71**. – P. 185 – 194.
  17. Billen G., Servais P., Becquevort S. Dynamics of bacterioplankton in oligotrophic and eutrophic aquatic environments: bottom-up or top-down control? // Hydrobiologia. – 1990. – **207**. – P. 37 – 42.
  18. Bird D. F., Karl D. M. Spatial patterns of glutamate and thymidine assimilation in Bransfield Strait, Antarctica during and following the Austral spring bloom // Deep-Sea Res. – 1991. – **38**. – P. 1057 – 1075.
  19. Cochlan W. P. AMLR program: Bacterioplankton production rates in the vicinity of Elephant Island, Antarctica, during late austral summer // Antarct. J.U.S. – 1992. – **27**, № 5. – P. 225 – 226.
  20. Del-Giorgio P. A., Cole J. J., Cimbleris A. Respiration rates in bacteria exceed phytoplankton production in unproductive aquatic systems // Nature. – 1997. – **385**. – P. 148 – 151.
  21. Ducklow H. W. Factors regulating bottom-up control of bacterial biomass in open ocean plankton communities // Archive Hydrobiologie, Beihrage Ergebnisse Limnologie. – 1992. – **37**. – P. 207 – 217.
  22. Fuhrman J. A., Azam F. Bacterioplankton secondary production estimates for coastal waters of British Columbia, Antarctica and California // Appl. Environ. Microbiol. – 1980. – **39**. – P. 1085 – 1095.
  23. Gleitz M., Bathmann U. V., Lochte K. Build-up and decline of summer phytoplankton biomass in the eastern Weddell Sea, Antarctica // Polar Biol. – 1994. – **14**, №6. – P. 413 – 422.
  24. Holm-Hansen O., Mitchell B. G. Spatial and temporal distribution of phytoplankton and primary production in the western Bransfield Strait region // Deep-Sea Res. – 1991. – **38**. – P. 961-980.
  25. Karl D.M. Microbial processes in the Southern Ocean. In: Friedman E.I. (Ed.). – Antarctic Microbiology. – Wiley, New York, 1993. – P.1 – 63.
  26. Karl D. M., Holm-Hansen O., Taylor G. T. et al. Microbial biomass and produktivity in the western Bransfield strait, Antarctica during the 1986 - 87 austral summer // Deep Sea Res. – 1991. – **38**, № 8/9. – P. 1029 – 1055.
  27. Lorenzo L. M., Arbones B., Figueiras F.G. et al. Photosynthesis, primary production and phytoplankton growth rates in Gerlache and Bransfield Straits during Austral summer: cruise FRUELA 95 // – 2002. – **49**, № 4-5. – P. 707 – 721.
  28. Martinez R. Psychrophilic and psychrotrophic respiratory metabolism in Antarctic microplankton // Polar Biol. – 1996. – **16**. – P. 483 – 489.
  29. Moran X. A. G., Estrada M. Phytoplanktonic DOC and POC production in the Bransfield and Gerlache Straits as derived from kinetic experiments of <sup>14</sup>C incorporation // Deep-Sea Res. II. – 2002. – **49**. – P. 769 – 786.
  30. Moran X. A. G., Gasol J. M., Pedros-Alio C. et al. Dissolved and particulate primary production and bacterial production in offshore Antarctic waters during austral summer: coupled or uncoupled? // MEPS. – 2001. – **222**. – P. 25 - 39.
  31. Pedros-Alio C., Calderon-Paz J.I., Guixa N et al. Microbial plankton across Drake Passage // Polar Biol. – 1996. – **16**. – P. 613 – 622.
  32. Pedros-Alio C., Vaque D., Guixa-Boixereu N. et al. Prokaryotic plankton biomass and heterotrophic production in western Antarctic waters during the 1995 - 1996 Austral summer // Deep-Sea Res. II. – 2002. – **49**. – P. 805 – 825.
  33. Peters F., Marrasé C., Gasol J. M. et al. Effects of turbulence on bacterial growth mediated through food web interactions // MEPS. – 1998. – **172**. – P. 293 – 303.
  34. Pinhassi J., Sala M. M., Havskum H. et al. Changes in bacterioplankton composition under different

phytoplankton regimens // Appl. Environ.  
Microbiol. – 2004. – 70, № 11. – P. 6753 – 6766.

35. *Rodriguez J., Jiménez-Gómez F., Blanco J. M. et al.* Physical gradients and spatial variability of the size structure and composition of phytoplankton in the Gerlache Strait (Antarctica) // *Deep-Sea Research II.* – 2002. – **49.** – P. 693 – 706.
36. *Smith W. O. Jr., Nelson D. M.* Phytoplankton growth and new production in the Weddell Sea marginal ice zone during spring and autumn // *Limnol. Oceanogr.* – 1990. – **35.** – P. 809 – 821.
37. *Steemann Nielsen E.* The use of radio-active carbon ( $^{14}\text{C}$ ) for measuring organic production in the sea // *J. du Conseil.* – 1952. – **18.** – P. 117 – 140.
38. *Teira E., Pazo M. J., Quevedo M. et al.* Rates of dissolved organic carbon production and bacterial activity in the eastern North Atlantic Subtropical Gyre during summer // *MEPS.* – 2003. – **249.** – P. 53 – 67.
39. *Varela M., Fernandez E., Serret P.* Size-fractionated phytoplankton biomass and primary production in the Gerlache and South Bransfield Straits (Antarctic Peninsula) in Austral summer 1995 – 1996 // *Deep-Sea Research II.* – 2002. – **49.** – P. 749 – 768.

Получено 21 марта 2005 г.

После переработки 10 августа 2006 г.

**Мікропланктон західної частини протоки Брансфілда: первинна і бактеріальна продукція.** С. А. Серьогін, В. Д. Чмир, Л. В. Кузьменко Дослідження виконані у час 7-й УАЕ на НИС «Горізонт» у західній частині протоки Брансфілда з 8 по 18 березня 2002 р. Середній рівень первинного продукування (PP) у шарі фотосинтезу для всієї акваторії складав  $144.0 \pm 61.1 \text{ мгСм}^{-2} \text{ доб}^{-1}$ . Більш високим він був у центральній і північно-східній зонах, там же спостерігалися більш високі значення бактеріальної продукції (Pb). Асиміляційне число фітопланктону було найбільш високим у центральній і західній зонах, а в північній - найнижчим. Більш високі P/B-коефіцієнти, як для фіто-, так і для бактеріопланктону, спостерігалися в південно-східній зоні. Вторинна продукція бактерій складала, у середньому для поверхні, близько 10% від первинної продукції, а для шару фотосинтезу - майже 51%. Погодженості змін первинної і вторинної продукції не спостерігалося ні в цілому по всьому просторі, ні по окремих його зонах. Бактеріопланктоном утилізувалося, у середньому для всієї дослідженої акваторії, 25 - 50% первинної продукції, виробленої фітопланктоном у поверхневому шарі. Для фотичного шару відповідні оцінки перевищували 100%-й рівень.

**Ключові слова:** первинна і бактеріальна продукція, розподіл, протока Брансфілда

**Microplankton of West Bransfield Strait: primary and bacterial production.** S. A. Seregin, V. D. Chmyr, L. V. Kuzmenko. Investigations were carried out from 8 to 18 March 2002 during 7 UAE aboard the R/V "Horizont". The mean value of primary productivity (PP) for whole study area in the euphotic zone was  $144.0 \pm 61.1 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ . Higher level showed Central and Northeastern zones. Higher values of bacterial production (Pb) were in the same zones. The highest assimilation number of phytoplankton was in the Central and Western regions, and minimal – in the Northern. P/B-coefficients of phyto- and bacterioplankton were higher in the Southeastern regions. Secondary production of bacteria made up about 10% of primary production, on the average for surface, and 51 % - for euphotic zone. There was no correspondence between alterations of primary and bacterial productions not only in the whole area, but in the separate zones, too. Bacterial carbon demand in the surface layer was covered, on the average for study area, by 25 – 50% of PP, produced by phytoplankton. For the euphotic layer the corresponding estimates surpassed level of 100%.

**Key words:** primary and bacterial production, distribution, Bransfield Strait