

Составные элементы круговорота углерода в экосистеме среднего и нижнего Енисея

А. П. ТОЛОМЕЕВ¹, О. В. АНИЩЕНКО¹, Е. С. КРАВЧУК¹, О. В. КОЛМАКОВА^{1,2},
Л. А. ГЛУЩЕНКО², О. Н. МАХУТОВА¹, А. А. КОЛМАКОВА¹, В. И. КОЛМАКОВ^{1,2},
М. Ю. ТРУСОВА¹, Н. Н. СУЩИК^{1,2}, М. И. ГЛАДЫШЕВ^{1,2}

¹ Институт биофизики СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок
E-mail: tolomeev@ibp.ru

² Сибирский федеральный университет
660041, Красноярск, просп. Свободный 79

Статья поступила 24.11.2013

АННОТАЦИЯ

Комплексные исследования среднего и нижнего Енисея были выполнены летом 2012 г. и включали мониторинг важнейших элементов и экологических процессов, связанных с циклом углерода экосистемы реки (исследуемый участок – более 1800 км). Проведенные измерения продукционных и деструкционных процессов показали несостоятельность гипотезы “нейтральной трубы”, рассматривающей реку как простой переносчик углерода из наземных экосистем в океан. Река Енисей не является чисто гетеротрофной экосистемой, а имеет автотрофные участки, на которых первичная продукция фотосинтеза фитопланктона превышает дыхание (выше впадения р. Ангара и в районе рек Большая и Малая Хета). Согласно полученным данным, интенсивность дыхания планктонного сообщества реки в первую очередь зависит от температуры воды и содержания минерального фосфора, недостаток которого во многих экосистемах лимитирует потребление органического вещества бактериопланктоном.

Ключевые слова: р. Енисей, цикл углерода, биогенные элементы, первичная продукция, дыхание, фитопланктон, бактериопланктон.

В настоящее время существуют две точки зрения на роль рек в глобальных циклах углерода: гипотеза “нейтральной трубы”, рассматривающая реки как переносчик углерода из наземных экосистем в океан, и альтернативное представление о реках как об активных компонентах углеродного цикла, в которых происходит накопление углерода в донных отложениях и его эмиссия в атмосферу [Cole et al., 2007]. Енисей является шестой рекой мира по величине годового стока

и самой крупной рекой из впадающих в Северный Ледовитый океан, причем не только в отношении объема поступающей воды, но и по величине годового стока углерода и азота [Lobbes et al., 2000; Dittmar, Kattner, 2003]. Не удивительно, что роль р. Енисей в глобальных циклах углерода представляется весьма заметной, и определению величины стока углерода из этой реки посвящено множество работ [Telang et al., 1991; Olsson, Anderson, 1997; Lobbes et al., 2000; Dittmar,

Kattner, 2003; Amon, Meon, 2004; Gebhardt et al., 2004; Hessen et al., 2010; Amon et al., 2012; Holmes et al., 2012; Kopylov et al., 2012].

Однако все перечисленные исследования опирались на пробы, собранные в нижнем течении, дельте и устье р. Енисей. Очевидно, что экологические процессы, происходящие на всем протяжении реки, остались за рамками данных исследований. Другими словами, остается открытым вопрос: является ли р. Енисей “нейтральной трубой” для терригенного стока аллохтонного органического вещества, или экосистема реки может внести свой особый вклад в глобальный круговорот углерода? Понятно, что для ответа на данный вопрос необходимо измерить ряд экологических параметров, включая содержание органического углерода, не только в устье реки, но и, как минимум, в среднем течении. К сожалению, все предшествующие измерения содержания растворенного и взвешенного углерода в среднем и верхнем Енисее проводились косвенными методами – по перманганатной и бихроматной окисляемости, или на основе спектрофотометрии [Gladyshev et al., 1993; Aponasenko et al., 2010], которые уступают по чувствительности и точности общепринятым современным методам. То есть, сравнение результатов этих работ с данными перечисленных выше исследований в устье р. Енисей, проводившихся в последнее десятилетие современными методами, вряд ли возможно.

Таким образом, цель настоящей работы – исследование составных элементов круговорота углерода в экосистеме среднего и нижнего Енисея протяженностью более 1800 км с применением современных биогеохимических методов. В ходе исследований проверялись две альтернативные гипотезы: 1) р. Енисей – экологически гомогенная “нейтральная труба”, доставляющая аллохтонный углерод в море; 2) экосистема реки обладает выраженной экологической гетерогенностью и вносит свой собственный вклад в потоки углерода. В первом случае экосистема реки на всем протяжении должна быть гетеротрофной (отрицательная чистая первичная продукция), концентрации растворенного и взвешенного органического углерода должны либо монотонно возрастать вниз по течению, либо оставаться неизменными, а интенсивность де-

струкции органического углерода (дыхание планктона) должна коррелировать с его содержанием в реке. Во втором случае, в реке должно наблюдаться наличие автотрофных участков с положительными значениями чистой первичной продукции, а также участков с повышенным содержанием органического углерода. В этом случае интенсивность деградации может и не коррелировать с содержанием углерода.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Пробы отбирались в июне, т. е. в период максимального месячного расхода воды в р. Енисей [Gebhardt et al., 2004] на участке от 58° с. ш. (выше впадения правого притока – р. Ангара) до 69° с. ш. (ниже впадения левого притока – р. Бол. Хета) (рис. 1). Пробы были отобраны на 10 трансектах, расположенных выше и ниже устьев крупных рек (см. рис. 1). На каждой трансекте пробы отбирали на трех станциях – в основном течении реки и у обоих берегов (над глубинами 4–5 м). На каждой станции пробы воды с четырех горизонтов, равномерно распределенных по столбу воды, брали вакуумным пробоотборником, сконструированным и изготовленным в Институте биофизики СО РАН, а затем из них формировали интегральную пробу. Подобный метод пробоотбора применялся другими авторами при исследовании р. Енисей [Hessen et al., 2010] и других рек [Ellis et al., 2012]. Кроме того, на пяти трансектах (№ 3–5, 7 и 10) на центральной станции были отобраны пробы воды с четырех горизонтов пробоотборником D-96, рекомендованным для отбора проб воды в реках [Edwards, Glysson, 1999]. Использовали наконечник 5/16, время экспозиции на каждом горизонте – 1,5–2 мин. Пробы, отобранные пробоотборником D-96, использовали только для определения содержания взвешенного органического углерода и азота и растворенного органического углерода.

Параллельно с отбором проб измеряли гидрофизические и гидрохимические показатели. На первых двух трансектах температуру измеряли термометром Long-Stem Thermometer, F/C, 8, (Cole-Parmer, США), pH – с помощью портативного pH-метра



Рис. 1. Карта-схема района работ. Т1–Т10 – номера трансект

“pНер 2” (Hanna Instruments, США), содержание кислорода – кислородомером HI 9142 (Hanna Instruments, США). На остальных станциях данные показатели (температура, рН, содержание кислорода) измеряли с помощью зонда YSI 6600v2 (Yellowstone Scientific Instruments, США).

На каждой станции проводили измерения интенсивности фотосинтетически активной радиации с помощью наземного поверхностного сенсора LI-190 SA и регистрирующего

устройства LI-COR 1400 (LI-COR Ltd., США), а также измерения подводной освещенности погружными сенсорами LI-193SA и LI-192SA (LI-COR Ltd., США) [Kirk, 2010].

Интегральную пробу получали путем смешивания равных объемов воды с каждого горизонта, предварительно профильтрованной через газ № 55 (размер ячеек 130 мкм). Далее интегральная проба использовалась для гидрохимических и биологических анализов, изложенных ниже. Дыхание планктона, флуоресцентные измерения, а также определение содержания форм азота и фосфатов выполнены сразу на борту судна.

Гидрохимические анализы. Пробы воды, профильтрованные через мембранный фильтр с диаметром пор 0,45 мкм (Владипор, Россия), анализировались на содержание биогенных элементов – растворенных форм азота и неорганического фосфора; аммонийный азот определяли в нефилтрованных пробах. Гидрохимические анализы проводились на борту судна по стандартным методикам, принятым в Российской Федерации: аммонийный азот – по методу Нesslerа (РД 52.24.486-95); нитритный азот – с использованием реактива Грисса (РД 52.24.381-2006); нитратный азот переводился в нитритный восстановлением на кадмиевой колонке (РД 52.24.380-2006); фосфаты определяли по реакции с молибдатом аммония и аскорбиновой кислотой с образованием молибденовой сини (РД 52.24.382 – 2006). Оптическую плотность растворов измеряли с помощью спектрофотометра КФК-2МП (ОАО “Загорский оптико-механический завод”, Россия). Для контроля стабильности калибровочных зависимостей использовали растворы стандартных образцов: ионов аммония (ГСО 7259-96), нитрат-ионов (ГСО 7258-96), нитрит-ионов (ГСО 7479-98) и фосфат-ионов (7260-96), изготовленные ОАО “Уральский завод химических реактивов”, Россия.

Определение содержания растворенного органического углерода. Для разделения фракций взвешенного и растворенного органического углерода (РОУ) пробы воды на борту судна фильтровали через предварительно прокаленные (2 ч при 450 °С) стекловолоконистые фильтры GF/F (Whatman, США). Фильтраты помещали в стеклянные емкости объемом 30 мл и хранили при температуре

4 °С до последующего биохимического анализа. Определение содержания общего и неорганического растворенного углерода проводили в лаборатории в течение недели после прибытия экспедиции с помощью элементного анализатора Vario TOC cube / trace (Elementar, Германия) с инфракрасным детектором. Содержание органического углерода рассчитывали как разность между содержанием общего и неорганического углерода. Таким образом, нами применялась та же методика сбора хранения и анализа РОУ, как и в других современных исследованиях р. Енисей [Lobbes et al., 2000; Amon, Meon, 2004; Hessen et al., 2010; Amon et al., 2012; Holmes et al., 2012], за исключением отсутствия консервирующих реагентов, используемых в некоторых исследованиях.

Определение содержания взвешенного органического углерода и азота. Определение содержания взвешенного органического азота (ВОА) и углерода (ВОУ) проводили с использованием фильтров с осадком, полученных при фильтрации проб для определения РОУ. Фильтры сушили при комнатной температуре в течение 24–48 ч над слоем безводного хлорида кальция, после чего помещали в фольгу и хранили в эксикаторе. Анализы выполняли в лаборатории. Фильтры с осадком измельчали, помещали в оловянные контейнеры, взвешивали. Анализ проб выполняли на элементном анализаторе Flash EA 1112 NC Soil/MAS 200 (ThermoQuest, Италия) [Gladyshev et al., 2007]. Калибровку прибора проводили перед каждой серией анализов по трем значениям стандарта (образец почвы, Thermo Scientific, США).

Определение численности бактериопланктона. На борту судна отбирали по 4,8 мл воды, помещали в стерильные пенициллиновые флаконы, добавляли по 200 мкл 50%-го глутаральдегида, и хранили при температуре 4 °С. В лаборатории 0,5 мл пробы использовали для окрашивания флуоресцентным красителем DAPI (4',6-диамидино-2-фенилиндол дигидрохлорид). После окрашивания пробы фильтровали на ядерные мембранные фильтры с размером пор 0,22 мкм (ОИЯИ, Дубна, Россия), предварительно окрашенные Суданом черным В. Такой же метод окрашивания и подсчета бактериопланктона применялся и в других исследованиях р. Енисей

[Meon, Amon, 2004; Kopylov et al., 2012]. Клетки фотографировали при помощи системы фотодокументации микроскопа Axioscope 40 (Zeiss, Германия), в режиме эпифлуоресценции. Для подсчета численности клеток в поле кадра каждый снимок обрабатывался в программе ImageJ v 1.44p (Wayne Rasband National Institutes of Health, США, <http://imagej.nih.gov/ij>). Для определения численности бактериопланктона на всем фильтре среднее число клеток в кадре умножали на коэффициент, связывающий площадь поля кадра с общей площадью фильтра.

Определение скорости дыхания микропланктона. Дыхание микропланктона изучали классическим лимнологическим методом оценки потребления кислорода в темных склянках за 24-часовой период аналогично работам других авторов, выполненных на р. Енисей [Amon, Meon, 2004; Meon, Amon, 2004] и других реках [Ellis et al., 2012; Ward et al., 2013]. На борту судна, сразу после доставки, каждую интегральную пробу воды разливали в три бутылки объемом 520 мл, заполняя весь объем бутылей. Бутылки были защищены от света алюминиевой фольгой и слоем плотной ткани. Горлышки емкостей закрывались притертыми пробками, исключая попадание пузырьков воздуха во время манипуляций. Начальную и конечную концентрацию кислорода измеряли с помощью кислородомера HI 9142 (Hanna Instruments, США). При измерениях кислородный датчик опускали непосредственно в емкости, совершая помешивающие движения до достижения стабильности показаний. Экспонирование проводили в течение 24 часов при температуре, соответствующей температуре воды исследуемой станции. Для этого склянки помещали в ванну, термостатируемую с помощью циркуляционного криотермостата KRIO-VT-11 (ИХН СО РАН, Томск, Россия). Дважды за период экспонирования склянки переворачивали, чтобы предотвратить оседание взвешенных частиц и формирование агрегатов. Потребление кислорода (дыхание микропланктона) рассчитывали как разницу между начальной и конечной концентрацией кислорода, отнесенной к единице объема воды (ДП, мгО₂ л⁻¹ сут⁻¹).

С целью сравнения продукционных и деструкционных процессов реки рассчитывали

усредненную скорость потребления кислорода сообщества, находящегося под квадратным метром поверхности (ПК, $\text{гO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ сут}^{-1}$). Для этого вдоль поперечного сечения реки с шагом в один метр просчитывали ДП и глубину, соответствующие каждому столбу воды от поверхности до дна (с площадью основания 1 м^2), методом экстраполяции на кривую из трех измеренных величин ДП и глубины. Затем определялось ПК как произведение значений ДП и глубины для каждого столба воды, 1 м^2 , вдоль поперечного сечения реки, и рассчитывалось его среднее значение для трансекты.

Определение валовой первичной продукции фитопланктона. Валовая первичная продукция (ВПП) была рассчитана на основе содержания хлорофилла *a* и потенциальной фотосинтетической активности планктонных микроводорослей и цианобактерий, оцененных методом полихроматической диурон-индуцированной флуоресценции (DCMU-fluorescence). Флуоресценция ($\lambda = 685 \text{ нм}$) измерялась с помощью индукционного флуориметра ПФЛ-3004-сид (Сибирский федеральный университет, Красноярск, Россия) в пробах непосредственно после доставки на борт судна. Прибор снабжен системой сменных фильтров: синий ($\lambda = 430 \text{ нм}$, комбинация светофильтров СЗС-22 + СС-15 (маркировка по ГОСТ)), сине-зеленый ($\lambda = 490\text{--}500 \text{ нм}$, светофильтры СЗС-22 + ЖЗС-9) и зеленый ($\lambda = 540 \text{ нм}$, светофильтры СЗС-22+ОС-11) для определения трех групп доминантного фитопланктона: 1) *Chlorophyta* и *Euglenophyta*; 2) *Bacillariophyta* и *Dinophyta*; 3) *Cyanophyta*. Светодиод мощностью 150 Вт использовался в качестве источника возбуждающего света. Прибор был предварительно прокалиброван на альгологически чистых культурах диатомовых, зеленых водорослей, цианобактерий и природных пробах, собранных в период доминирования одного из таксонов (более 90 % по биомассе диатомовых или зеленых водорослей) в водохранилище Бугач (фитопланктон) и р. Енисей (фитоперифитон). Расчеты концентрации хлорофилла *a* выполнены с использованием метода визуализации, описанного в работе Гаевского с соавт. [Gaevsky et al., 2005].

Наряду с флуоресцентным анализом, содержание хлорофилла *a* определялось спек-

трофотометрическим методом. Для этого пробы воды фильтровали через мембранные фильтры с размером пор 0,45 мкм (Владипор, Россия), с подложкой из суспензии MgCO_3 ; фильтры с осадком высушивались в темноте и хранились в морозильной камере. Определение содержания хлорофилла *a* в ацетоновых экстрактах осадков, снятых с фильтров, проводили в лаборатории в августе 2012 г. согласно общепринятой методике [Standard methods..., 1989] с помощью спектрофотометра SmartSpec Plus (BioRad, США).

Суммарное содержание хлорофилла *a* рассчитывалось на основании данных флуоресцентного анализа как сумма хлорофилла *a* трех групп фотосинтезирующего планктона. Для каждого горизонта эвфотической зоны (с шагом 1 м) вычисляли ВПП фитопланктона ($\text{г O}_2 \text{ м}^{-3} \text{ ч}^{-1}$) [Gaevsky et al., 2000]:

$$\text{ВПП} = 6,227 \cdot 10^{-3} \text{ Xл } a \Delta\Phi_{\text{л}}/\Phi_{\text{лМ}} \cdot \sqrt{I_z}, \quad (1)$$

где $\Delta\Phi_{\text{л}}/\Phi_{\text{лМ}}$ – относительная переменная флуоресценция (отн.ед.), $\text{Xл } a$ – концентрация хлорофилла *a* планктона (мг/м^3), усредненная для столба воды, и I_z – интенсивность фотосинтетически активной радиации (ФАР, Вт м^{-2}) на данном горизонте в момент измерения освещенности.

Относительная переменная флуоресценция рассчитывалась по формуле:

$$\Delta\Phi_{\text{л}}/\Phi_{\text{лМ}} = (\Phi_{\text{лМ}} - \Phi_{\text{л0}})/\Phi_{\text{лМ}}, \quad (2)$$

где $\Phi_{\text{л0}}$ – флуоресценция хлорофилла без добавления ингибитора, и $\Phi_{\text{лМ}}$ – максимальная флуоресценция в присутствии 10 мкМ ингибитора (симазина). $\Phi_{\text{лМ}}$ и $\Phi_{\text{л0}}$ измерены при возбуждении широкой областью (400–620 нм, светофильтр СЗС-22).

Для расчета среднесуточных величин ФАР на исследуемых горизонтах применяли следующий подход. В течение светового дня шесть-восемь раз измеряли наземную поверхностную ФАР (I_t) с помощью сенсора LI-190 SA, установленного на борту судна. В момент отбора проб измеряли величины освещенности в воздухе у поверхности воды, в тонком верхнем слое воды (до 5 см) и на нескольких глубинах (с шагом 1 м) двумя погружными сенсорами LI-193SA и LI-192SA, различающихся формой датчиков. Подводные измерения освещенности нормировались относительно данных поверхностной I_t , измеренной в тот же

час; на их основе были построены графики линейной регрессии и вычислены коэффициенты ослабления света K_0 в водной толще [Kirk, 2010]. Кроме того, на основании измерений освещенности в воздухе у поверхности воды и в водном поверхностном слое был вычислен коэффициент ослабления света при переходе из воздушной в водную среду (Q).

Расчет ФАР (I_z , Вт м⁻²) на горизонтах водной толщи проводили для шести – восьми точек, соответствующих часам измерения I_t , по следующей формуле:

$$I_z = 0,217QI_t e^{-K_0 z}, \quad (3)$$

где z – глубина горизонта (м); 0,217 – переводной коэффициент для мкмоль фотон м⁻² с⁻¹ в Вт м⁻².

Значения ВПП, рассчитанные для точек измерения освещенности, усредняли для получения среднесуточной величины. Данные о ВПП на изученных горизонтах интегрировали по глубине для оценки продукции под 1 м², и затем для определения суточной величины ВПП (г О₂ м⁻² сут⁻¹) умножали на длину светового дня. Длина дня рассчитывалась по координатам точек отбора проб с помощью алгоритма, представленного на сайте <http://aa.usno.navy.mil/date>. На каждой трансекте получили три суточных значения ВПП, которые усреднялись для расчета чистой первичной продукции.

Расчеты чистой первичной продукции. Чистая первичная продукция планктона (ЧПП, г О₂ м⁻² · сут⁻¹) вычислялась как разность между суточными валовой продукцией планктона и его дыханием. В расчете использовали средние для трансекты величины ВПП и ПК.

РЕЗУЛЬТАТЫ

По температуре воды р. Енисей в среднем и нижнем течении (см. рис. 1) отчетливо разделялась на три участка (рис. 2, а): 1) до впадения р. Ангара с температурой около 15 °С (трансекта 1); 2) ниже р. Ангара до впадения р. Нижняя Тунгуска, температура воды около 20 °С (трансекты 2–5); 3) ниже впадения р. Нижняя Тунгуска, температура воды около 15 °С (трансекты 6–10). Выделенные по температуре участки также отличались

по интенсивности дыхания планктона: около 0,25, 2 и 0,5 мг О₂ л⁻¹ сут⁻¹ соответственно (см. рис. 2, в). Участок выше впадения р. Ангара (трансекта 1) также резко отличался более высоким значением валовой первичной продукции фитопланктона, в среднем составившей около 12 г О₂ м⁻² сут⁻¹, тогда как на остальных участках реки значения ВПП были ниже 9 г О₂ м⁻² сут⁻¹ (см. рис. 2, д). Кроме того, участок выше р. Ангара характеризовался высоким содержанием нитратного азота, около 0,08 мг л⁻¹ (см. рис. 2, ж), и низким содержанием аммонийного азота, менее 0,1 мг л⁻¹ (см. рис. 2, з), тогда как на остальных участках содержание нитратного и аммонийного азота составляло менее 0,02 мг л⁻¹ и более 0,3 мг л⁻¹ соответственно рис. 2. Для величин остальных экологических параметров, таких как численность бактерий (см. рис. 2, б), концентрация хлорофилла фитопланктона (рис. 2, г), концентрация неорганического фосфора (см. рис. 2, е), взвешенный органический углерод (рис. 2, и), взвешенный органический азот (см. рис. 2, к) и растворенный органический углерод (см. рис. 2, л), не отмечено каких-либо отчетливых отличий между тремя вышеописанными участками реки. Отмечается тенденция увеличения концентрации РОУ вниз по течению вплоть до трансекты 8 (см. рис. 2, л). По величине чистой первичной продукции (ЧПП, см. рис. 2, м) отчетливо выделялись три участка: 1) до впадения р. Ангара (трансекта 1), средняя ЧПП ≈ 11 г О₂ м⁻² сут⁻¹; 2) ниже р. Ангара и ниже впадения р. Курейка (трансекты 2–8), ЧПП < 0; 3) трансекты 9–10, средняя ЧПП от 1,2 до 3,3 г О₂ м⁻² сут⁻¹ (см. рис. 2, м).

Следует отметить, что на рис. 2, г приведены концентрации хлорофилла *a* фитопланктона, измеренные по флуоресценции. Однако данные значения концентраций хлорофилла *a* в пробах имели статистически достоверную положительную корреляцию (коэффициент корреляции $r = 0,81$, число пар $n = 28$; уровень достоверности $p < 0,05$), с таковыми, измеренными спектрофотометрическим методом.

Величина рН на всех трансектах реки варьировала в небольших пределах, от 7,54 до 8,02 и составила в среднем $7,70 \pm 0,06$.

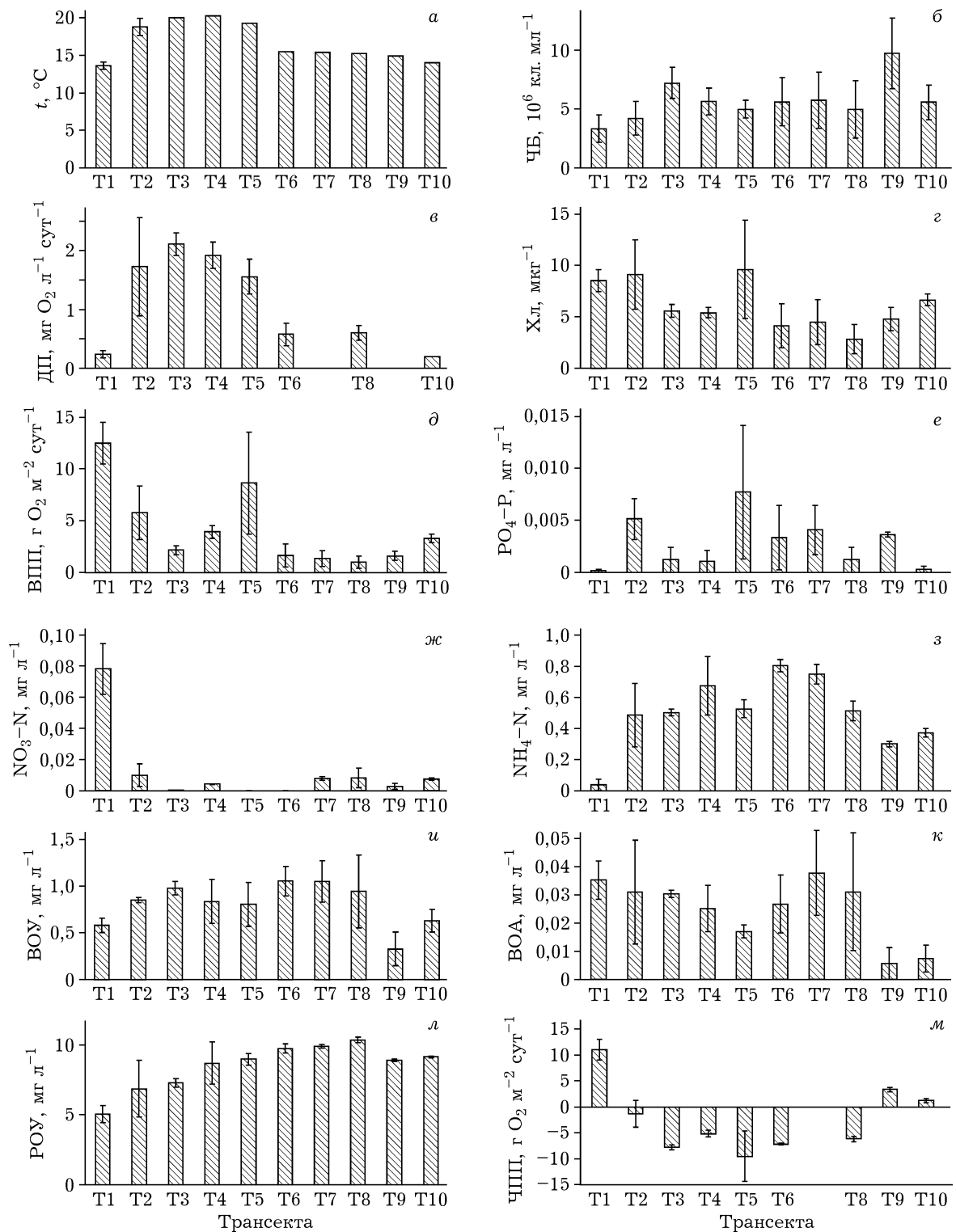


Рис. 2. Экологические параметры р. Енисей: t – температура воды (а); ЧБ – численность бактериопланктона (б); ДП – дыхание планктона (в); Хл – хлорофилл (г); ВПП – валовая первичная продукция фитопланктона (д); $\text{PO}_4\text{-P}$ – неорганический фосфор (е); $\text{NO}_3\text{-N}$ – нитратный азот (ж); $\text{NH}_4\text{-N}$ – аммонийный азот (з); ВОУ – взвешенный органический углерод (и); ВОА – взвешенный органический азот (к); РОУ – растворенный органический углерод (л); ЧПП – чистая первичная продукция (м); T1–T10 – номера трансект (см. рис. 1). Июнь 2012 г.

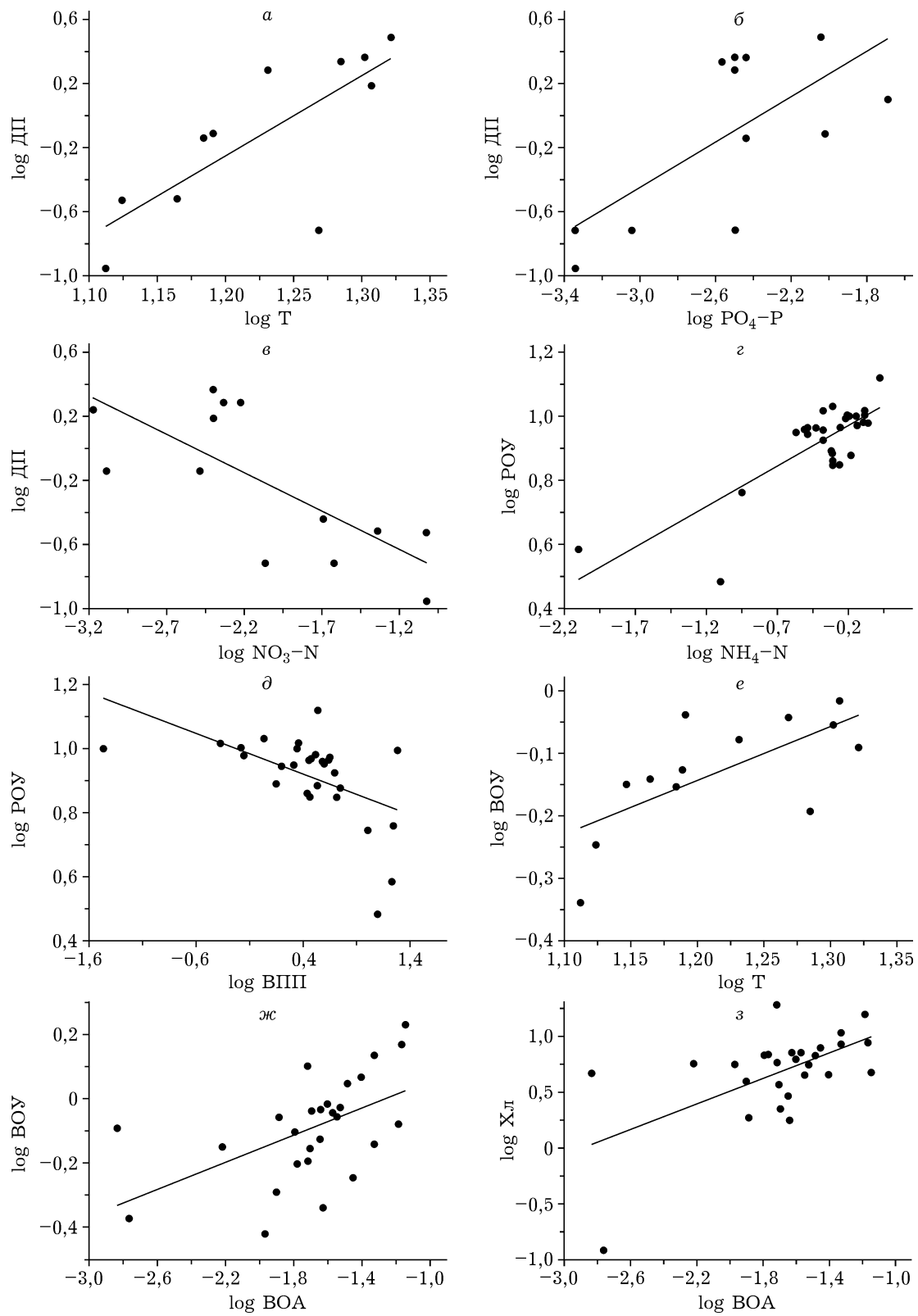


Рис. 3. Корреляции ($r > 0,5$; $p < 0,05$) логарифмов значений экологических параметров р. Енисей: ДП – дыхание планктона; T – температура воды; PO_4-P – неорганический фосфор; NO_3-N – нитратный азот; $POУ$ – растворенный органический углерод; NH_4-N – аммонийный азот; ВПП – валовая первичная продукция; $BOУ$ – взвешенный органический углерод; BOA – взвешенный органический азот; $X_{л}$ – хлорофилл фитопланктона. Июнь 2012 г.

Между некоторыми экологическими параметрами обнаружены сильные корреляционные связи, т. е. коэффициенты были большими ($r > 0,5$) и статистически достоверными, ($p < 0,05$). Так, величина ДП имела положительную корреляцию с температурой воды и содержанием неорганического фосфора (рис. 3, а, б) и отрицательную – с концентрацией нитратного азота (см. рис. 3, в). Величина РОУ была положительно связана с содержанием аммонийного азота (рис. 3, г) и отрицательно – с ВПП (см. рис. 3, д). ВОУ положительно коррелировал с температурой воды (см. рис. 3, е) и ВОА (см. рис. 3, ж). Между концентрациями хлорофилла фитопланктона и ВОА также отмечена положительная связь (см. рис. 3, з).

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные нами значения концентраций растворенного и взвешенного органического углерода вблизи от дельты р. Енисей (трансекты 9 и 10, см. рис. 1), около $9 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ и $0,3\text{--}0,6 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ соответственно, практически не отличались от значений для низовий и дельты (эстуария), полученных другими авторами, применявшими аналогичные методы сбора и анализа проб [Lobbes et al., 2000; Amon, Meon, 2004; Meon, Amon, 2004; Gebhardt et al., 2004; Hessen et al., 2010; Amon et al., 2012]. Таким образом, данные о концентрациях РОУ и ВОУ в среднем и нижнем течении р. Енисей, впервые полученные нами с применением современных методов, могут быть использованы для получения общей картины распределения углерода в этой реке. Обнаруженное распределение концентраций РОУ и ВОУ, а именно их увеличение от р. Ангара до впадения р. Курейки и последующее заметное снижение к устью, является достаточно неожиданным и требует дальнейшего тщательного изучения. Судя по данным других авторов, цитируемых выше, значения концентраций РОУ и ВОУ, зарегистрированные нами на двух нижних трансектах, сохраняются примерно на том же уровне вплоть до смешения речных вод с морскими.

Согласно литературным данным, концентрации растворенного органического углеро-

да в реках в среднем приблизительно в 10 раз превышают концентрации взвешенного органического углерода [Olsson and Anderson, 1997; Hessen et al., 2010]. Такая же пропорция средних значений РОУ/ВОУ зарегистрирована нами в р. Енисей: $8,8/0,8 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$. Следует отметить, что в работе Апонасенко с соавт. [Aponasenko et al., 2010], в которой использовались методы анализа, отличающиеся от общепринятых, получено совершенно иное соотношение РОУ/ВОУ.

Что касается иных компонентов экосистемы, непосредственно связанных с циклом углерода, то полученные нами значения также хорошо согласуются с данными других авторов по приустьевой зоне р. Енисей. Численность планктонных бактерий на нижних трансектах 9 и 10, $9,7$ и $5,6 \cdot 10^6$ кл. мл^{-1} , соответствовала величинам, опубликованным в работе Копылова с соавт. [Kopylov et al., 2012], хотя другие авторы приводят меньшие значения ($\sim 1,5 \cdot 10^6$ кл. мл^{-1}) [Meon, Amon, 2004] или около $2\text{--}4 \cdot 10^6$ кл. мл^{-1} [Aponasenko et al., 2010]. В целом численность бактериопланктона сравнительно мало варьировала на всем протяжении изученного нами среднего и нижнего Енисея (см. рис. 2, б) и была близка к значениям, характерным для других рек [Ellis et al., 2012; Vargas et al., 2013].

Важно отметить, что в отличие от численности бактериопланктона, величины дыхания планктона резко различались на разных участках реки (см. рис. 2, в), варьируя от $2,1 \text{ мг } \text{O}_2 \text{ л}^{-1} \text{ сут}^{-1}$ (трансекта 3, см. рис. 1) до нуля (трансекта 9, см. рис. 1). Значения ДП, близкие к нулю, были зарегистрированы другими авторами в эстуарии р. Енисей [Meon, Amon, 2004] и в других реках [Ellis et al., 2012]. Как уже отмечалось, величина ДП в Енисее возрастала с увеличением температуры воды (см. рис. 3, а). Подобная положительная зависимость интенсивности дыхания бактериопланктона от температуры воды отмечалась ранее для Енисея [Продукционно-гидробиологические..., 1993; Meon, Amon, 2004] и для других рек [Howarth et al., 1992]. Очевидно, что различия температуры воды между исследованными участками реки Енисей объяснялись влиянием его крупнейших притоков: рек Ангара и Нижняя Тунгуска. Из-за сброса глубинных вод Красноярского во-

дохранилища температура воды р. Енисей в районе г. Красноярск в летнее время не превышает 14 °С [Anishchenko et al., 2010]. Ниже по течению, за счет смешения с более теплыми водами р. Ангары, температура воды р. Енисей повышается примерно на пять градусов, а после впадения более холодной р. Ниж. Тунгуски (температура воды которой по нашим измерениям в этот период составляла около 10 °С) снова снижается.

В то же время на третьем участке (трансекты 6–10), наряду со снижением скорости дыхания, наблюдалась тенденция к снижению концентрации хлорофилла и первичной продукции фитопланктона. Исходя из этого можно предположить, что наряду с бактериями существенный вклад в процессы деструкции в реке вносят планктонные микроводоросли.

Также нами зарегистрирована положительная зависимость ДП от концентрации неорганического фосфора (см. рис. 3, б), подтвержденная многими другими авторами, отмечавшими, что в водных экосистемах дыхание (скорость роста) планктонных бактерий очень часто лимитируется именно фос-

фором [Wetzel, 1992; Gladyshev et al., 1993; Lennon, Pfaff, 2005]. При этом корреляция дыхания планктона с концентрациями растворенного органического углерода в р. Енисей отсутствовала, как и в других реках [Ellis et al., 2012; Vargas et al., 2013; Ward et al., 2013]. Обнаруженная нами отрицательная зависимость ДП от содержания в воде нитратного азота (см. рис. 3, в) пока не поддается однозначной интерпретации.

Наряду с численностью гетеротрофных бактерий и их дыханием, важными характеристиками экосистемы, связанными с циклом углерода, являются концентрация хлорофилла фитопланктона и его первичная продукция. Концентрации хлорофилла *a*, обнаруженные в ходе нашего исследования, в среднем составили около 6 мкг л⁻¹, т. е. соответствовали данным других авторов (см. таблицу), или же были несколько выше [Meon, Amon, 2004; Hessen et al., 2010].

Оценка первичной продукции фитопланктона р. Енисей впервые была проведена в 1984–1987 гг. скляночным методом [Продукционно-гидробиологические..., 1993]. Было показано, что фитопланктон является основ-

Содержание биогенных элементов в воде и концентрация хлорофилла *a* фитопланктона р. Енисей

	Верх. Енисей		Ср. Енисей		Ниж. Енисей	
	1970–1980-е	2007–2012 гг.**	1984–1987 гг.	2007–2012 гг.	1970–1980-е	2007–2012 гг.
NO ₃ -N, мг/л	0,01–0,16 [1]*	0,17–0,33 [5] 0,05–0,10 [6, 7]	–	Н.о.–0,02 [7]	–	0,07 [4] Н.о.–0,01 [7]
NO ₂ -N, мг/л	Н.о.–0,006 [1]*	0,001–0,004 [5] 0,0008–0,001 [6, 7]	–	Н.о.–0,002 [7]	–	Н.о. [7]
NH ₄ -N, мг/л	0,01–0,25 [1]* 19,00 [1]**	Н.о.–0,06 [5] Н.о.–0,11 [6, 7]	0,39–0,78 [3]	0,08–1,06 [7]	0,27–1,35 [3]	0,27–0,87 [7]
P _{неорг.} , мкг/л	Н.о.–5 [1]* 625 [1]**	4–22 [5] Н.о.–14 [6, 7]	2–6 [1] Н.о.–33 [3]	Н.о.–9 [7]	Н.о.–18 [1] Н.о.–23 [3]	Н.о.–10 [7]
Хл <i>a</i> , мкг/л	1,0–7,0 [2]**	1,1 [4] 7,1–10,7 [7]	5,0–20,0 [2]	1,9–3,6 [4] 4,5–19,1 [7]	4,0–14,0 [2]	1,9 [4] 0,1–8,8 [7]

П р и м е ч а н и е. Прочерк – нет данных; Н.о. – ниже предела обнаружения; верхний Енисей – от истока до впадения р. Ангары, средний Енисей – ниже впадения р. Ангары и до впадения р. Ниж. Тунгуски, нижний Енисей – ниже впадения р. Ниж. Тунгуски до Енисейского залива; * – выше плотины Саяно-Шушенской ГЭС; ** – ниже плотины Красноярской ГЭС; 1 – [Сороковикова, Башенхаева, 2000]; 2 – [Продукционно-гидробиологические исследования Енисей..., 1993]; 3 – [Gladyshev et al., 1993]; 4 – [Aponasenko et al., 2010]; 5 – выше и ниже г. Красноярска, лето 2009 г. [Anishchenko et al., 2010]; 6 – на участках выше г. Красноярска 2012 г. (собственные данные); 7 – данные настоящей работы; июнь 2012 г.

ным продуцентом органического вещества в р. Енисей. Наиболее продуктивным является Средний Енисей, что согласуется с результатами, полученными с помощью флуоресцентной методики оценки ВПП (см. рис. 2). Максимальная величина ВПП в 2012 г. зафиксирована выше устья р. Ангары, что в 2,5 раза превышает полученную ранее [Продукционно-гидробиологические..., 1993]. На участке выше р. Ниж. Тунгуска также отмечено повышение летней ВПП в среднем в 7 раз по сравнению с данными, полученными классической скляночной методикой [Продукционно-гидробиологические..., 1993]. Однако на трансектах выше устья рек Подкаменной Тунгуски и Курейки величины ВПП, оцененные двумя методами, согласуются. Как известно, продуктивность фитопланктона зависит от освещенности, т.е. приходящей на поверхность величины ФАР и прозрачности (мутности) воды. Глубина эвфотического слоя выше устья р. Ангары составила около 5 м, тогда как ниже устья р. Ангары уже наблюдалось ее снижение до 2,5 м. В то же время выше устья р. Ниж. Тунгуски отмечен рост продуктивности фитопланктона при глубине эвфотической зоны 2,5 м, что определялось повышенным содержанием хлорофилла *a* у левого берега р. Енисей. Таким образом, увеличение валовой первичной продукции на исследованных участках р. Енисей могло быть связано с большей глубиной проникновения и интенсивностью ФАР, а также с увеличением концентрации хлорофилла *a* фитопланктона. Следует отметить, что скляночная методика оценки первичной продукции имеет ряд недостатков, особенно при использовании в водотоках, так как не позволяет воспроизвести естественные гидродинамические условия в замкнутых сосудах [Пырина, 1993; Kolmakov et al., 2008].

Значения концентрации хлорофилла и ВПП на исследованном участке реки распределены неравномерно и никак не связаны с величинами большинства других экологических параметров. Обнаружена лишь отрицательная корреляция между ВПП и РОУ (см. рис. 3, *д*), механизм которой объяснить в настоящее время не представляется возможным. Напротив, связь концентрации хлоро-

филла фитопланктона с содержанием взвешенного органического азота (см. рис. 3, *з*) является вполне понятной и закономерной, поскольку во многих реках арктического бассейна первичная продукция лимитирована азотом [Lobbes et al., 2000]. Следует особо отметить, что в случае лимитирования роста фитопланктона некоторым элементом минерального питания корреляция между биомассой фитопланктона (в нашем случае – концентрацией хлорофилла как показателя биомассы) и концентрацией минеральной формы этого элемента в воде отсутствует вследствие эффекта аутостабилизации [Degermendzhi, 2010]. Очевидно, что в нашем случае концентрации хлорофилла коррелировали не с концентрацией минерального азота в воде, а с внутриклеточным пулом азота, представленным ВОА. Такая положительная связь между их концентрациями говорит о том, что значительную часть взвешенного органического вещества р. Енисей в этот период составляли водоросли планктона, а в среднем течении также и водоросли перифитона, оторванные течением от грунта.

Содержание взвешенного органического азота в р. Енисей было прямо пропорционально содержанию взвешенного органического углерода (см. рис. 3, *ж*). Величины ВОА, зарегистрированные нами в низовьях реки на трансектах 9 и 10, практически не отличались от данных, полученных в устье Енисея другими авторами [Lobbes et al., 2000; Gebhardt et al., 2004]. Что же касается минерального азота, то здесь результаты сравнения наших данных с данными других авторов выглядят неоднозначно. Некоторые авторы приводят величины содержания минерального азота, близкие к полученным нами значениям [Hessen et al., 2010].

Высокая концентрация нитратного азота и низкая концентрация аммонийного азота на трансекте 1 (до впадения р. Ангары) совпадают с данными, полученными в работе Апонасенко с соавт. [Aponasenko et al., 2010] при исследовании р. Енисей в 2007–2008 гг. (описание метода анализа в работе отсутствует). Однако в нашем исследовании на трансектах, расположенных ниже по течению, концентрации аммонийного азота значительно

повышались (см. рис. 2, з). Основной причиной повышения концентраций аммонийного азота считается поступление его с водами притоков и с заболоченных участков водосбора [Aronasenko et al., 2010], что характерно для участка ниже впадения р. Ангара. В то же время на трансекте 1 наблюдалась максимальное значение первичной продукции фитопланктона. Возможно, низкие значения $\text{NH}_4\text{-N}$ на этом участке были вызваны его интенсивным потреблением преимущественно водорослями, хотя нельзя исключать и вклад нитрифицирующих бактерий. Вероятной причиной относительно высокого содержания нитратного азота на верхнем участке может быть влияние промышленных и сельскохозяйственных сбросов г. Красноярска и прилегающих территорий. Так, на участке р. Енисей, расположенном в 5 км ниже черты города, концентрации нитратного азота превышали зарегистрированные на трансекте 1 в 4 раза [Gladyshev et al., 2012].

Однако в других работах в низовьях р. Енисей обнаружены значительно более высокие концентрации нитратного азота и на порядок более низкие концентрации аммонийного азота [Lobbet et al., 2000; Holmes et al., 2001; Amon, Meon, 2004; Frey et al., 2007]. Не исключено, что расхождение в данных связано с различиями в методах анализа минерального азота. Наши пробы, как описано выше, обрабатывались сразу после отбора, непосредственно на борту судна, и аммонийный азот анализировался с применением реактива Несслера. Цитируемые выше авторы на борту лишь фиксировали и замораживали пробы, а затем транспортировали их в течение длительного времени для анализа в стационарных лабораториях, расположенных в США в других отдаленных от района сбора странах. Кроме того, для анализов применялись флуориметрический и индофенольный методы. Некоторые авторы полагают, что используемый нами метод с реактивом Несслера существенно завышает концентрации аммонийного азота на некоторых участках р. Енисей [Holmes et al., 2001, 2012]. Вышеозначенный дискуссионный вопрос требует в будущем тщательной экспериментальной проверки.

Средняя концентрация неорганического фосфора в р. Енисей по нашим данным составила $0,003 \text{ мг л}^{-1}$. Другие авторы, анализирувавшие фиксированные пробы после длительного хранения, приводят в несколько раз более высокие концентрации [Holmes et al., 2001]. Полученные данные по концентрации биогенных элементов были сопоставлены с ранее опубликованными (см. таблицу). В 1940–1950-е гг. в Верхнем Енисее в районе г. Красноярска содержание нитратов, нитритов и минерального фосфора было ниже порога обнаружения [Алекин, 1949], данные по гидрохимии в этот период для Среднего и Нижнего Енисея в доступной литературе нам найти не удалось. Содержание биогенных элементов в р. Енисей в 2007–2012 гг., и в 70–80-е гг. прошлого столетия было сходным (см. таблицу).

Итак, р. Енисей не является чисто гетеротрофной экосистемой. На основании проведенных исследований на реке явно выделяются три экологически разнородных участка. На участке выше р. Ангара (трансекта 1, см. рис. 1) несмотря на относительно низкую температуру воды (см. рис. 2, а), зарегистрирована максимальная положительная чистая первичная продукция фитопланктона (см. рис. 2, м). То есть на этом участке реки экосистема является автотрофной и поглощает неорганический углерод. Автотрофные экосистемы рек ($\text{ЧПП} > 0$) описаны в литературе [Venkiteswaran et al., 2007]. На участке ниже р. Ангара – ниже р. Курейка (трансекты 2–8, см. рис. 1) р. Енисей представляет собой гетеротрофную экосистему ($\text{ЧПП} < 0$), выделяющую неорганический углерод и потребляющую органическое вещество, поступающее из верховий и площади водосбора. Затем, ниже г. Дудинка (см. трансекты 9–10, рис. 1), ЧПП вновь достигает положительной величины. При этом, как уже отмечалось, концентрации растворенного и взвешенного органического углерода в целом нарастают от трансекты 1 до трансекты 8, а затем происходит их заметное снижение на трансектах 9–10, хотя при этом на двух нижних трансектах наблюдаются очень низкие величины дыхания бактериопланктона и положительные величины ЧПП. Вряд ли снижение содержания органичес-

кого углерода ниже трансекты 8 может быть объяснено разбавлением, поскольку на этом участке нет крупных притоков (см. рис. 1). Возможно, уменьшение содержания органического углерода в нижнем течении р. Енисей является следствием высокой интенсивности деструкции в среднем течении (трансекты 2–8, см. рис. 1 и 2, в), где экосистема реки имеет ярко выраженный гетеротрофный характер (см. рис. 2, м). Повышенным скоростям потребления органического вещества на данном участке явно способствует максимально высокая температура воды (см. рис. 2, а). В любом случае, гипотеза “нейтральной трубы” в отношении р. Енисей должна быть отвергнута. Следующим этапом работы должен стать расчет баланса углерода в экосистеме реки и определение вкладов аллохтонных и автохтонных составляющих в этот баланс.

Работа поддержана грантом Правительства Российской Федерации для государственной поддержки научных исследований, проводимых под руководством ведущих ученых в российских образовательных учреждениях высшего профессионального образования № 11.G34.31.0014, а также проектом Г-1 Сибирского федерального университета, выполняемого в рамках Государственного задания Министерства образования и науки Российской Федерации.

ЛИТЕРАТУРА

- Алекин О. А. Гидрохимия рек СССР. Ч. 3 / под ред. М. И. Львовича. Тр. ГГИ. Л.: Гидрометеиздат. 1949. Вып. 15 (69). 144 с.
- Анищенко О. В., Гладышев М. И., Кравчук Е. С., Калачева Г. С., Грибовская И. В. Оценка антропогенного загрязнения р. Енисей по содержанию металлов в основных компонентах экосистемы на участках, расположенных выше и ниже г. Красноярска // Журн. Сиб. фед. ун-та. Сер. Биология. 2010. Т. 3, № 1. С. 82–98.
- Продукционно-гидробиологические исследования Енисей / А. Д. Приймаченко, Н. Г. Шевелева, Т. Н. Покатилова и др. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1993. 197 с.
- Пырина И. Л. Особенности условий для фотосинтеза в изолированных пробах фитопланктона // Методические вопросы изучения первичной продукции планктона внутренних водоемов. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. 167 с.
- РД 52.24.382-2006. Массовая концентрация фосфатов и полифосфатов в водах. Методика выполнения измерений фотометрическим методом. Федеральная служба по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды. Ростов-на-Дону: Гидрохим. ин-т, 2006. 21 с.
- РД 52.24.380-2006. Массовая концентрация нитратов в водах. Методика выполнения измерений фотометрическим методом с реактивом Грисса после восстановления в кадмиевом редуторе. Федеральная служба по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды. Ростов-на-Дону, 2006. 24 с.
- РД 52.24.486-95. Методические указания. Методика выполнения измерений массовой концентрации аммиака и ионов аммония в водах фотометрическим методом с реактивом Несслера. Росгидромет. Ростов-на-Дону: Гидрохимический институт, 1995. 16 с.
- Сороковикова Л. М., Башенхаева Н. В. Евтрофирование и качество воды Енисей // Водные ресурсы. 2000. Т. 27, № 4. С. 498–503.
- Amon R. M. W., Meon B. The biogeochemistry of dissolved organic matter and nutrients in two large Arctic estuaries and potential implications for our understanding of the Arctic Ocean system // *Marine Chem.* 2004. Vol. 92. P. 311–330.
- Amon R. M. W., Rinehart A. J., Duan S., Louchouart P., Prokushkin A., Guggenberger G., Bauch D., Stedmon C., Raymond P. A., Holmes R. M., McClelland J. W., Peterson B. J., Walker S.A., Zhulidov A. V. Dissolved organic matter sources in large Arctic rivers // *Geochimica et Cosmochimica Acta.* 2012. Vol. 94. P. 217–237.
- Anishchenko O. V., Gladyshev M. I., Kravchuk E. S., Ivanova E. A., Gribovskaya I. V., Sushchik N. N. Seasonal variations of metal concentrations in periphyton and taxonomic composition of the algal community at a Yenisei River littoral site // *Cent. Eur. J. Biol.* 2010. Vol. 5. P. 125–134.
- Aponasenko A. D., Dryukker V. V., Sorokovikova L. M., Shchur L. A. The effect of tributaries on the environmental conditions in the Enisei River // *Water Resour.* 2010. Vol. 37. P. 817–824.
- Cole J. J., Prairie Y. T., Caraco N. F., McDowell W. H., Tranvik L. J., Striegl R. G., Duarte C. M., Kortelainen P., Downing J. A., Middelburg J. J., Melack J. Plumbing the global carbon cycle: integrating inland waters into the terrestrial carbon budget // *Ecosystems.* 2007. Vol. 10. P. 171–184.
- Degermendzhi A. Coexistence of microbial populations and autostabilization of regulating factors in continuous culture: theory and experiments // *Aquat. Ecol.* 2010. Vol. 44. P. 541–560.
- Dittmar T., Kattner G. The biogeochemistry of the river and shelf ecosystem of the Arctic Ocean: a review // *Marine Chem.* 2003. Vol. 83. P. 103–120.
- Edwards T. K., Glysson G. D. Field Methods for Measurement of Fluvial Sediment. U. S. Geological Survey Techniques of Water Resources Investigations, 1999. 89 p.

- Ellis E. E., Richey J. E., Aufdenkampe A. K., Krusche A. V., Quay P. D., Salimon C., da Cunha H. B. Factors controlling water-column respiration in rivers of the central and southwestern Amazon Basin // *Limnol. Oceanogr.* 2012. Vol. 57. P. 527–540.
- Frey K. E., McClelland J. W., Holmes R. M., Smith L. C. Impacts of climate warming and permafrost thaw on the riverine transport of nitrogen and phosphorus to the Kara Sea // *J. Geophys. Res.* 2007. Vol. 112. G04S58. doi:10.1029/2006JG000369.
- Gaevsky N. A., Kolmakov V. I., Anishchenko O. V., Gorbaneva T. B. Using DCMU-fluorescence method for identification of dominating phytoplankton groups // *J. Appl. Phycol.* 2005. Vol. 17. P. 483–494.
- Gaevsky N. A., Kolmakov V. I., Popelnitsky V. A., Gold V. M., Dubovskaya O. P. Evaluation of the effect of light intensity on the measurement of the photosynthetic rate in plankton microalgae by the chlorophyll fluorescence method // *Russ. J. Plant. Physiol.* 2000. Vol. 47. P. 820–825.
- Gebhardt A. C., Gaye-Haake B., Unger D., Lahajnar N., Ittekkot V. Recent particulate organic carbon and total suspended matter fluxes from the Ob and Yenisei Rivers into the Kara Sea (Siberia) // *Marine Geol.* 2004. Vol. 207. P. 225–245.
- Gladyshev M. I., Gribovskaya I. V., Adamovich V. V. Disappearance of phenol in water samples taken from the Yenisei river and the Krasnoyarsk reservoir // *Water Res.* 1993. Vol. 27. P. 1063–1070.
- Gladyshev M. I., Sushchik N. N., Kolmakova A. A., Kalachova G. S., Kravchuk E. S., Ivanova E. A., Makhutova O. N. Seasonal correlations of elemental and w-3 PUFA composition of seston and dominant phytoplankton species in a eutrophic Siberian Reservoir // *Aquat. Ecol.* 2007. Vol. 41. P. 9–23.
- Gladyshev M. I., Anishchenko O. V., Sushchik N. N., Kalacheva G. S., Gribovskaya I. V., Ageev A. V. Influence of Anthropogenic Pollution on Content of Essential Polyunsaturated Fatty Acids in Links of Food Chain of River Ecosystem // *Contemporary Problems of Ecology.* 2012. Vol. 5, N 4. P. 376–385.
- Hessen D. O., Carroll J. L., Kjeldstad B., Korosov A. A., Pettersson L. H., Pozdnyakov D., Sørensen K. Input of organic carbon as determinant of nutrient fluxes, light climate and productivity in the Ob and Yenisey estuaries // *Estuarine, Coastal and Shelf Science.* 2010. Vol. 88. P. 53–62.
- Holmes R. M., McClelland J. W., Peterson B. J., Tank S. E., Bulygina E., Eglinton T. I., Gordeev V. V., Gurtovaya T. Y., Raymond P. A., Repeta D. J., Staples R., Striegl R. G., Zhulidov A. V., Zimov S. A. Seasonal and annual fluxes of nutrients and organic matter from large rivers to the Arctic Ocean and surrounding seas // *Estuaries and Coasts.* 2012. Vol. 35. P. 369–382.
- Holmes R. M., Peterson B. J., Zhulidov A. V., Gordeev V. V., Makkaveev P. N., Stunzhas P. A., Kosmenko L. S., Kohler G. H., Shiklomanov A. I. Nutrient chemistry of the Ob' and Yenisey Rivers, Siberia: results from June 2000 expedition and evaluation of long-term data sets // *Marine Chem.* 2001. Vol. 75. P. 219–227.
- Howarth R. W., Marino R., Garritt R., Sherman D. Ecosystem respiration and organic carbon processing in a large, tidally influenced river: the Hudson River // *Biogeochemistry.* 1992. Vol. 16. P. 83–102.
- Kirk J. T. O. Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. UK: Cambridge University press, 2010. 649 p.
- Kolmakov V. I., Anishchenko O. V., Ivanova E. A., Gladyshev M. I., Sushchik N. N. Estimation of periphytic microalgae gross primary production with DCMU-fluorescence method in Yenisei River (Siberia, Russia) // *J. Appl. Phycol.* 2008. Vol. 20, N 3. P. 289–297.
- Kopylov A. I., Kosolapov D. B., Zabotkina E. A., Romanenko A. V., Maslennikova T. S. Planktonic viruses, heterotrophic bacteria, and nanoflagellates in fresh and coastal marine waters of the Kara Sea Basin (the Arctic) // *Inland Water Biol.* 2012. Vol. 5. P. 241–249.
- Lennon J. T., Pfaff L. E. Source and supply of terrestrial organic matter affects aquatic microbial metabolism // *Aquat. Microb. Ecol.* 2005. Vol. 39. P. 107–119.
- Lobbes J. M., Fitznar H. P., Kattner G. Biogeochemical characteristics of dissolved and particulate organic matter in Russian rivers entering the Arctic Ocean // *Geochimica et Cosmochimica Acta.* 2000. Vol. 64. P. 2973–2983.
- Meon B., Amon R. M. W. Heterotrophic bacterial activity and fluxes of dissolved free amino acids and glucose in the Arctic rivers Ob, Yenisei and the adjacent Kara Sea // *Aquat. Microb. Ecol.* 2004. Vol. 37. P. 121–135.
- Olsson K., Anderson L. G. Input and biogeochemical transformation of dissolved carbon in the Siberian shelf seas // *Continental Shelf Res.* 1997. Vol. 17. P. 819–833.
- Standard methods for examination of water and wastewater / eds. L. Clesceri et al. Washington D. C.: American Public Health Association, 17th edition. 1989. 1268 p.
- Telang S. A., Pocklington R., Naidu A. S., Romankevich E. A., Gitelson I. I., Gladyshev M. I. Carbon and mineral transport in major North American, Russian Arctic, and Siberian Rivers: the St Lawrence, the Mackenzie, the Yukon, the Arctic Alaskan Rivers, the Arctic Basin rivers in the Soviet Union, and the Yenisei // *Biogeochemistry of major world rivers* / eds E. T. Degens, S. Kempe, J. E. Richey. Wiley, Chichester, 1991. P. 75–104.
- Vargas C. A., Arriagada L., Sobarzo M., Contreras P. Y., Saldías G. Bacterial production along a river-to-ocean continuum in central Chile: implications for organic matter cycling // *Aquat. Microb. Ecol.* 2013. Vol. 68. P. 195–213.
- Venkiteswaran J. J., Wassenaar L. I., Schiff S. L. Dynamics of dissolved oxygen isotopic ratios: a transient model to quantify primary production, commu-

- nity respiration, and air–water exchange in aquatic ecosystems // *Oecologia*. 2007. Vol. 153. P. 385–398.
- Ward N. D., Keil R. G., Medeiros P. M., Brito D. C., Cunha A. C., Dittmar T., Yager P. L., Krusche A. V., Richey J. E. Degradation of terrestrially derived macromolecules in the Amazon River // *Nature Geoscience*. 2013. Vol. 6. P. 530–533.
- Wetzel R. G. Gradient-dominated ecosystems: sources and regulatory function of dissolved organic matter in freshwater ecosystems // *Hydrobiologia*. 1992. Vol. 229. P. 181–198.

Component Elements of the Carbon Cycle in the Middle and Lower Yenisei River Ecosystem

A. P. TOLOMEEV¹, O. V. ANISCHENKO¹, E. S. KRAVCHUK¹, O. V. KOLMAKOVA^{1,2},
L. A. GLUSCHENKO², O. N. MAHUTOVA¹, A. A. KOLMAKOVA¹, V. I. KOLMAKOV^{1,2},
M. Yu. TRUSOVA¹, N. N. SUSCHIK^{1,2}, M. I. GLADISCHEV^{1,2}

¹ *Institute of Biophysics SB RAS*
660036, Krasnoyarsk, Akademgorodok

² *Siberian Federal University*
660041, Krasnoyarsk, Svobodniy ave., 79
E-mail: tolomeev@ibp.ru

Integrated studies of middle and lower Yenisei were performed in the summer of 2012. The studies included monitoring of the most important elements and ecological processes associated with the carbon cycle of the river ecosystem (the study area was more than 1800 km). The measurements of production and decomposition processes showed inconsistency of the hypothesis of “neutral tube”, considering the river as a simple drain of carbon from terrestrial ecosystems to the ocean. The Yenisei River is not a pure heterotrophic ecosystem, it has a positive balance of photosynthesis and respiration (above Angara river and in the region of Bolshaya and Malaya Heta rivers). According to the study, the respiration rate of the plankton community of the river primarily depends on the water temperature and the content of inorganic phosphorus, the lack of which in many ecosystems limits the consumption of organic matter by bacterioplankton.

Key words: Yenisei River, the carbon cycle, nutrients, primary production, respiration, phytoplankton, bacterioplankton.