



## ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ ФИТОПЛАНКТОНА НА СЕВЕРО-ВОСТОЧНОМ ШЕЛЬФЕ ОСТРОВА САХАЛИН В ЛЕТНИЙ ПЕРИОД

© 2022 г. П. П. Тищенко

Тихоокеанский океанологический институт имени В. И. Ильичёва ДВО РАН,  
Владивосток, Российская Федерация  
E-mail: [eq15@poi.dvo.ru](mailto:eq15@poi.dvo.ru)

Поступила в редакцию 19.04.2021; после доработки 25.10.2021;  
принята к публикации 26.09.2022; опубликована онлайн 29.11.2022.

Восточный шельф острова Сахалин относится к акваториям с высокой биологической продукцией. Его важная отличительная черта — наличие районов нагула для охотско-корейской популяции серых китов. Цель настоящей работы — определить особенности формирования первичной продукции в данном регионе. Для этого в период с 7 по 9 июля 2016 г. были проведены гидрохимические исследования северо-восточного шельфа острова Сахалин. На каждой станции с поверхностного и придонного горизонтов проводили отбор проб воды с последующими измерениями концентраций хлорофилла *a*, нитратов и фосфатов. Также на каждой станции проводили вертикальное зондирование водной толщи с помощью зондов Sea-Bird SBE 19plus V и Rinko-Profilер, оснащённых датчиками давления, температуры, электропроводности, флуоресценции хлорофилла, растворённого кислорода, мутности и фотосинтетически активной радиации. Датчиками кислорода ARO1-USB Rinko фирмы JFE Advantech Co., Ltd. в условиях *in situ* провели измерения, позволившие рассчитать ассимиляционное число фитопланктона. По результатам исследований определили первичную продукцию фитопланктона в фотическом слое. Для расчёта использовали представление световой кривой в модифицированной модели прямоугольной гиперболы. Синтез первичной продукции происходил наиболее интенсивно в зоне влияния реки Амур, а значения интегральной первичной продукции в фотическом слое вод изменялись от 1,57 до 11,17 г С·м<sup>-2</sup>·сут<sup>-1</sup>. Область распространения модифицированных высокопродуктивных вод реки Амур достигала траверза южной границы залива Пильтун, где была ограничена холодными солёными водами, привнесёнными вихревой структурой из глубинных горизонтов. Доля продукции, затрачиваемой на формирование кормовой базы охотско-корейской популяции серых китов, составила 1,9 % от общей продукции рассматриваемой акватории.

**Ключевые слова:** первичная продукция фитопланктона, река Амур, остров Сахалин, серый кит

Охотское море представляет собой бассейн с высокой биологической продукцией. Общая годовая продукция органического вещества здесь колеблется в пределах 17,85–23,9 млрд тонн сырого веса, из которых первичная продукция составляет 63–78 % (Shuntov et al., 2019). Шельф острова Сахалин относится к основным продукционным зонам Охотского моря. Юго-восточный склон в период с апреля по ноябрь характеризуется среднемесячными значениями первичной продукции фитопланктона (далее — ПП) 0,4–0,6 г С·м<sup>-2</sup>·сут<sup>-1</sup> (Kasai & Hirakawa, 2015). ПП на северо-восточном шельфе в начале августа изменяется от 1 до 4 г С·м<sup>-2</sup>·сут<sup>-1</sup> (Sorokin Yu. & Sorokin P., 2002). В период цветения фитопланктона ПП может достигать 4–6 г С·м<sup>-2</sup>·сут<sup>-1</sup>

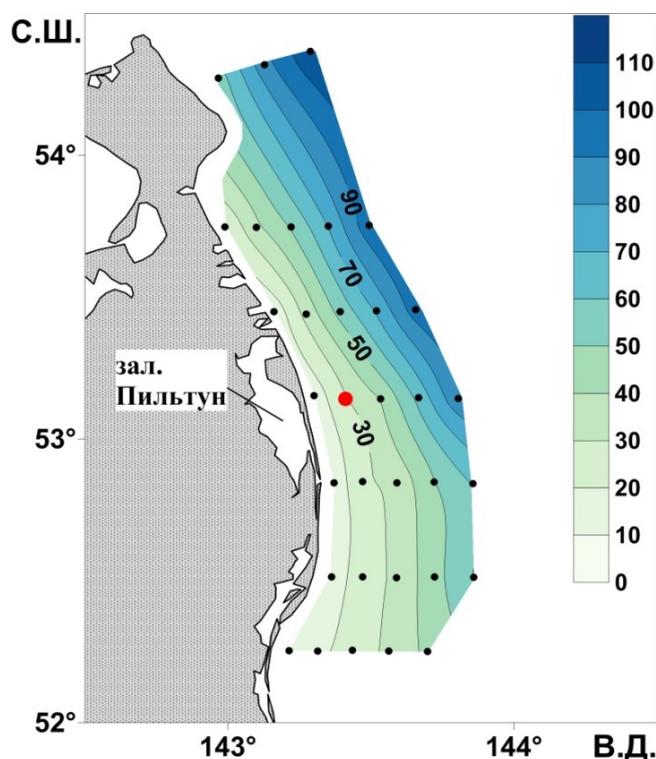
в районе залива Пильтун (Sorokin Yu. & Sorokin P., 1999) и  $1,9 \text{ г С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$  на траверзе южной границы залива Чайво (Isada et al., 2009). Изменения продуктивности вод на восточном шельфе острова Сахалин связаны в основном с объёмом стока реки Амур (Цхай и др., 2015).

Восточный шельф острова Сахалин также интересен тем, что является районом нагула для охотско-корейской популяции серых китов. В середине XX в. она считалась истреблённой, однако впоследствии серых китов стали обнаруживать у берегов острова Сахалин. Сейчас эта популяция занесена в Красный список Международного союза охраны природы.

Вследствие важности изучения такого высокопродуктивного района Мирового океана 7–9 июля 2016 г. были проведены гидрохимические исследования северо-восточного шельфа острова Сахалин с целью определить особенности формирования первичной продукции в данном регионе (Тищенко и др., 2018).

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работы провели в экспедиции на НИС «Профессор Гагаринский» в июле 2016 г. (Тищенко и др., 2018). На восточном склоне Сахалина выполнили 33 станции, расположение которых представлено на рис. 1. На каждой станции проводили вертикальное зондирование водной толщи с помощью зондов Sea-Bird SBE 19plus V и Rinko-Profilер, оснащённых датчиками давления, температуры, электропроводности, флуоресценции хлорофилла, растворённого кислорода, мутности и фотосинтетически активной радиации (далее — ФАР). Также на каждой станции 5-литровыми батометрами Нискина с поверхностного и придонного горизонтов проводили отбор проб воды с последующими измерениями концентраций хлорофилла *a* (далее — Хл), нитратов и фосфатов. Всего было отобрано 66 проб воды для определения каждого параметра.

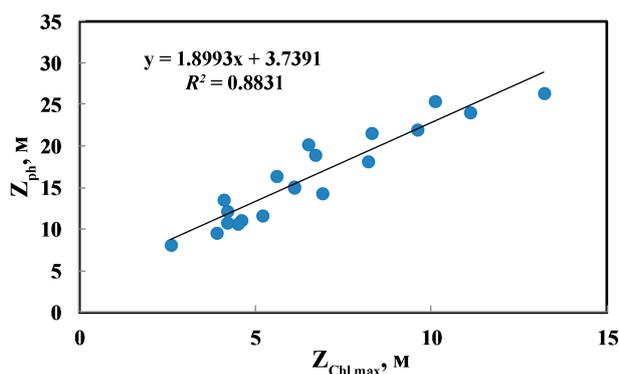


**Рис. 1.** Карта глубин и расположение станций в ходе исследований северо-восточного шельфа острова Сахалин (71-й рейс НИС «Профессор Гагаринский», 7–9 июля 2016 г.). Красным отмечена станция, на которой происходило измерение ассимиляционного числа фитопланктона

**Fig. 1.** Map of depth and location of stations during the study on the northeastern Sakhalin Island shelf (71<sup>st</sup> cruise of the RV “Professor Gagarinsky”, 7–9 July, 2016). The red point denotes the station where the assimilation number for phytoplankton was measured

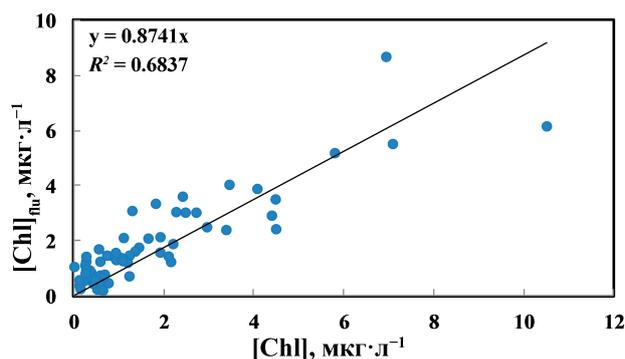
Измерение биогенных элементов проводили в день отбора проб в лаборатории на борту судна. Определение фосфатов выполняли по методу Морфи — Райли в модификации Королёва (восстановителем служила аскорбиновая кислота) (Методы гидрохимических исследований, 1988). Нитраты предварительно восстанавливали до нитритов на кадмиевом редукторе, затем определяли по методу Грисса в модификации Бендшнайдера — Робинсона (Методы гидрохимических исследований, 1988). Концентрацию Хл в пробах воды с учётом поправки на содержание феофитина определяли спектрофотометрическим методом. Пробы воды объёмом около 1,5 л предварительно фильтровали через мембранные фильтры «Владипор МФАС-ОС-3» диаметром 35 мм с диаметром пор 0,8 мкм. Затем фильтры высушивали, растворяли в 5 мл 90%-ного ацетона и помещали в холодильник. Через сутки на спектрофотометре UV-3600 (Shimadzu) проводили измерение оптических плотностей поглощения света экстрактом. Перед измерением феофитина экстракт подкисляли 2–3 каплями приготовленного раствора соляной кислоты в ацетоне. Расчёт концентраций пигментов проводили по формулам Jeffrey и Humphrey (1975) и Lorenzen (1967).

Толщину фотического слоя (далее — ФС) на каждой станции определяли исходя из результатов работы погружного датчика LI-COR QSP-2300L PAR sensor. При зондировании водной толщи получали вертикальные профили ФАР. Нижнюю границу ФС принимали как глубину залегания 1 % ФАР по отношению к показаниям датчика в поверхностном слое вод (1,5–2 м) (Ryther, 1956). Для тёмного времени суток толщину ФС определяли из его зависимости от глубины максимума флуоресценции хлорофилла (рис. 2). При наличии на вертикальных профилях хлорофилла нескольких экстремумов использовали ту глубину залегания, которой соответствовал максимум значений мутности. Для расчёта ПП данные флуоресценции хлорофилла, полученные при зондировании, для каждой станции корректировали отдельно (исходя из лабораторных измерений Хл, проведённых спектрофотометрическим методом). Общий тренд изменения флуоресценции от концентрации хлорофилла показан на рис. 3. На графике представлена флуоресценция хлорофилла, определённая погружным датчиком Seapoint Chlorophyll Fluorometer на глубине отбора проб воды в момент закрытия батометра.



**Рис. 2.** Зависимость глубины фотического слоя,  $Z_{ph}$ , от глубины залегания максимума хлорофилла,  $Z_{ChL_{max}}$ , в ходе исследований на северо-восточном шельфе острова Сахалин

**Fig. 2.** Dependence of the photic layer depth,  $Z_{ph}$ , on chlorophyll maximum depth,  $Z_{ChL_{max}}$ , during the study on the northeastern Sakhalin Island shelf



**Рис. 3.** Зависимость концентрации хлорофилла  $a$ , определённой погружным датчиком Seapoint Chlorophyll Fluorometer,  $[Chl]_{flu}$ , от данных его лабораторных измерений,  $[Chl]$

**Fig. 3.** Dependence of chlorophyll  $a$  concentration measured by a Seapoint Chlorophyll Fluorometer,  $[Chl]_{flu}$ , on the data of its laboratory measurements,  $[Chl]$

Для определения ассимиляционного числа фитопланктона (далее — Ач) пробы воды отбирали в склянки объёмом 1,7 л, к горловинам которых крепили оптические датчики измерения кислорода ARO1-USB Rinko фирмы JFE Advantech Co., Ltd. (их технические характеристики представлены в табл. 1). С помощью датчиков, вывешенных за борт на глубину отбора проб (2 м), в условиях *in situ* в течение 2 ч 40 мин осуществляли непрерывную регистрацию кислорода в светлой и тёмной склянках с интервалом 1 мин при полной остановке НИС. Такой подход позволял проследить временную изменчивость содержания кислорода при инкубации и исключить случайную погрешность, связанную с измерением кислорода в склянках. При этом для определения Ач весь ряд данных аппроксимировали прямой и использовали начальные и конечные значения DO из уравнения аппроксимации для начального и конечного моментов времени экспозиции проб. Было выполнено одно измерение Ач (место указано на рис. 1).

**Таблица 1.** Технические характеристики датчиков кислорода ARO1-USB Rinko

**Table 1.** Technical characteristics of ARO1-USB Rinko dissolved oxygen sensors

Параметр	Растворённый кислород	Температура
Принцип измерения	Фосфоресценция	Термистор
Диапазон измерений	0–200 % от насыщения	–3...+45 °С
Разрешающая способность	0,01–0,04 %	0,001 °С
Точность	±2 % от общей шкалы (при 1 атм, +25 °С)	±0,02 °С (для температур 0...+35 °С)

Поскольку работы проводили в рамках комплексной экспедиции, измерение Ач на каждой станции не предоставлялось возможным. Полученное значение Ач применяли для расчёта ПП во всей исследуемой акватории. Ранее подобное допущение при изучении ПП Охотского моря принимали Ю. И. Сорокин и П. Ю. Сорокин (1999). При проведении измерений угол наклона временной зависимости  $\Delta O_2$  не изменялся; таким образом, величина Ач во время измерений принималась постоянной в течение светового дня. Расчёт ассимиляционного числа проводили по формуле:

$$Aч = \frac{dO_2}{[Chl] \cdot PQ \cdot t}, \quad (1)$$

где  $dO_2 = (O_{lf} - O_{df}) - (O_{l0} - O_{d0})$  — разница между конечной и начальной разностью показаний датчиков в светлой и тёмной склянках, мг·л<sup>-1</sup>;

$O_{l0}$  и  $O_{lf}$  — начальная и конечная концентрация кислорода в светлой склянке, мг·л<sup>-1</sup>;

$O_{d0}$  и  $O_{df}$  — начальная и конечная концентрация кислорода в тёмной склянке, мг·л<sup>-1</sup>;

[Chl] — концентрация хлорофилла *a*, мкг·л<sup>-1</sup>;

PQ — фотосинтетический коэффициент;

t — время экспозиции, ч.

PQ приняли равным 1,42. Это значение соответствует мезотрофным водам при доминировании диатомовых водорослей (Laws, 1991 ; Smith et al., 2012), что характерно для района исследований (Орлова и др., 2004 ; Шевченко и Пономарева, 2013).

В рамках комплексных работ на северо-восточном шельфе Сахалина в 71-м рейсе НИС «Профессор Гагаринский» также выполняли отбор проб воды для определения видового состава фитопланктона (Тищенко и др., 2018). В момент проведения исследований более 90 % от общей численности фитопланктона составляли диатомовые водоросли (личное сообщение Ю. В. Федорца).

На основе данных толщины ФС, концентрации Хл и Ач рассчитывали ПП фитопланктона в фотическом слое. Для этого использовали представление световой кривой в модифицированной модели прямоугольной гиперболы (Звалинский, 2008 ; Звалинский и др., 2006 ;

Тищенко и др., 2017, 2019), которая во многом схожа с моделью фотосинтеза VGPM (Vertically Generalized Production Model) (Behrenfeld & Falkowski, 1997). Ниже приведён вывод уравнения для расчёта интегральной ПП в ФС вод, взятый из (Тищенко и др., 2019).

Формула для расчёта первичной продукции для глубины  $Z$  в пределах ФС имеет следующий вид:

$$P = P^m \frac{1 + I_z/I_k}{2\gamma} \left\{ 1 - \sqrt{1 - \frac{4\gamma I_z/I_k}{(1 + I_z/I_k)^2}} \right\}, \quad (2)$$

где  $P^m$  — скорость фотосинтеза при световом насыщении,  $\text{мг С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ ;

$I_z$  — солнечная радиация на глубине  $Z$ ,  $\text{мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ ;

$I_k$  — световая константа, соответствующая интенсивности света, при которой световая кривая переходит к состоянию насыщения (Talling, 1957), и равная 10 % от падающей на поверхность воды фотосинтетически активной радиации  $I_0$ ,  $\text{мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ ;

$\gamma$  — параметр непрямоугольной гиперболы, равный 0,95 для реальных световых кривых морских водорослей (Звалинский, 2008).

В пределах фотического слоя ( $Z_{\text{ph}}$ ) интенсивность света экспоненциально уменьшается с глубиной (Behrenfeld & Falkowski, 1997 ; Gordon & McCluney, 1975):

$$I_z = I_0 \cdot \exp(-k_d \cdot Z), \quad (3)$$

где  $k_d$  — коэффициент диффузного ослабления света;

$Z$  — глубина, м.

Принимая во внимание то, что на нижней границе ФС (то есть на компенсационной глубине  $Z_c$ ) интенсивность света  $I_c \approx 1$  % ФАР (Ryther, 1956), а также то, что  $I_k = 0,1I_0$ , получим:

$$k_d = \frac{\ln(I_0/I_c)}{Z_c} = \frac{\ln(I_0/0,01I_0)}{Z_c} = 4,6/Z_c, \quad (4)$$

$$I_z/I_k = \frac{I_0 \exp(-k_d Z)}{0,1I_0} = 10 \exp(-4,6Z/Z_c).$$

При численном интегрировании уравнения (2) от поверхностного горизонта, соответствующего световому насыщению, до  $Z_c$  с учётом уравнения (4) получен коэффициент 0,66, который не зависит от толщины ФС при том условии, что глубина места выше глубины ФС. В этом случае уравнение для расчёта интегральной ПП принимает вид:

$$P = 0,66 \cdot Aч \cdot C_{\text{xf}} \cdot T_d, \quad (5)$$

где  $Aч$  — ассимиляционное число фитопланктона в подповерхностном слое,  $\text{мг С} \cdot (\text{мг Хл} \cdot \text{ч})^{-1}$ ;

$C_{\text{xf}}$  — содержание хлорофилла  $a$  в слое фотосинтеза ( $Z_{\text{ph}}$ ),  $\text{мг} \cdot \text{м}^{-2}$ ;

$T_d$  — долгота дня, ч.

Содержание Хл в слое фотосинтеза можно получить численным интегрированием вертикальных профилей хлорофилла, измеренных зондирующей аппаратурой:

$$C_{\text{xf}} = \sum_i [Chl]_{Z_i}, \quad (6)$$

где

$$[Chl]_{Z_i} = (Z_{i+1} - Z_i) \frac{(Chl_{Z_i} + Chl_{Z_{i+1}})}{2}. \quad (7)$$

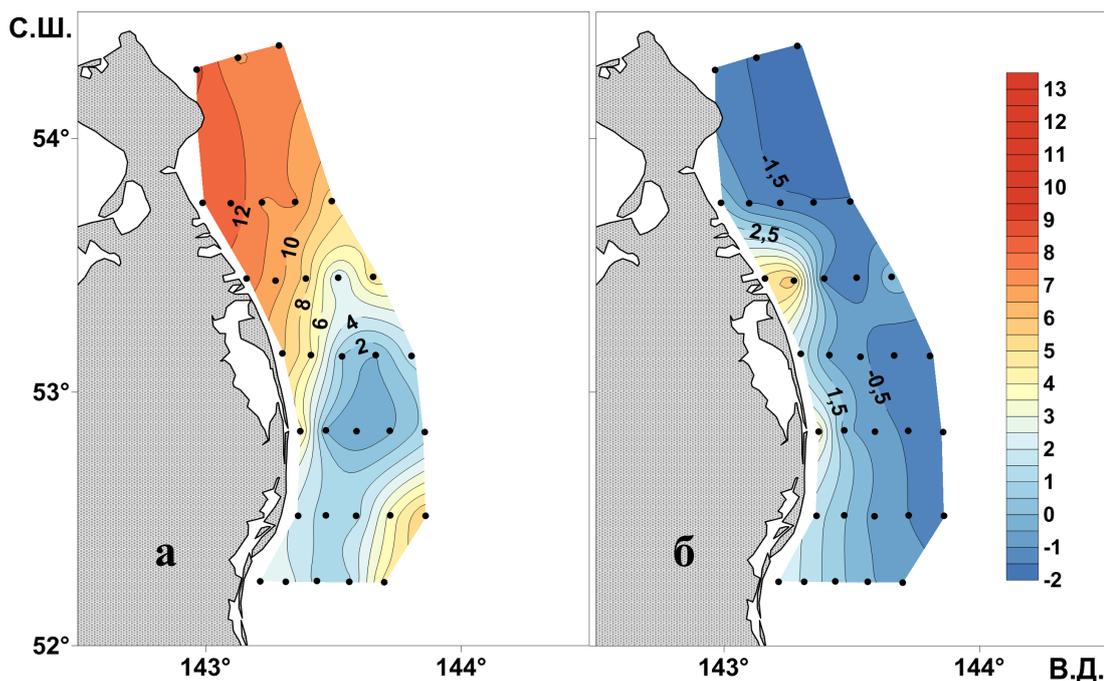
При получении  $C_{\text{xf}}$  использовали шаг интегрирования, равный 10 см. Коэффициент в уравнении (5) близок по значению к тому, который применяют в VGPM (Behrenfeld & Falkowski, 1997) и который составляет 0,66125.

Основное отличие модели, используемой в статье, от классической VGPM заключается в том, что здесь напрямую не учтено фотоингибирование. Однако его косвенно учитывают при измерении  $A_c$ , поскольку период экспозиции светлой и тёмной склянок является достаточно большим. Второе отличие — это описывание световой кривой непрямоугольной гиперболой. Световая кривая приходит к состоянию насыщения при значении, равном 10 % от падающей на поверхность фотосинтетически активной радиации. При таком значении интегрирование уравнения (2) приводит к тому, что величина коэффициента в уравнении (5) составляет 0,66. Предлагаемая модель фотосинтеза показала хорошую согласованность с модифицированной моделью прямоугольной гиперболой, способной описывать фотоингибирование процесса непрямоугольной гиперболой, а также с натурными данными  $\text{CO}_2$ -газообмена в листьях растений на суше (Корсакова и др., 2018).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

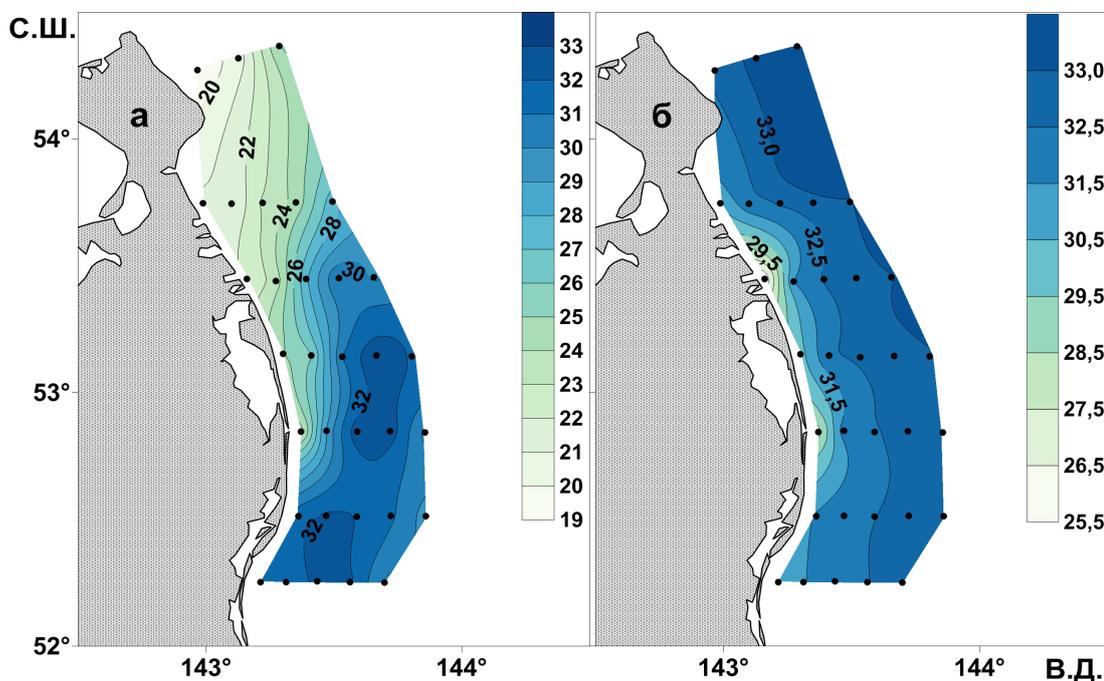
**Гидрологические условия, биогенные вещества и хлорофилл *a*.** Гидрологические условия на северо-восточном склоне Сахалина в июле определяются главным образом стоком реки Амур, который в это время огибает северную оконечность острова, проходит вдоль его северо-восточного побережья на юг и формирует область тёплых распреснённых вод (Рутенко и Соснин, 2014) (рис. 4, 5), а также вызывает бурное цветение фитопланктона (Цхай и др., 2015; Prants et al., 2017). В отдельные годы осенью, при максимальных значениях стока реки Амур, распреснённые воды могут проходить вдоль восточного побережья в южном направлении, достигая залива Анива (Цхай и др., 2015). В данном случае область распространения этих вод ограничена траверзом южной границы залива Пильтун. Существует гипотеза, что в этой области шельфа могут существовать два относительно стабильных вихревых образования, ограничивающих дальнейшее проникновение распреснённых вод в южном направлении (Рутенко и Соснин, 2014).

Во время наших исследований распреснённые тёплые воды реки Амур (+13 °C, практическая солёность (practical salinity, PS) 19) продвигались в южном направлении вдоль шельфа острова Сахалин. Напротив залива Пильтун они сталкивались с ядром холодных солёных вод (+1 °C, PS 32) и формировали гидрологический фронт (рис. 4а, 5а). Придонные воды характеризовались равномерным понижением температуры и увеличением солёности с глубиной (от +8 °C и PS 26 до -1,5 °C и PS 33). В северной части исследуемого полигона происходил подъём холодных солёных вод (+1 °C, PS 32,5) на шельф, ограничивая область распространения тёплых распреснённых вод глубинами до 20 м (рис. 6б, г). Область тёплых распреснённых вод в поверхностном слое характеризовалась низким содержанием нитратов и фосфатов (рис. 7а, 8а) — не более 1 и 0,2 мкмоль·л<sup>-1</sup> соответственно. В ядре холодных солёных вод содержание биогенных веществ существенно возрастало: нитратов — до 11 мкмоль·л<sup>-1</sup>; фосфатов — до 1,4 мкмоль·л<sup>-1</sup>. С ростом глубины происходило увеличение содержания в воде нитратов (до 18 мкмоль·л<sup>-1</sup>) и фосфатов (до 1,6 мкмоль·л<sup>-1</sup>) (рис. 7б, 8б). Распреснённые воды характеризовались повышенной концентрацией Хл — до 12,9 мкг·л<sup>-1</sup> (рис. 9а). В придонном слое вод содержание Хл изменялось от 0,1 до 10,5 мкг·л<sup>-1</sup> (рис. 9б). Наибольшие концентрации в придонном слое отмечены на ближайшей станции, напротив залива Пильтун. В ядре холодных солёных вод содержание составляло порядка 2 мкг·л<sup>-1</sup>; в придонном слое оно снижалось до 1 мкг·л<sup>-1</sup> в северной части исследуемой акватории и сохранялось на уровне 2 мкг·л<sup>-1</sup> в южной её части (рис. 9б).



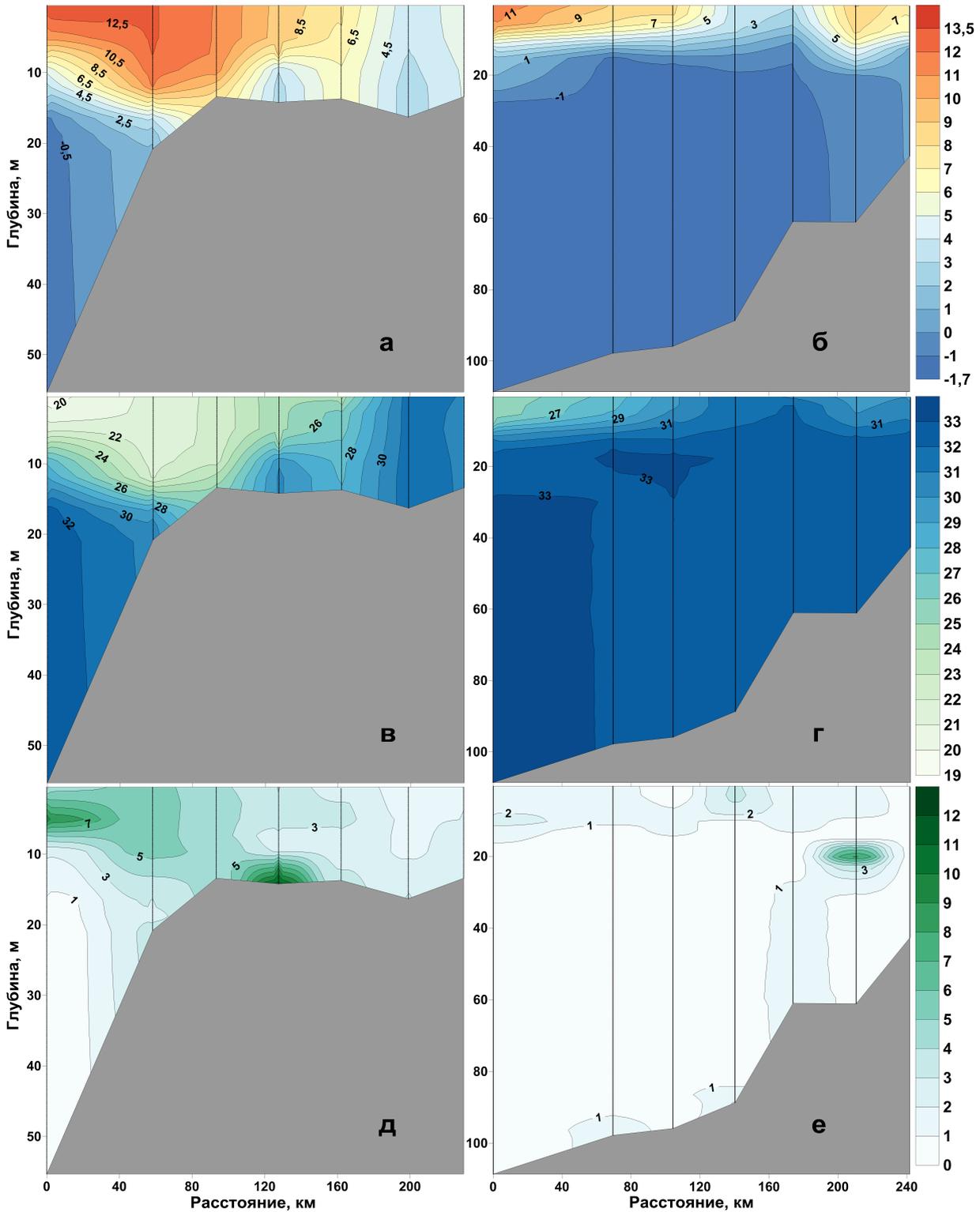
**Рис. 4.** Пространственное распределение температуры воды, °С, на северо-восточном шельфе острова Сахалин: а — поверхностный горизонт; б — придонный горизонт (71-й рейс НИС «Профессор Гагаринский», 7–9 июля 2016 г.)

**Fig. 4.** Spatial distribution of water temperature, °C, on the northeastern Sakhalin Island shelf: a, surface horizon; б, near-bottom horizon (71<sup>st</sup> cruise of the RV “Professor Gagarinsky”, 7–9 July, 2016)



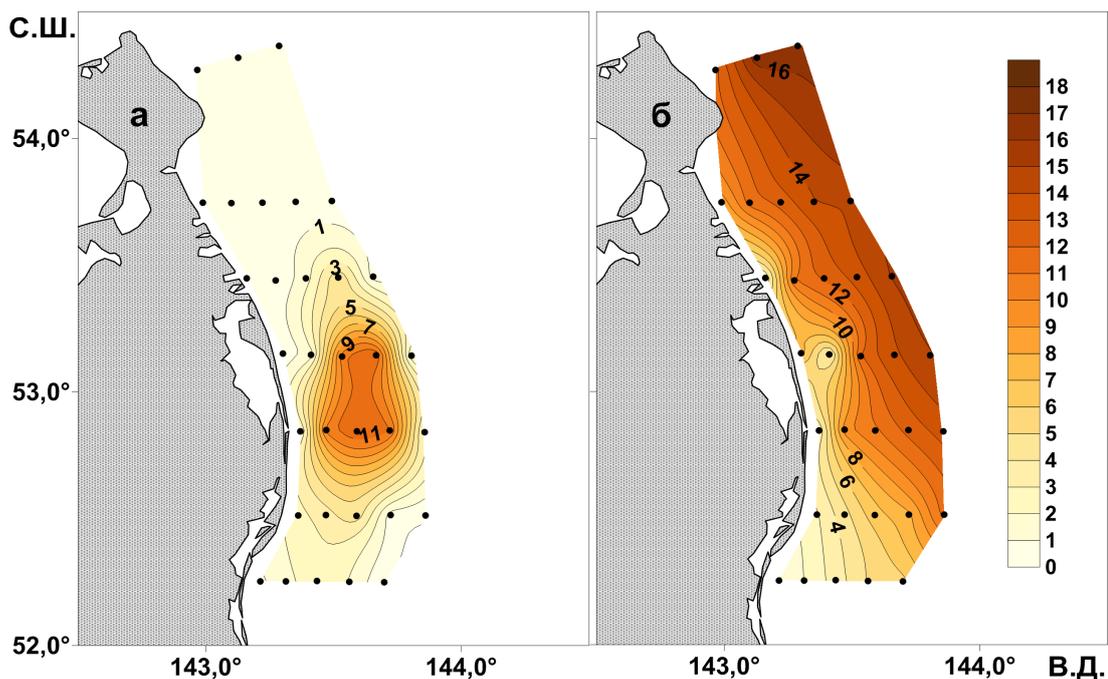
**Рис. 5.** Пространственное распределение практической солёности на северо-восточном шельфе острова Сахалин: а — поверхностный горизонт; б — придонный горизонт (71-й рейс НИС «Профессор Гагаринский», 7–9 июля 2016 г.)

**Fig. 5.** Spatial distribution of practical salinity on the northeastern Sakhalin Island shelf: a, surface horizon; б, near-bottom horizon (71<sup>st</sup> cruise of the RV “Professor Gagarinsky”, 7–9 July, 2016)



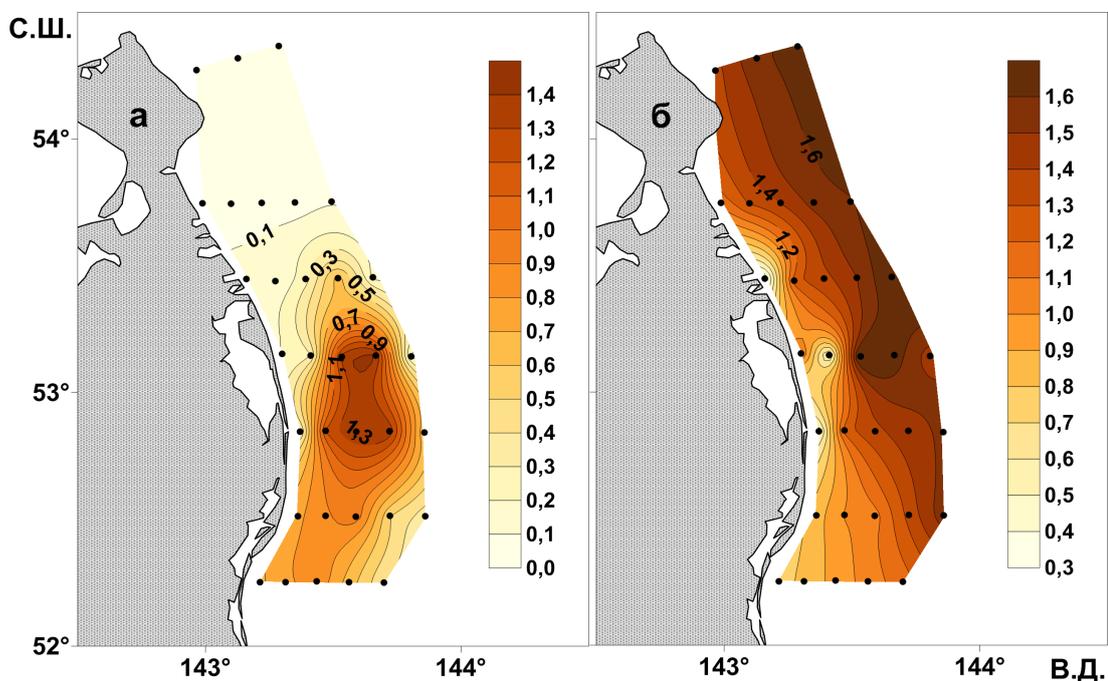
**Рис. 6.** Вертикальное распределение температуры, °С (а, б), практической солёности (в, г) и флуоресценции хлорофилла,  $\mu\text{г}\cdot\text{л}^{-1}$  (д, е), на меридиональных разрезах вдоль северо-восточного шельфа острова Сахалин через ближайшие к берегу станции (а, в, д) и через самые мористые станции (б, г, е) (71-й рейс НИС «Профессор Гагаринский», 7–9 июля 2016 г.). Слева — север

**Fig. 6.** Depth distribution of temperature, °С (а, б), practical salinity (в, г), and chlorophyll fluorescence,  $\mu\text{г}\cdot\text{L}^{-1}$  (д, е), on meridional sections along the northeastern Sakhalin Island shelf through the coastal stations (а, в, д) and the deep-sea stations (б, г, е) (71<sup>st</sup> cruise of the RV “Professor Gagarinsky”, 7–9 July, 2016). North is on the left



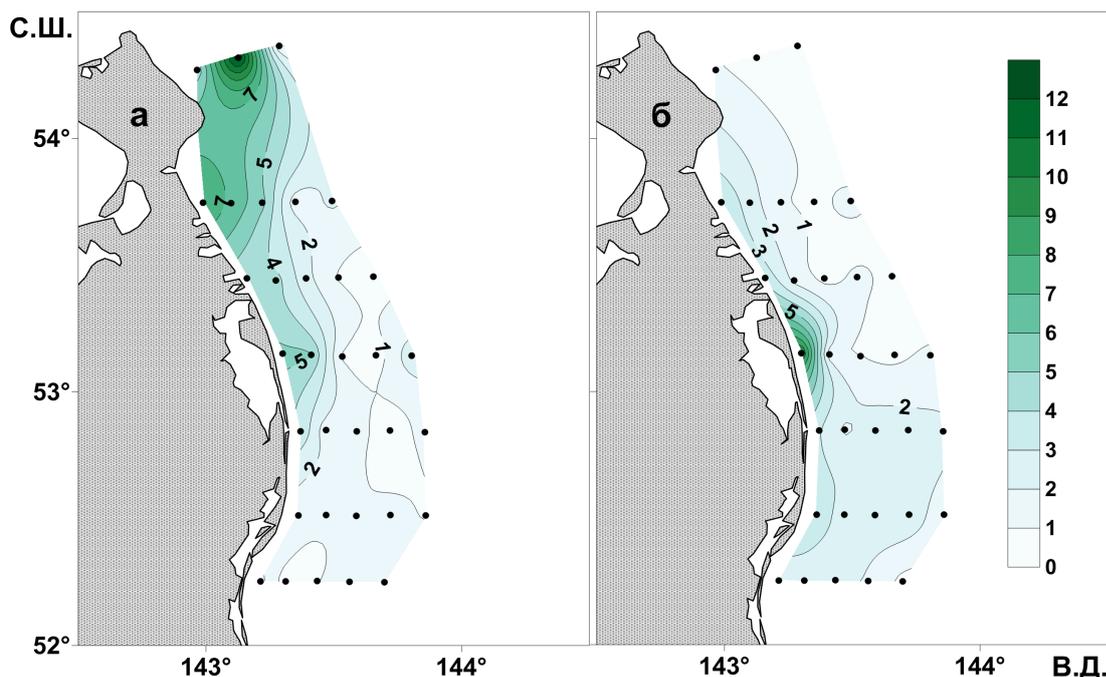
**Рис. 7.** Пространственное распределение нитратов,  $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ , на северо-восточном шельфе острова Сахалин: а — поверхностный горизонт; б — придонный горизонт (71-й рейс НИС «Профессор Гагаринский», 7–9 июля 2016 г.)

**Fig. 7.** Spatial distribution of nitrates,  $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ , on the northeastern Sakhalin Island shelf: a, surface horizon; б, near-bottom horizon (71<sup>st</sup> cruise of the RV “Professor Gagarinsky”, 7–9 July, 2016)



**Рис. 8.** Пространственное распределение фосфатов,  $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ , на северо-восточном шельфе острова Сахалин: а — поверхностный горизонт; б — придонный горизонт (71-й рейс НИС «Профессор Гагаринский», 7–9 июля 2016 г.)

**Fig. 8.** Spatial distribution of phosphates,  $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ , on the northeastern Sakhalin Island shelf: a, surface horizon; б, near-bottom horizon (71<sup>st</sup> cruise of the RV “Professor Gagarinsky”, 7–9 July, 2016)



**Рис. 9.** Пространственное распределение хлорофилла *a*,  $\mu\text{г}\cdot\text{л}^{-1}$ , на северо-восточном шельфе острова Сахалин: а — поверхностный горизонт; б — придонный горизонт (71-й рейс НИС «Профессор Гагаринский», 7–9 июля 2016 г.)

**Fig. 9.** Spatial distribution of chlorophyll *a*,  $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ , on the northeastern Sakhalin Island shelf: a, surface horizon; б, near-bottom horizon (71<sup>st</sup> cruise of the RV “Professor Gagarinsky”, 7–9 July, 2016)

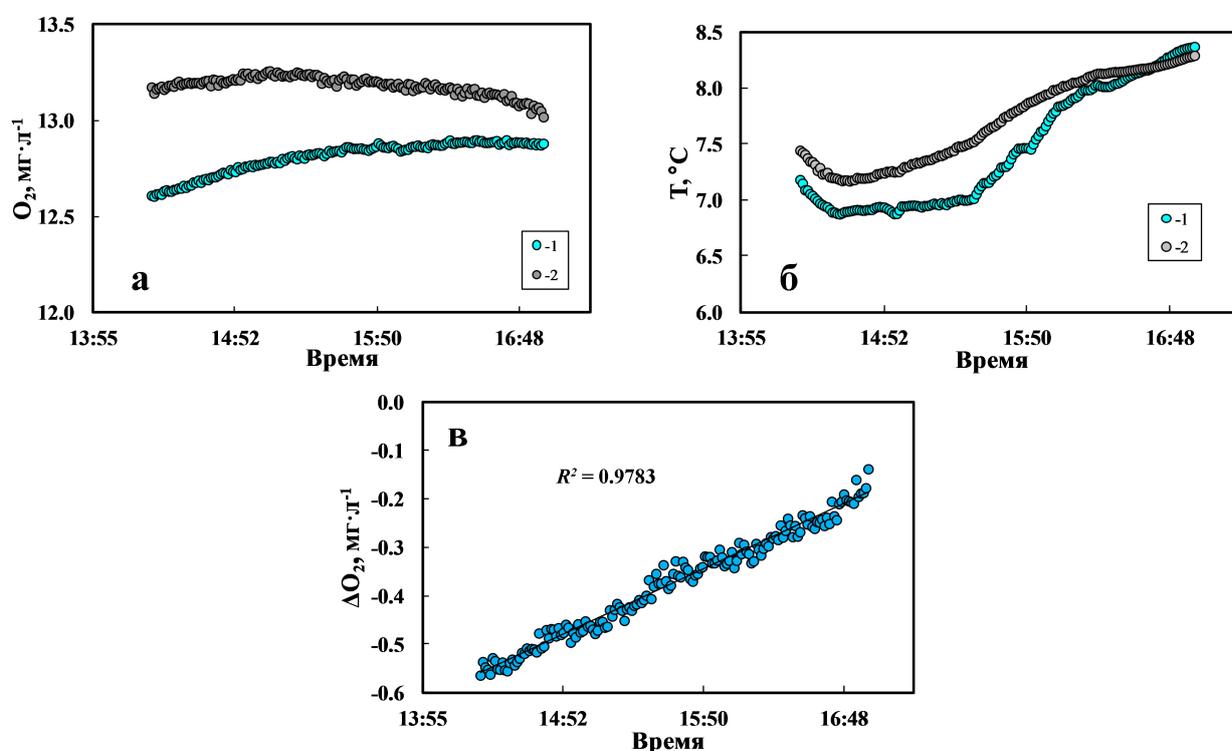
Характер пространственных распределений температуры и солёности в поверхностном слое вод указывает на проникновение в него холодных солёных вод вследствие циркуляции антициклонического типа, что формирует гидрологический фронт вблизи залива Пильтун (рис. 4а, 5а). То, что проникновение этих вод не являлось прямым следствием апвеллинга, видно из пространственных распределений температуры и солёности в придонном слое вод (рис. 4б, 5б), а также заметно на гидрологических разрезах (рис. 6а–г): в пространственном распределении температуры и солёности в южной части исследуемого района не отмечено проникновение холодных солёных придонных вод в северном направлении. Пространственные изменения температуры и солёности были наиболее ярко выражены в поверхностном слое вод. Предположительно, масса холодных солёных вод, препятствующая проникновению распреснённых вод с севера, изначально поднималась на поверхность из нижних горизонтов в юго-восточной части шельфа острова Сахалин, а затем под воздействием антициклонического вихря перемещалась в северном направлении.

Подъём вод из глубинных горизонтов на поверхность вследствие прибрежного апвеллинга (Prants et al., 2017) или действия антициклонического вихря (Рутенко и Соснин, 2014) и последующее их перемещение на север привнесли в поверхностные слои большое количество азота и фосфора: их концентрации сопоставимы со значениями, соответствующими придонным слоям вод (рис. 7, 8). Область распреснённых вод характеризовалась относительно низкими величинами концентрации неорганических соединений азота и фосфора (рис. 7а, 8а). Возможной причиной этого может быть повышенная фотосинтетическая активность фитопланктона в области распреснённых вод. Пространственное распределение Хл в поверхностном слое косвенно подтверждает это предположение (рис. 9): в водах с пониженным содержанием биогенных веществ были зарегистрированы высокие концентрации Хл. В северной части залива, где влияние реки Амур является максимальным, содержание в воде Хл достигало  $12,9 \mu\text{г}\cdot\text{л}^{-1}$ . В районе гидрологического фронта значение снижалось до  $2 \mu\text{г}\cdot\text{л}^{-1}$ . Замечательно, что и в области холодных

солёных вод, где содержание биогенных элементов максимально, концентрации Хл составляли около  $2 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$  (рис. 8а). На основании этого можно предположить низкую фотосинтетическую активность фитопланктона в ядре холодных солёных вод. Вероятно, интенсивное развитие фитопланктона в этих водах могло возникнуть после их прогрева.

Отдельно стоит отметить высокие значения флуоресценции хлорофилла в придонном слое вод, зарегистрированные на одной из прибрежных станций, напротив залива Пильтун. Возможно, здесь происходит осаждение органического вещества на дно, что также можно предположить, исходя из положения изолиний на вертикальном разрезе флуоресценции (рис. 6д).

**Измерения ассимиляционного числа.** На протяжении всего времени экспозиции отмечен рост содержания кислорода в светлой склянке (рис. 10а). Рост проходил нелинейно. Так, в первый час экспозиции скорость роста  $\text{O}_2$  составляла  $0,22 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ , а после она замедлилась до  $0,05 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ . В тёмной склянке в первый час экспозиции также происходил рост содержания  $\text{O}_2$  (со скоростью  $0,15 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ ), но затем концентрация кислорода стала уменьшаться (со скоростью  $-0,11 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ ).



**Рис. 10.** Временная изменчивость концентрации кислорода (а), температуры воды (б) и разницы показаний в тёмной и светлой склянках (в) по результатам работы датчиков ARO1-USB на северо-восточном склоне острова Сахалин 8 июля 2016 г.: ● — светлая склянка; ● — тёмная склянка. На шкале абсцисс указано местное время

**Fig. 10.** Time variability of oxygen concentration (а), water temperature (б), and difference in readings for dark and light bottles (в) for ARO1-USB Rinko dissolved oxygen sensors on the northeastern Sakhalin Island shelf on 8 July, 2016: ● denotes a light bottle; ● denotes a dark bottle. The abscissa shows the local time

При этом разница показаний между светлой и тёмной склянками неуклонно росла со временем. Таким образом, изменения в скоростях уменьшения/увеличения уровня кислорода в пробах подчинялись одним законам и не являлись ошибкой эксперимента. Во время экспозиции температура воды в пробах повысилась на  $1,5 \text{ }^{\circ}\text{C}$  (рис. 10б), причём рост её происходил нелинейно. Между тем изменение разницы показаний кислорода между светлой и тёмной склянками

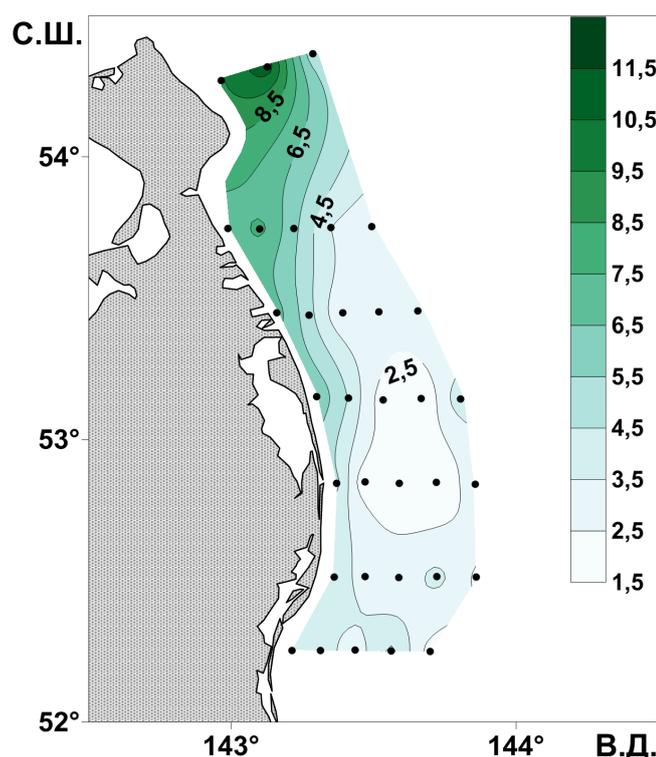
происходило по линейному закону (рис. 10в). На линейном росте величины  $\Delta O_2$  также не отразилось небольшое различие между температурами в пробах (рис. 10б, в), что уже было отмечено ранее (Тищенко и др., 2017). Максимальная разница температур между светлой и тёмной склянками составила 0,508 °С, чему соответствовали наибольшие единичные отклонения  $\Delta O_2$  от линейной аппроксимации, достигающие 0,038 мг·л<sup>-1</sup> при  $\Delta O_2 = 0,369$  мг·л<sup>-1</sup>. Общее время экспозиции составило 2 ч 40 мин. Хотя для расчёта Ач использовали только начальное и конечное значения временной зависимости  $\Delta O_2$ , с целью демонстрации качества полученных данных в статье представлен весь ряд измерений. Содержание хлорофилла в воде перед экспозицией — 3,85 мкг·л<sup>-1</sup>. По результатам эксперимента, полученное значение ассимиляционного числа составило 9,66 мг С·(мг Хл·ч)<sup>-1</sup>. Такая высокая скорость ассимиляции углерода может быть обусловлена повышенным содержанием железа, привнесённого водами реки Амур (Nishioka et al., 2014 ; Shulkin & Zhang, 2014). Теневой рост кислорода, отмеченный в ходе эксперимента, — явление, которое исследователи наблюдают периодически (Чербаджи и Пропп, 2008 ; Ettwig et al., 2012 ; Pamatmat, 1997 ; Pospíšil, 2007). Единого, общепринятого объяснения пока нет. Возможными причинами теневого роста  $O_2$  могут служить разложение перекиси водорода (Чербаджи и Пропп, 2008) и продукция бактерий (Ettwig et al., 2012).

**Первичная продукция фитопланктона.** Значения ПП фитопланктона изменялись от 1,57 до 11,17 г С·м<sup>-2</sup>·сут<sup>-1</sup>. Характер пространственной изменчивости ПП совпадал с таковым пространственного распределения Хл в поверхностном слое вод: наибольшие значения ПП были приурочены к северной части полигона, где влияние реки Амур максимально (рис. 9, 11). По мере продвижения в южном направлении ПП уменьшалась, достигая минимальных значений в юго-восточной части полигона и в области холодных солёных вод. Очевидно, что подобный характер распределения ПП соответствует периоду максимального влияния стока реки Амур, поскольку в августе — сентябре величина продукции фитопланктона на северо-восточном шельфе острова Сахалин составляет порядка 0,7–0,8 г С·м<sup>-2</sup>·сут<sup>-1</sup>. На траверзе южной границы залива Чайво, где влияние стока реки Амур мало, полученные значения ПП соответствуют величинам, характерным для августа — сентября (Isada et al., 2009). Таким образом, цветение фитопланктона на северо-восточном шельфе острова Сахалин находится в сильной зависимости от объёма стока реки Амур, под влиянием которого содержание Хл в зоне цветения может изменяться в четыре раза (Цхай и др., 2015).

Высокая продукция на северо-восточном склоне Сахалина обусловлена, вероятно, стоком реки Амур: он служит источником железа (Nishioka et al., 2014 ; Shulkin & Zhang, 2014), которое играет важную роль в питании фитопланктона на восточном шельфе острова (Kanna et al., 2018 ; Yoshimura et al., 2010). Для ПП железо является основным биогенным элементом: его отсутствие приводит к формированию в фотическом слое в открытом океане акваторий с высокой концентрацией азота и фосфора и с низкой продукцией (Martin & Fitzwater, 1988). Река Амур играет ключевую роль в формировании ПП не только на изучаемом в рамках данной работы северо-восточном склоне острова Сахалин, но и в существенной части акватории Охотского моря и даже в районе Курильских островов (Nishioka et al., 2014). Полученные здесь результаты подчёркивают важность стока реки Амур в формировании ПП.

**Оценка кормовой базы серых китов.** Площадь прибрежной зоны от залива Уркт до средней части залива Чайво с глубинами до 20 м, используемой серыми китами в качестве зоны нагула, составляет около 600 км<sup>2</sup> (Bröker et al., 2020). При среднем значении ПП 6,5 г С·м<sup>-2</sup>·сут<sup>-1</sup> общая продукция фитопланктона в этом районе будет достигать 3900 т С·сут<sup>-1</sup>. Приняв допущение, что содержание углерода составляет 10 % от биомассы фитопланктона, можно заключить, что это соответствует 39 000 т·сут<sup>-1</sup> сырой массы фитопланктона (Menden-Deuer & Lessard, 2000). При условии, что биомасса вторичного звена пищевой цепи в среднем составляет 0,1 от такой первичного звена (Odum, 1971), величина продукции зоопланктона/зообентоса в области

нагула серых китов будет равняться  $3900 \text{ т} \cdot \text{сут}^{-1}$  сырой массы. Среднее значение биомассы, необходимой для суточного питания серого кита, —  $409 \text{ кг} \cdot \text{сут}^{-1}$  (Bröker et al., 2020). Исходя из общих соображений, можно заключить, что прибрежная зона от залива Уркт до залива Чайво может служить зоной нагула для 9500 китов. Такое значение согласуется с историческими данными: охотско-корейская популяция китов ранее была оценена в 1500–10000 голов (Берзин, 1974 ; Yablokov & Bogoslovskaya, 1984). В 2014–2015 гг. охотско-корейская популяция насчитывала 172–186 голов (Bröker et al., 2020 ; Cooke et al., 2015). При численности популяции  $\sim 180$  особей для формирования кормовой базы требуется  $736 \text{ т} \cdot \text{сут}^{-1}$  сырой массы фитопланктона, что составляет 1,9 % от общей продуктивности рассматриваемой акватории.



**Рис. 11.** Пространственное распределение первичной продукции фитопланктона,  $\text{г С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ , на северо-восточном шельфе острова Сахалин (7–9 июля 2016 г.)

**Fig. 11.** Spatial distribution of phytoplankton primary production,  $\text{g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$ , on the northeastern Sakhalin Island shelf (7–9 July, 2016)

**Заключение.** В период исследований было установлено, что формирование первичной продукции фитопланктона наиболее интенсивно происходило в водах, подвергающихся максимальному влиянию стока реки Амур, а также берегового стока. Влияние этих вод распространялось до траверза южной границы залива Пильтун, где было ограничено холодными солёными водами, вышедшими на поверхность южнее исследуемого полигона и привнесёнными сюда вихревой структурой из глубинных горизонтов. Полученное высокое значение ассимиляционного числа фитопланктона характеризует высокую скорость фотосинтеза в данном районе. Первичная продукция в фотическом слое вод в области максимального влияния реки Амур достигала  $11,17 \text{ г С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ . Общая первичная продукция фитопланктона в диапазоне глубин до 20 м, необходимая для формирования кормовой базы серых китов, при численности популяции  $\sim 180$  особей составляет  $736 \text{ т} \cdot \text{сут}^{-1}$  сырой массы фитопланктона, или 1,9 % от общей продуктивности изучаемой акватории.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ (№ 21-55-53015) и программ фундаментальных научных исследований (темы № 121021500052-9 и 121021700346-7).

**Благодарность.** Автор благодарит капитана НИС «Профессор Гагаринский» Эдуарда Александровича Гавайлера, членов экипажа и научный состав за всестороннюю помощь в экспедиционных исследованиях, а также Юлию Владимировну Федорец — за предоставление информации о видовом составе фитопланктона в районе исследований во время проведения экспедиционных работ.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Берзин А. А. Актуальные проблемы изучения китообразных (на примере китообразных Тихого океана) // *Зоология позвоночных*. Москва : ВИНТИ, 1974. С. 159–189. (Итоги науки и техники ; т. 6). [Berzin A. A. Aktual'nye problemy izucheniya kitoobraznykh (na primere kitoobraznykh Tikhogo okeana). In: *Zoologiya bespozvonochnykh*. Moscow : VINITI, 1974, pp. 159–189. (Itogi nauki i tekhniki ; vol. 6). (in Russ.)]
2. Звалинский В. И. Количественное описание морских экосистем. I. Общие подходы // *Известия ТИНРО*. 2008. Т. 152. С. 132–153. [Zvalinsky V. I. Quantitative description of marine ecosystems. I. General approach. *Izvestiya TINRO*, 2008, vol. 152, pp. 132–153. (in Russ.)]
3. Звалинский В. И., Лобанов В. Б., Захарков С. П., Тищенко П. Я. Хлорофилл, замедленная флуоресценция и первичная продукция северо-западной части Японского моря осенью 2000 г. // *Океанология*. 2006. Т. 46, вып. 1. С. 27–37. [Zvalinskii V. I., Lobanov V. B., Zakharkov S. P., Tishchenko P. Ya. Chlorophyll, delayed fluorescence, and primary production in the northwestern part of the Sea of Japan. *Oceanology*, 2006, vol. 46, iss. 1, pp. 27–37. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.1134/S0001437006010048>
4. Корсакова С. П., Ильницкий О. А., Плугатарь Ю. В. Сравнение моделей световых кривых фотосинтеза на примере вечнозелёных видов растений // *Наука Юга России*. 2018. Т. 14, № 3. С. 88–100. [Korsakova S. P., Ilnitsky O. A., Plugatar Yu. V. Comparison of photosynthetic light-response curves models by the example of evergreen plant species. *Nauka Yuga Rossii [Science in the South Russia]*, 2018, vol. 14, no. 3, pp. 88–100. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.7868/S25000640180310>
5. *Методы гидрохимических исследований основных биогенных элементов*. Москва : ВНИРО, 1988. 120 с. [*Metody gidrokhimicheskikh issledovaniy osnovnykh biogennykh elementov*. Moscow : VNIRO, 1988, 120 p. (in Russ.)]
6. Орлова Т. Ю., Селина М. С., Стоник И. В. Видовой состав микроводорослей планктона охотоморского побережья о. Сахалин // *Биология моря*. 2004. Т. 30, № 2. С. 96–104. [Orlova T. Yu., Selina M. S., Stonik I. V. Species composition of planktonic microalgae of coastal waters of Sakhalin Island, Sea of Okhotsk. *Biologiya morya*, 2004, vol. 30, no. 2, pp. 96–104. (in Russ.)]
7. Рутенко А. Н., Соснин В. А. Гидродинамические процессы на шельфе о. Сахалин в прибрежном Пильтунском районе кормления серых китов и их связь с атмосферной циркуляцией // *Метеорология и гидрология*. 2014. № 5. С. 74–93. [Rutenko A. N., Sosnin V. A. Hydrodynamic processes on the Sakhalin shelf in the coastal Piltun area of the grey whale feeding and their correlation with atmospheric circulation. *Meteorologiya i gidrologiya*, 2014, no. 5, pp. 74–93. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.3103/S1068373914050070>
8. Тищенко П. П., Тищенко П. Я., Звалинский В. И., Семкин П. Ю. Первичная продукция Амурского залива (Японское море) в летний сезон 2008 года // *Биология моря*. 2017. Т. 43, № 3. С. 195–202. [Tishchenko P. P., Tishchenko P. Ya., Zvalinsky V. I., Semkin P. Yu. The primary production of Amursky Bay (Sea of Japan) in the summer of 2008. *Biologiya morya*, 2017, vol. 43, no. 3, pp. 195–202. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.1134/S1063074017030117>
9. Тищенко П. Я., Лобанов В. Б., Шулькин В. М., Мельников В. В., Цой И. Б., Семкин П. Ю., Тищенко П. П., Баннов В. А., Белоус О. В., Васильева Л. Е., Еловская О. А., Саглаев С. Г., Федорец Ю. В. Комплексные исследования прибрежных акваторий Японского и Охотского морей, находящихся

- под влиянием речного стока (71-й рейс научно-исследовательского судна «Профессор Гагаринский») // *Океанология*. 2018. Т. 58, вып. 2. С. 340–342. [Tishchenko P. Ya., Lobanov V. B., Shulkin V. M., Melnikov V. V., Tsoi I. B., Semkin P. Yu., Tishchenko P. P., Bannov V. A., Belous O. V., Vasileva L. E., Elovskaya O. A., Sagalaev S. G., Fedorets Yu. V. Comprehensive research of the coastal water area of the Sea of Japan and Sea of Okhotsk under the influence of river runoff (Cruise 71 of the RV “Professor Gagarinskii”). *Oceanology*, 2018, vol. 58, iss. 2, pp. 340–342. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.1134/S0001437018010150>
10. Тищенко П. П., Тищенко П. Я., Еловская О. А., Звалинский В. И., Федорец Ю. В. Условия формирования первичной продукции фитопланктона в заливе Восток (Японское море) весной 2016 г. // *Известия ТИНРО*. 2019. Т. 198. С. 164–185. [Tishchenko P. P., Tishchenko P. Ya., Elovskaya O. A., Zvalinsky V. I., Fedorets Yu. V. Conditions for primary production of phytoplankton in the Vostok Bay (Japan Sea) in spring 2016. *Izvestiya TINRO*, 2019, vol. 198, pp. 164–185. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2019-198-164-185>
11. Цхай Ж. Р., Шевченко Г. В., Частиков В. Н. Аномальное влияние стока реки Амур на гидрологические условия шельфа о. Сахалин в период паводка 2013 года // *Геодинамические процессы и природные катастрофы. Опыт Невтегорска* : всероссийская научная конференция с международным участием, 26–30 мая 2015 г., Южно-Сахалинск, Россия : сборник материалов : [в 2 т.]. Владивосток : Дальнаука, 2015. Т. 1. С. 386–389. [Tskhay Zh. R., Shevchenko G. V., Chastikov V. N. Anomal'noe vliyanie stoka reki Amur na gidrologicheskie usloviya shel'fa o. Sakhalin v period pavodka 2013 goda. In: *Geodynamic Processes and Natural Hazards. Lessons of Neftegorsk* : vserossiiskaya nauchnaya konferentsiya s mezhdunarodnym uchastiem, 26–30 May, 2015, Yuzhno-Sakhalinsk, Russia : sbornik materialov : [in 2 vols]. Vladivostok : Dal'nauka, 2015, vol. 1, pp. 386–389. (in Russ.)]
12. Чербаджи И. И., Пропп Л. Н. Фотосинтез и дыхание сообщества глубоководного перифитона (банка Маклсфилд, Южно-Китайское море) // *Биология моря*. 2008. Т. 34, № 5. С. 351–358. [Cherbadgy I. I., Propp L. N. Photosynthesis and respiration of a deep-water periphyton community (Macclisfield Bank, South China Sea). *Biologiya morya*, 2008, vol. 34, no. 5, pp. 351–358. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.1134/S1063074008050064>
13. Шевченко О. Г., Пономарева А. А. Фитопланктон северо-восточного побережья о-ва Сахалин в августе – сентябре 2010 г. // *Научные труды Дальрыбвтуза*. 2013. Т. 29. С. 31–40. [Shevchenko O. G., Ponomareva A. A. Phytoplankton on the north-eastern coast of Sakhalin Island in August–September 2010. *Nauchnye trudy Dal'rybvтуza*, 2013, vol. 29, pp. 31–40. (in Russ.)]
14. Behrenfeld M. J., Falkowski P. G. A consumer's guide to phytoplankton primary production models. *Limnology and Oceanography*, 1997, vol. 42, iss. 7, pp. 1479–1491. <https://doi.org/10.4319/lo.1997.42.7.1479>
15. Bröker K. C. A., Gailey G., Tyurneva O. Yu., Yakovlev Yu. M., Sychenko O., Dupont J. M., Vertyankin V. V., Shevtsov E., Drozdov K. A. Site-fidelity and spatial movements of western North Pacific gray whales on their summer range off Sakhalin, Russia. *PLoS ONE*, 2020, vol. 15, iss. 8, art. no. e0236649 (27 p.). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0236649>
16. Cooke J., Weller D., Bradford A., Sychenko O., Burdin A., Lang A. Updated population assessment of the Sakhalin gray whale aggregation based on the Russia–US photoidentification study at Piltun, Sakhalin, 1994–2014. *Western Gray Whale Advisory Panel Doc. GWAP/16/17* : 16<sup>th</sup> meeting, Moscow, 22–24 Nov., 2015. [Moscow, 2015], 11 p.
17. Ettwig K. F., Speth D. R., Reimann J., Wu M. L., Jetten M. S., Keltjens J. T. Bacterial oxygen production in the dark. *Frontiers in Microbiology*, 2012, vol. 3, art. no. 273 (8 p.). <https://doi.org/10.3389/fmicb.2012.00273>
18. Gordon H. R., McCluney W. R. Estimation of the depth of sunlight penetration in the sea for remote sensing. *Applied Optics*, 1975, vol. 14, iss. 2, pp. 413–416. <https://doi.org/10.1364/AO.14.000413>
19. Isada T., Suzuki K., Liu H., Nishioka J., Nakatsuka T. Primary productivity and photosynthetic features of phytoplankton in the Sea of Okhotsk during late summer. In: *Proceedings of the Fourth Workshop on the Okhotsk Sea and Adjacent*

- Areas* / M. Kashiwai, G. A. Kantakov (Eds). Sidney, B. C., Canada : PICES, 2009, pp. 72–75. (PICES Scientific Report ; no. 36).
20. Jeffrey S. W., Humphrey G. F. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls *a*, *b*, *c*<sub>1</sub> and *c*<sub>2</sub> in higher plants, algae and natural phytoplankton. *Biochemie und Physiologie der Pflanzen*, 1975, vol. 167, iss. 2, pp. 191–194. [https://doi.org/10.1016/S0015-3796\(17\)30778-3](https://doi.org/10.1016/S0015-3796(17)30778-3)
  21. Kanna N., Sibano Yu., Toyota T., Nishioka J. Winter iron supply processes fueling spring phytoplankton growth in a subpolar marginal sea, the Sea of Okhotsk: Importance of sea ice and the East Sakhalin Current. *Marine Chemistry*, 2018, vol. 206, pp. 109–120. <https://doi.org/10.1016/j.marchem.2018.08.006>
  22. Kasai H., Hirakawa K. Seasonal changes of primary production in the southwestern Okhotsk Sea off Hokkaido, Japan during the ice-free period. *Plankton and Benthos Research*, 2015, vol. 10, iss. 4, pp. 178–186. <https://doi.org/10.3800/pbr.10.178>
  23. Laws E. A. Photosynthetic quotients, new production and net community production in the open ocean. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 1991, vol. 38, iss. 1, pp. 143–167. [https://doi.org/10.1016/0198-0149\(91\)90059-O](https://doi.org/10.1016/0198-0149(91)90059-O)
  24. Menden-Deuer S., Lessard E. J. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton. *Limnology and Oceanography*, 2000, vol. 45, iss. 3, pp. 569–579. <https://doi.org/10.4319/lo.2000.45.3.0569>
  25. Lorenzen C. J. Determination of chlorophyll and pheo-pigments: Spectrophotometric equations. *Limnology and Oceanography*, 1967, vol. 12, iss. 2, pp. 343–346. <https://doi.org/10.4319/lo.1967.12.2.0343>
  26. Martin J. H., Fitzwater S. E. Iron deficiency limits phytoplankton growth in the north-east Pacific subarctic. *Nature*, 1988, vol. 331, pp. 341–343. <https://doi.org/10.1038/331341a0>
  27. Nishioka J., Nakatsuka T., Ono K., Volkov Yu. N., Scherbinin A., Shiraiwa T. Quantitative evaluation of iron transport processes in the Sea of Okhotsk. *Progress in Oceanography*, 2014, vol. 126, pp. 180–193. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2014.04.011>
  28. Odum E. P. *Fundamentals of Ecology*. 3<sup>rd</sup> edition. Philadelphia, PA : W. B. Saunders Company, 1971, 574 p.
  29. Pamatmat M. M. Non-photosynthetic oxygen production and non-respiratory oxygen uptake in the dark: A theory of oxygen dynamics in plankton communities. *Marine Biology*, 1997, vol. 129, pp. 735–746. <https://doi.org/10.1007/s002270050216>
  30. Pospíšil P., Šnyrychová I., Nauš J. Dark production of reactive oxygen species in photosystem II membrane particles at elevated temperature: EPR spin-trapping study. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Bioenergetics*, 2007, vol. 1767, iss. 6, pp. 854–859. <https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2007.02.011>
  31. Prants S. V., Andreev A. G., Uleysky M. Yu., Budyansky M. V. Mesoscale circulation along the Sakhalin Island eastern coast. *Ocean Dynamics*, 2017, vol. 67, pp. 345–356. <https://doi.org/10.1007/s10236-017-1031-x>
  32. Ryther J. H. The measurement of primary production. *Limnology and Oceanography*, 1956, vol. 1, iss. 2, pp. 72–84. <https://doi.org/10.4319/lo.1956.1.2.0072>
  33. Smith L. M., Silver C. M., Oviatt C. A. Quantifying variation in water column photosynthetic quotient with changing field conditions in Narragansett Bay, RI, USA. *Journal of Plankton Research*, 2012, vol. 34, iss. 5, pp. 437–442. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbs011>
  34. Sorokin Yu. I., Sorokin P. Yu. Production in the Sea of Okhotsk. *Journal of Plankton Research*, 1999, vol. 21, iss. 2, pp. 201–230. <https://doi.org/10.1093/plankt/21.2.201>
  35. Sorokin Yu. I., Sorokin P. Yu. Microplankton and primary production in the Sea of Okhotsk in summer 1994. *Journal of Plankton Research*, 2002, vol. 24, iss. 5, pp. 453–470. <https://doi.org/10.1093/plankt/24.5.453>
  36. Shulkin V., Zhang J. Trace metals in estuaries in the Russian Far East and China: Case studies from the Amur River and the Changjiang. *Science of the Total Environment*, 2014, vol. 499, pp. 196–211. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2014.08.015>
  37. Shuntov V. P., Ivanov O. A., Dulepova E. P. Biological resources in the Sea of Okhotsk Large Marine Ecosystem: Their status and commercial use. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies*

- in *Oceanography*, 2019, vol. 163, pp. 33–45. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2019.01.006>
38. Talling J. F. Photosynthetic characteristics of some freshwater plankton diatoms in relation to underwater radiation. *New Phytologist*, 1957, vol. 56, iss. 1, pp. 29–50. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1957.tb07447.x>
39. Yablokov A. V., Bogoslovskaya L. S. 20 – A review of Russian research on the biology and commercial whaling of the gray whale. In: *The Gray Whale: Eschrichtius robustus* / M. L. Jones, S. I. Swartz, S. Leatherwood (Eds). Orlando, FL : Academic Press, 1984, pp. 465–485. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-092372-7.50026-1>
40. Yoshimura T., Nishiona J., Nakatsuka T. Iron nutritional status of the phytoplankton assemblage in the Okhotsk Sea during summer. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 2010, vol. 57, iss. 11, pp. 1454–1464. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2010.08.003>

## PHYTOPLANKTON PRIMARY PRODUCTION ON THE NORTHEASTERN SAKHALIN ISLAND SHELF IN SUMMER

P. P. Tishchenko

V. I. Il'ichev Pacific Oceanological Institute FEB RAS, Vladivostok, Russian Federation

E-mail: [eq15@poi.dvo.ru](mailto:eq15@poi.dvo.ru)

The eastern Sakhalin Island shelf is the area of high biological production. Its key peculiarity is the presence of a feeding area for the Okhotsk–Korean population of gray whales. We aimed at determining the features of the formation of primary production in this area; thereby, on 7–9 July, 2016, hydrochemical studies on the northeastern Sakhalin Island shelf were carried out. At each station, water was sampled from surface and near-bottom layers; then, concentrations of chlorophyll *a*, nitrates, and phosphates were measured. Moreover, at each station, depth profiling was conducted by a Sea-Bird SBE 19plus and a Rinko-Profilier. Those profilers were equipped with sensors for pressure, temperature, electrical conductivity, chlorophyll fluorescence, dissolved oxygen, turbidity, and photosynthetically active radiation. Assimilation number for phytoplankton was measured *in situ* by ARO1-USB Rinko dissolved oxygen sensors (JFE Advantech Co., Ltd.). Phytoplankton primary production in the photic layer was determined by the light model based on the representation of the photosynthetic light-response curve in the modified model of the non-rectangular hyperbola. Most intensively, the primary production occurred in the area affected by the Amur River. In the photic layer, the values of integral primary production varied within 1.57–11.17 g C·m<sup>-2</sup>·day<sup>-1</sup>. The distribution area of the modified highly productive water of the Amur River reached the traverse of the southern boundary of the Piltun Bay; there, it was limited by cold salty water which had risen due to the eddy structure from deeper horizons. The ratio of the production spent on the food supply formation for the Okhotsk–Korean population of gray whales was 1.9 % of the total production of the studied water area.

**Keywords:** phytoplankton primary production, Amur River, Sakhalin Island, gray whale