

УДК 581.132:574.583

РАЗМЕРНАЯ СТРУКТУРА ПЕРВИЧНЫХ ПРОДУЦЕНТОВ В МАРГИНАЛЬНОЙ ЛЕДОВОЙ ЗОНЕ МОРЕЙ ЕВРОПЕЙСКОЙ АРКТИКИ В ЛЕТНИЙ ПЕРИОД

© 2023 г. Е. А. Кудрявцева^{1,*}, М. Д. Кравчишина¹, Л. А. Паутова¹, И. И. Русанов², В. А. Силкин¹,
Д. И. Глуховец¹, Н. И. Торгунова¹, О. П. Нецветаева¹, Н. В. Политова¹,
А. А. Кловиткин¹, А. С. Саввичев²

Представлено академиком РАН Л.И. Лобковским 29.08.2022 г.

Поступило 29.08.2022 г.

После доработки 20.09.2022 г.

Принято к публикации 22.09.2022 г.

Обсуждаются первичная продукция (ПП) и концентрация хлорофилла “а” (хл “а”) в морях Европейской Арктики летом 2020–2021 гг., где продолжающееся потепление климата и усиление “атлантификации” ускоряют таяние морского льда. Максимальные величины интегральной ПП и суммарного содержания хл “а” наблюдались в маргинальной ледовой зоне (МЛЗ) Баренцева моря при ослабленной стратификации водного столба и достигали $1109 \text{ мгС м}^{-2} \text{ день}^{-1}$ и 118 мг м^{-2} . Вблизи кромки ледяного покрова в котловине Нансена основная часть ПП формировалась в верхнем квазиоднородном слое и не превышала $469 \text{ мгС м}^{-2} \text{ день}^{-1}$, концентрация хл “а” достигала 56 мг м^{-2} . Как правило, ранние и поздние стадии цветения фитопланктона в МЛЗ характеризовались ведущей ролью пикофитопланктона в фиксации углерода. Доминирование крупных центрических диатомей, микрофитопланктона, на стадии пика цветения в 2020 г. установлено в МЛЗ в условиях плотного ледяного покрова котловины Нансена. Подобное явление ранее наблюдалось только в арктических шельфовых морях и не фиксировалось в высокоширотных бассейнах Северного Ледовитого океана. При разреженном ледяном покрове котловины Нансена в 2021 г. основными первичными продуцентами были пико- и нанофитопланктон. Низкая изменчивость ассимиляционных чисел ($1.7 \pm 0.3 \text{ мгС мг хл “а”}^{-1} \text{ ч}^{-1}$) на всех стадиях цветения косвенно свидетельствует об акклиматизации разных видов фитопланктона к меняющимся условиям среды. Подтверждается экологическая гибкость первично-продукционного звена экосистем МЛЗ в исследованных морях Европейской Арктики в период климатических изменений.

Ключевые слова: первичная продукция, хлорофилл “а”, ассимиляционное число, размерные группы фитопланктона, диатомовые, гаптофитовые, маргинальная ледовая зона, Баренцево море, котловина Нансена, Гренландское море, Норвежское море

DOI: 10.31857/S2686739722601788, EDN: GDTRFS

ВВЕДЕНИЕ

В Северном Ледовитом океане (СЛО) в последние два десятилетия наблюдается сокращение площади и толщины ледяного покрова в летний период [2]. Практически для всех морей СЛО выявлены положительные тренды первичной продукции (ПП), регистрируемой со спутника.

Пусковым фактором цветения фитопланктона в высокой Арктике служит увеличение высоты

солнца весной. Превышение пороговых значений фотосинтетически активной радиации (ФАР) под оптически прозрачными однолетними льдами вызывает локальные повышения биомассы фитопланктона, которые отмечаются вплоть до 86°с.ш. [6]. Здесь скорость роста фитопланктона увеличивается с февраля (71°с.ш. , море Баффина) и достигает максимума в апреле–мае под сплоченным ледяным покровом, т.е. за два месяца до начала его таяния и разрушения.

В Европейской Арктике весеннее цветение фитопланктона наблюдается в период разрушения сезонного льда. Цветение развивается в маргинальной ледовой зоне (МЛЗ) в результате поступления талой воды в верхний квазиоднородный слой (ВКС) и увеличения устойчивости водного столба, приводящего к накоплению био-

¹Институт океанологии им. П.П. Ширшова
Российской академии наук, Москва, Россия

²Институт микробиологии им. С.Н. Виноградского,
Федеральный исследовательский центр биотехнологий
Российской академии наук, Москва, Россия

*E-mail: kudryavtzeva@rambler.ru

массы фитопланктона. Очевидно, цветение фитопланктона в летний период является продолжением весеннего цветения, начинающегося под ледяным покровом в линзах опресненной воды [5].

Высокая пространственная неоднородность гидрофизических характеристик МЛЗ приводит к перераспределению условий освещения (дрейфующие поля льда), биомассы и концентраций биогенных элементов под влиянием спорадических событий (смешивание, вихри и др.). Поэтому временное развитие цветения не происходит по плавной кривой (начало, пик, спад) в пределах МЛЗ, а характеризуется пространственной пятнистостью [10]. В этой зоне могут одновременно наблюдаться все стадии сезонной сукцессии фитопланктона [18].

При содержании льда >10% сигнал спутникового сканера цвета океана сильно искажается, поэтому даже на расстоянии до 20 км от кромки льда концентрация хл “а” не может быть надежно отражена, что повышает актуальность изучения ПП *in situ* в пределах МЛЗ.

Цветения фитопланктона с разным составом доминирующих видов оставляют разный биогеохимический “след” в водной толще и оказывают влияние на потоки элементов и функционирование экосистемы. Подход, основанный на оценках вкладов фитопланктона разного размера в биомассу и ПП, позволяет охарактеризовать пищевую сеть, скорость фиксации углерода и объемы экспорта вещества в глубь океана. В частности, преобладание пикофитопланктона (ПФ, <2 мкм) и нанофитопланктона (НФ, 2–20 мкм) свидетельствует о регенерации вещества через микробную пищевую сеть и его аккумуляции в эвфотическом слое вследствие медленного погружения мелких клеток. Доминирование микрофитопланктона (МФ, >20 мкм), напротив, говорит о высокой скорости седиментации недавно связанного углерода на дно. Согласно Фальковскому и соавт. [8], при улучшении условий освещения в конце зимы в морях с выраженными сезонными явлениями, либо вследствие импульса биогенных элементов в эвфотический слой, экосистема приходит в возмущенное состояние, что обуславливает вспышку развития МФ. После исчерпания запаса биогенных элементов экосистема возвращается в сбалансированное состояние, в котором преобладает регенерированная ПП за счет ПФ и НФ.

В Евразийской Арктике в ответ на общесистемные сдвиги в среде и усиление влияния промежуточной воды атлантического происхождения (АВ) на продуктивный слой, отмечающиеся с 1990-х гг. [2], в составе весеннего цветения конкурируют популяции диатомовых и гаптофитовых водорослей [13, 14]. Среди гаптофитовых доминирует *Phaeocystis pouchetti*, обитающий в виде подвижных одиночных клеток 5 мкм и колоний

клеток до 2 мм. Успешное развитие этого вида может быть связано адаптацией к быстропотекающим изменениям режима освещения среди полей дрейфующих льдов, низкими концентрациями биогенных элементов, слабой стратификацией [5, 12]. Региональные диатомеи относятся к фракции МФ и, наоборот, чувствительны сокращению площади и толщины ледяного покрова и к концентрации растворенного кремния [13]. Показано [9], что концентрация кремния может снижаться вследствие усиления влияния вод атлантического происхождения. Группу ПФ составляют эндемичные арктические пикоэукариоты, а также пикоцианобактерии, ассоциированные с АВ [12].

Данные по оценке ПП и вклада различных размерных групп фитопланктона в водах МЛЗ высоких широт крайне ограничены, а значение этих исследований в условиях “атлантификации” Евразийского бассейна крайне важно для понимания изменений цикла углерода в современном океане. Целью нашей работы было исследование вклада разных размерных групп фитопланктона в ПП и концентрацию хл “а” во время летнего цветения в МЛЗ морей Европейской Арктики в периоды с высокой и низкой плотностью ледяного покрова, а также анализ связей размерной структуры первичных продуцентов с условиями среды.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал был получен в 80- и 84-м рейсах нис “Академик Мстислав Келдыш” в августе 2020 и 2021 г. соответственно [3, 4]. Пробы воды отобраны в МЛЗ Баренцева моря (ст. 7092, 7097, 7100), котловины Нансена (ст. 6860, 7075, 7078), Гренландского моря (ст. 7054), а также в районах с отсутствием сезонного ледяного покрова в Норвежском море (ст. 6838) и на юге Баренцева моря (ст. 6871) (рис. 1). ПП измеряли радиоуглеродным методом при естественном освещении в условиях *in situ* (ст. 6860) или имитации условий *in situ*. На каждой станции пробы были отобраны с 5–7 горизонтов. Концентрацию хл “а” определяли флуориметрическим методом [11] с подкислением и экстрагированием в 90%-м ацетоне на флуориметре Trilogy 1.1 (“Turner Designs”). Для этого пробы воды 0.5–1 л фильтровали через фильтры GF/F (“Whatman”) под вакуумом ≤200 мБар. Для выделения групп фитопланктона (<2, 2–10 и >10 мкм) в пробах ПП и хл “а” пробы фильтровались через мембранные фильтры “Milipor” с размером пор 2 и 10 мкм.

РЕЗУЛЬТАТЫ. УСЛОВИЯ СРЕДЫ В МЛЗ

По осредненным данным спутниковых радиолокаторов с синтезированной апертурой Sentinel-1A/B для августа 2020 и 2021 г. состояние морского льда

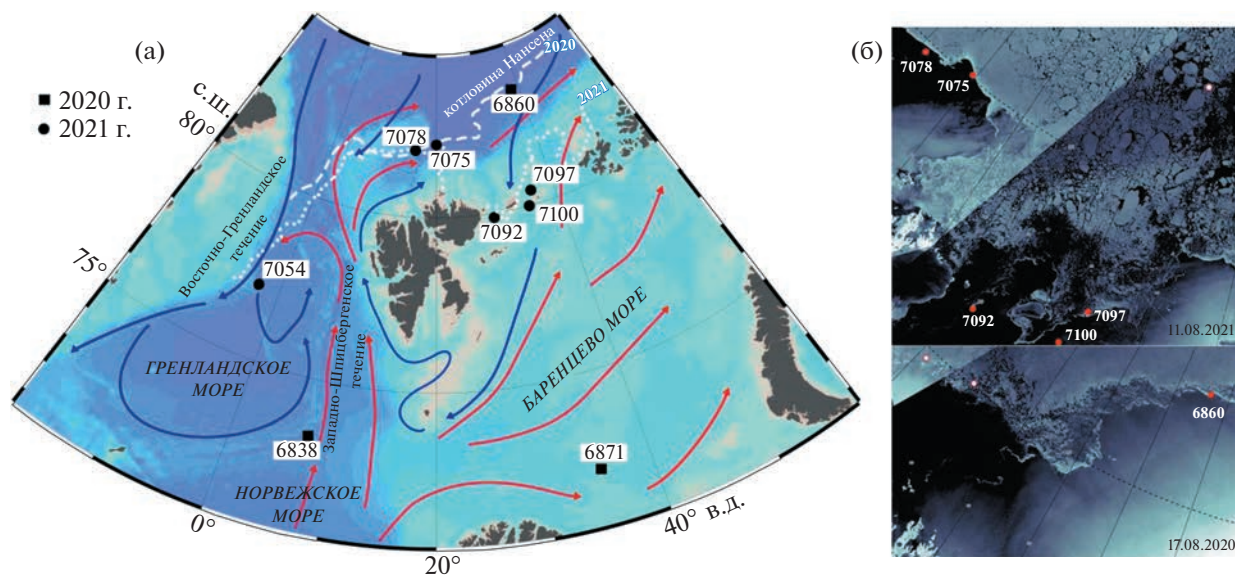


Рис. 1. Карта станций и схема течений в изучаемом регионе (А). Фрагменты квазисинхронных РЛИ Sentinel-1A/B за 17 августа 2020 г. и 11 августа 2021 г. (Б). Пунктирными линиями (А) показана граница МЛЗ (штрихи — 2020 г., точки — 2021 г.).

в МЛЗ изучаемого региона существенно различалось. Изученные станции располагались в полях мелкобитого льда, дрейфующего в юго-западном направлении, в северной части Баренцева моря, а также на расстоянии не более 1–2 км от кромки со сплоченностью льда ~80% в котловине Нансена. Условия в пределах МЛЗ котловины Нансена были разными: в 2020 г. происходило таяние льда и смещение кромки компактного ледяного покрова в северном направлении у ст. 6860; в 2021 г. сохранялось квазистационарное положение кромки компактного ледяного покрова у ст. 7075, 7078, а в целом котловина не была покрыта плотным ледяным покровом. В Гренландском море ст. 7054 находилась в 10 км от кромки ледяных полей.

Уровень ФАР составлял от 8–18 до 18–24 моль квантов $\text{м}^{-2} \text{день}^{-1}$ в пределах МЛЗ и на станциях с отсутствием сезонного ледяного покрова соответственно. Глубина ВКС в МЛЗ изменялась от 1–4 м в котловине Нансена и в Гренландском море и до 7–11 м в Баренцевом море и достигала 15–16 м на станциях, удаленных от МЛЗ в Норвежском и Баренцевом море. Отличительной особенностью станций, выполненных в МЛЗ котловины Нансена и Гренландского моря, были высокие концентрации растворенного кремния ($>2 \mu\text{M}$), что указывает на отсутствие интенсивного роста диатомовых.

По величине истощения биогенных элементов условия на ст. 7075 соответствовали ранней стадии цветения из-за повышенной концентрации растворенного азота нитратов ($2.96 \mu\text{M}$). Среди остальных станций, выполненных в МЛЗ, условия на трех из них (ст. 6860, 7078, 7092) соответ-

ствовали стадии пика цветения ввиду высоких значений ПП в ВКС и галоклине, а на других трех (ст. 7054, 7097, 7100) — спаду цветения вследствие наличия подповерхностного максимума концентрации хл “а” (ПХМ) и ПП в нитраклине на глубине от 25 до 40 м у границы эвфотической зоны. Условия в районах с отсутствием сезонного ледяного покрова соответствовали разным этапам второго сезонного цветения фитопланктона: пика цветения с высокой ПП (ст. 6838) и завершения цветения с крайне низкой величиной ПП (ст. 6871).

БИОМАССА ФИТОПЛАНКТОНА

Видом, формирующим прикормочное цветение в котловине Нансена в 2020 г., была крупноклеточная пелагическая диатомовая водоросль *Porosira glacialis* [4]. В МЛЗ Баренцева моря в МФ ($>10 \mu\text{m}$) доминировали центрические диатомеи *Thalassiosira* spp. Вклад МФ в концентрацию хл “а” в районах цветения диатомовых превышал 70%.

На станциях с относительно высокими концентрациями растворенного кремния в эвфотическом слое МЛЗ значительный вклад в биомассу вносил ПФ: 61% концентрации хл “а”. Вклад клеток НФ и МФ в концентрацию хл “а” составлял примерно по 25%. Среди МФ наиболее многочисленной была *Rhizosolenia hebetata*, центрическая диатомовая, обитающая в симбиозе с diazotrophic цианобактериями. Клетки *Thalassiosira* spp., чувствительной концентрациям азота и железа, встречались только на ранней стадии цветения в котловине Нансена.

В ВКС МЛЗ в МФ доминировали динофлагелляты: гетеротрофные в Гренландском море; в кот-

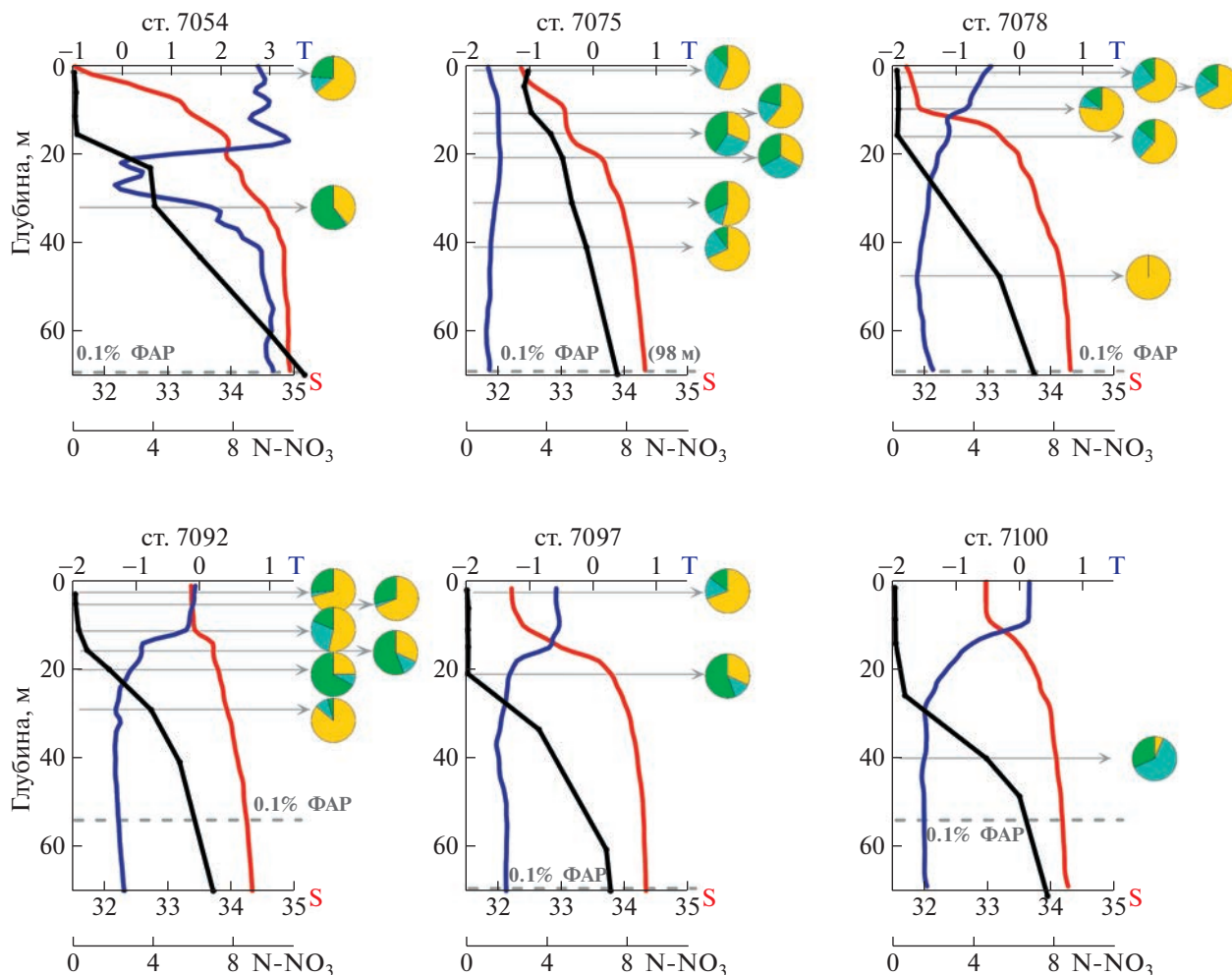


Рис. 2. Вертикальное распределение температуры (T , °C — синяя линия), солёности (S , psu — красная линия) воды и растворенного азота нитратов ($N-NO_3$, μM — черная линия) на станциях наблюдений. Вклад размерных групп фитопланктона в ПП на отдельных горизонтах показан на циклограммах: желтый — ПФ (<2 мкм), голубой — НФ (2–10 мкм), зеленый — МФ (>10 мкм). Горизонтальная пунктирная линия — глубина 0.1% уровня ФАР.

ловине Нансена и Баренцевом море, опознанные до родов *Gymnodinium* и *Gyrodinium*, которые могли относиться к автотрофам, фаготрофам, иметь пластиды мизоцитотического происхождения.

На юге Баренцева моря в области скопления высокой биомассы *Emiliania huxleyi* вклад НФ в концентрацию хл “а” составлял 65%. В Норвежском море, где отмечалось мультивидовое разнообразие фитопланктона, характерное для благоприятных условий вегетации, вклад размерных групп фитопланктона сильно варьировал по глубине эвфотической зоны. В суммарном содержании хл “а” в эвфотическом слое ($\Sigma\text{хл “а”}$) преобладал вклад двух размерных групп: НФ (39%) и ПФ (47%).

Абсолютные концентрации хл “а” в изученном регионе различались в 6 раз. Наибольшее $\Sigma\text{хл “а”}$ достигалось в трое Орли (ст. 7092, 118 мг м^{-2}), а также отмечалось на других станциях на севере Баренцева моря и в котловине Нансена, где доминировал диатомовый МФ (до 69 мг м^{-2}). По-

давливающая доля $\Sigma\text{хл “а”}$ формировалась за счет высокой концентрации хл “а” в ПХМ (до 13.1 мг м^{-3}) вблизи границы эвфотической зоны.

На станциях с преобладанием ПФ и НФ наблюдалась сравнительно низкая $\Sigma\text{хл “а”}$: от 19–29 до 17–21 мг м^{-2} в МЛЗ и в районах с отсутствием сезонного ледяного покрова. В МЛЗ этих станций ПХМ (до 2.4 мг м^{-3}) был менее выражен по сравнению со станциями цветения группы МФ. В Гренландском море ПХМ располагался в АВ, вследствие чего вклад 78% концентрации хл “а” вносила группа МФ, представленная динофлагеллятами и гаптофитовыми водорослями.

ПП ФИТОПЛАНКТОНА

При разной размерной структуре и видовом составе фитопланктона в 2020 и 2021 г. в котловине Нансена наблюдались близкие величины интегральной ПП (ИПП) на стадии пика цветения:

462 и 469 мгС м⁻² день⁻¹ соответственно. На станциях спада цветения в Баренцевом море величины ПП составляли 276–442 мгС м⁻² день⁻¹, а в Гренландском море, где богатые биогенными элементами воды АВ напрямую взаимодействовали с арктической водной массой, достигали 618 мгС м⁻² день⁻¹. На станции пика цветения в троге Орли с ослабленной стратификацией водного столба (ст. 7092) ИПП (1109 мгС м⁻² день⁻¹) превышала значения ПП в котловине Нансена в 2 раза.

На всех станциях в МЛЗ, кроме станций у кромки компактного льда в котловине Нансена, ПП характеризовалась бимодальным типом вертикального распределения в эвфотической зоне с хорошо или слабо выраженными максимумами: 1) в пределах ВКС от 8 до 117 мгС м⁻³ день⁻¹ и 2) в ПХМ на границе нитраклина от 9 до 31 мгС м⁻³ день⁻¹. В ВКС на долю ПФ приходилось 64% ПП, а в ПХМ на долю МФ, приходилось 54% ПП. Наличие двух максимумов ПП в эвфотической зоне свидетельствовало о благоприятных условиях для вегетации как светолюбивого, так и тенелюбивого фитопланктона: 1) достаточное количество нитратов для обитающих в режиме низкой освещенности диатомовых; 2) регенерированная продукция ПФ в относительно теплом освещенном слое ВКС. Последнее подтверждается положительными связями ПП-группы ПФ с температурой воды ($R^2 = 0.53$) и уровнем ФАР ($R^2 = 0.31$), а также отрицательными связями с концентрацией минерального фосфора ($R^2 = 0.36$) и растворенного кремния ($R^2 = 0.32$).

В Норвежском море ИПП (1002 мгС м⁻² день⁻¹) в 20 раз превышала ПП в районе цветения *E. huxleyi* (45 мгС м⁻² день⁻¹), где запас биогенных элементов в стратифицированной водной толще полностью истощался ($N-NO_3^-$ 0 мМ, $P-PO_4^{3-}$ 0.06 мМ). На стадии после цветения на всех глубинах в эвфотическом слое преобладала ПП группы ПФ (61%). На стадии пика цветения в Норвежском море вклад ПФ в ПП убывал с глубиной от 60% в ВКС до 11% на границе эвфотической зоны.

АССИМИЛЯЦИОННОЕ ЧИСЛО (АЧ)

Адаптация фитопланктона к концентрациям биогенных элементов и условиям среды объясняет небольшую изменчивость АЧ, наблюдаемых в МЛЗ (1.7 ± 0.3 мгС мг хл“а”⁻¹ ч⁻¹). АЧ изменялись относительно фазы цветения: на ранней стадии АЧ составляло 1.4 мгС мг⁻¹ хл“а” ч⁻¹, а во время пика и на поздних стадиях цветения достигало 1.5–2.1 мгС мг хл“а”⁻¹ ч⁻¹. Это было отражением увеличения регенерированной ПП по мере таяния льда. Так, АЧ группы ПФ возрастала от 1.2 мгС мг хл“а”⁻¹ ч⁻¹ на ранней стадии до 2.1 мгС

мг хл“а”⁻¹ день⁻¹ на стадии пика цветения в котловине Нансена и до 12.8 мгС мг хл“а”⁻¹ ч⁻¹ на станции пика цветения в троге Орли. Напротив, АЧ группы МФ снижались от 1.6 мгС мг хл“а”⁻¹ ч⁻¹ на ранней стадии до 0.5 мгС мг хл“а”⁻¹ ч⁻¹ на стадиях пика цветения в соответствии с возрастающим дефицитом биогенных элементов по мере развития цветения. В южных районах изученного региона высокое АЧ наблюдалось в период максимальной активности экосистемы в Норвежском море (8.7 мгС мг⁻¹ хл“а” ч⁻¹), а низкое АЧ (0.3 мгС мг⁻¹ хл“а” ч⁻¹) в южной части Баренцева моря в период прекращения роста *E. huxleyi*.

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные данные близки к данным литературы для северо-западной части Баренцева моря и котловины Нансена, за исключением оценок Σ хл “а”, которые оказались ниже [10]. В других исследованиях [13, 14] приводятся значения Σ хл “а” < 200 мг м⁻², ближе к нашим данным.

Доля “крупного” фитопланктона в Σ хл “а” и в величине ИПП в МЛЗ достигает, соответственно, 85 и 81% в море Баффина (>5 мкм) и 82 и 92% в Карском море (>20 мкм) [1, 16]. Доминирование группы МФ во время весеннего цветения обусловлено высокими скоростями роста диатомовых водорослей, за счет чего они вытесняют другие клетки, а в отдельных случаях сезонными событиями, приводящими к раннему прорастанию цист динофлагеллят под тающими льдами в мелководных эстуариях арктических и бореальных морей [16].

На севере Баренцева моря и в котловине Нансена в начале 2000-х гг. доля группы МФ в Σ хл “а” достигала 81%, а в ИПП – 69% на стадии пика цветения [10]. Однако вклад этой размерной группы заметно варьировал при разных гидрофизических условиях. Полученные нами оценки вкладов группы МФ в Σ хл “а” на станциях цветения диатомовых в МЛЗ соответствовали данным литературы. Установлена значимая обратная зависимость между концентрациями хл“а” группы МФ и растворенного кремния ($R^2 = 0.48$), что можно рассматривать как опосредованную характеристику цветения диатомовых в МЛЗ. В отличие от результатов предшествующих исследований, вклад группы МФ в ИПП в МЛЗ не превышал 34%.

В котловине Нансена в 2021 г. по величине ПП и биомассе хл “а” преобладал ПФ. Мелкие клетки характеризуются низким отношением площади поверхности клетки к ее объему и повышенным внутриклеточным содержанием азота, что выгодно в условиях дефицита питательных веществ [17]. Однако на ранней стадии цветения рост фитопланктона не лимитировался основными био-

генными элементами. Тогда чем обусловлено доминирование ПФ в арктической водной массе в котловине Нансена? Мы полагаем, что это был переменный режим освещения в условиях ослабленной ледовитости и интенсивного перемешивания, о которых свидетельствуют либо полное отсутствие, либо глубокое положение ПХМ. Известно, что высокой эффективности фотосинтеза ПФ при низких уровнях ФАР способствует большая поглощающая способность света единицей хл “а” в клетке и особый пигментный состав ПФ [15]. В сложившихся условиях рост МФ, диатомей открытой воды, активно развивавшихся в соседних районах Баренцева моря, мог одновременно ограничиваться низким содержанием железа и азота в арктической водной массе. Полученные результаты свидетельствуют о преобладании микробной пищевой сети и низких величинах экспортной продукции в котловине Нансена в августе 2021 г., в отличие от 2020 г., когда наблюдалась типичная обстановка цветения диатомовых вблизи кромки компактного однолетнего льда в нетипичном районе высокоширотной Арктики [4].

Динамичные оптические и физические условия среды благоприятны для развития *P. pouchetii* [5, 12], который преобладал при 0.5% уровне ФАР на хорошо перемешанной станции в трое Орли. Гаптофитовые виды часто миксотрофны и доминируют в составе микробной пищевой сети. Жизнеспособные клетки *P. pouchetii* находили ранее в условиях полярной ночи [12]. Значительный вклад нанофлагеллят в биомассу фитопланктона в Баренцевом море отмечался многими исследователями [7]. Сниженные и, в целом, близкие концентрации хл “а” группы НФ в пределах МЛЗ (0.2 мг м^{-3}) могут свидетельствовать о большой доле гетеротрофов в нанопланктоне и объяснять низкие биомассы и высокий уровень ПП группы ПФ. В пользу этого факта можно интерпретировать положительные связи: ПП и хл “а” группы НФ с концентрацией аммонийного азота ($R^2 = 0.37$ и $R^2 = 0.64$); концентрации хл “а” НФ с концентрацией минерального фосфора ($R^2 = 0.37$) и концентрации хл “а” группы ПФ и группы НФ между собой ($R^2 = 0.62$).

Сосуществование классической и микробной пищевых сетей ранее было обнаружено в Конгсфьорде архипелага Шпицберген [12]. В районах восточнее архипелага складываются схожие условия [10]. Здесь МЛЗ является зоной высокой биогеохимической активности всех микробных процессов, как на подошве льда, так и в верхних слоях подледной воды [19]. В августе 2021 г. при сниженной ледовитости наблюдалось своеобразное расселение пищевых сетей по этажам: ПФ и микробная пищевая сеть были активны среди полей дрейфующего льда в освещенном и относи-

тельно теплом, обедненном биогенными элементами, слое талой воды, тогда как компоненты классической пищевой сети вегетировали у границы эвфотической зоны и соответствовали глубине нитраклина.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Дана оценка продукционных параметров фитопланктона во время летнего цветения в МЛЗ, где спутниковые алгоритмы расчета концентрации хл “а” не позволяют получать адекватные данные. В 2020 г. вблизи кромки плотного ледяного покрова котловины Нансена доминировали центрические диатомеи с размером клеток 35–40 мкм. В 2021 г. в области разреженного ледяного покрова котловины Нансена преобладал мелкоклеточный фитопланктон, представленный группами НФ и ПФ. Несмотря на 2-кратную разницу $\Sigma \text{хл “а”}$ у кромки льда в августе 2020 и 2021 г., ПП на стадии пика цветения фитопланктона соответствовала уровню $450\text{--}500 \text{ мгС м}^{-2} \text{ день}^{-1}$. Полученные данные являются свидетельством экологической гибкости пелагических экосистем Европейской Арктики в эпоху глобальных климатических изменений, позволяющей поддерживать ПП на максимальном уровне. Однако вследствие адаптации сообщества первичных продуцентов к изменениям условий среды, происходит трансформация цикла связанного фитопланктоном углерода, последствия которой еще слабо изучены. Ледяной покров служит одним из важнейших факторов переключения режима ПП от доминирования МФ к преобладанию ПФ и перехода из возмущенного состояния в сбалансированное состояние под влиянием стратификации водного столба и условий освещенности.

ИСТОЧНИКИ ФИНАНСИРОВАНИЯ

Исследования выполнялись в рамках госзадания ИО РАН (№ FMWE-2021-0006). Изучение продукционных характеристик фитопланктона проводилось при финансовой поддержке РФФИ (№ 19-05-50090). Радиоизотопные исследования проводили за счет средств РФФИ (№ 20-04-00487). Целевое финансирование экспедиций обеспечено Минобрнауки РФ согласно Сводному плану экспедиций на научно-исследовательских судах Минобрнауки России.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Демидов А.Б., Сергеева В.М., Гагарин В.И. и др. Первичная продукция и хлорофилл размерных групп фитопланктона Карского моря в период схода сезонного льда // Океанология. 2022. Т. 62. № 3. С. 403–415.
2. Иванов В.В., Репина И.А. Влияние сезонной изменчивости температуры атлантической воды на ледяной покров Северного Ледовитого океана // Известия РАН. Физика атмосферы и океана. 2018. Т. 54. № 1. С. 73–82.

3. Кравчишина М.Д., Ключиткин А.А., Володин В.Д. и др. Системные исследования осадкообразования в Европейской Арктике в 84-м рейсе научно-исследовательского судна “Академик Мстислав Келдыш” // *Океанология*. 2022. Т. 62. № 4. С. 660–663.
4. Паутова Л.А., Силкин В.А., Кравчишина М.Д. и др. Пелагическая экосистема котловины Нансена в условиях изменчивости притока атлантической воды: механизм формирования диатомового цветения в прикромочной зоне // Доклады РАН. Научки о Земле. 2021. Т. 499. № 1. С. 71–76.
5. Assmy P., Fernández-Méndez M., Duarte P., et al. Leads in Arctic pack ice enable early phytoplankton blooms below snow-covered sea ice // *Scientific Reports*. 2017. V. 7. 40850. P. 1–9.
6. Boles E., Provost C., Garçon V., et al. Under-ice phytoplankton blooms in the central Arctic Ocean: insights from the first biogeochemical IAOOS platform drift in 2017 // *Journal of Geophysical Research: Oceans*. 2020. V. 125. e2019JC015608.
7. Druzhkova E.I., Ishkulova T.G., Pastukhov I.A. Features of summer ice-edge bloom in the Barents Sea // *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*. 2020. № 539. Article 012186. P. 1–6.
8. Falkowski P.G., Laws E.A., Barber R.T., Murray J.W. Phytoplankton and their role in primary, new, and export production. In *Ocean biogeochemistry*. Springer. 2003. P. 99–121.
9. Hátún H., Azetsu-Scott K., Somavilla R., et al. The sub-polar gyre regulates silicate concentrations in the North Atlantic // *Sci. Rep.-UK*. 2017. V. 7. 14576.
10. Hodal H., Kristiansen S. The importance of small-celled phytoplankton in spring blooms at the marginal ice zone in the northern Barents Sea // *Deep-Sea Research II*. 2008. V. 55. P. 2176–2185.
11. Holm-Hansen O., Riemann B. Chlorophyll a determination: improvements in methodology // *Oikos*. 1978. V. 30. P. 438–447.
12. Iversen K.R., Seuthe L. Seasonal microbial processes in a high-latitude fjord (Kongsfjorden, Svalbard): I. Heterotrophic bacteria, picoplankton and nanoflagellates // *Polar Biology*. 2011. V. 34. P. 731–749.
13. Krause J.W., Duarte D.M., Marquez I.A., et al. Biogenic silica production and diatom dynamics in the Svalbard region during spring // *Biogeosciences*. 2018. V. 15. P. 6503–6517.
14. Makarevich P.R., Larionov V.V., Vodopyanova V.V., et al. Phytoplankton of the Barents Sea at the Polar Front in Spring // *Oceanology*. 2021. V. 61. № 6. P. 930–943.
15. Morel A., Bricaud A. Theoretical results concerning light-absorption in a discrete medium, and application to specific absorption of phytoplankton // *Deep Sea Research I*. 1981. V. 28. P. 1375–1393.
16. Mei Z.P., Legendre L., Gratton Y., et al. Phytoplankton production in the North Water Polynya: size-fractions and carbon fluxes, April–July 1998 // *Marine Ecology Progress Series*. 2003. V. 256. P. 13–27.
17. Reynolds C.S. *The Ecology of Phytoplankton* (Ecology, Biodiversity and Conservation). Cambridge: Cambridge University Press. 2009. 535 p.
18. Sakshaug E., Skjoldal H.R. Life at the ice edge // *Ambio*. 1989. V. 18. P. 60–67.
19. Savichev A.S., Rusanov I.I., Pimenov N.V., Mitskevich I.N., Bairamov I.T., Lein A.Yu., Ivanov M.V. Microbiological Explorations in the Northern Part of the Barents Sea in Early Winter // *Microbiology*. 2000. V. 6. № 6. P. 698–708.

PRIMARY PRODUCERS SIZE STRUCTURE IN THE MARGINAL ICE ZONE OF EUROPEAN ARCTIC IN SUMMER

E. A. Kudryavtseva^{a, #}, M. D. Kravchishina^a, L. A. Pautova^a, I. I. Rusanov^b, V. A. Silkin^b,
D. I. Glukhovets^a, N. N. Torgunova^a, O. P. Netsvetaeva^a, N. V. Politova^a,
A. A. Klyuvitkin^a, and A. S. Savichev^b

^aShirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Science, Moscow, Russian Federation

^bWinogradsky Institute of Microbiology, Federal Research Center Fundamentals of Biotechnology of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation

[#]E-mail: kudryavtzeva@rambler.ru

Represented by Academician of the RAS L.I. Lobkovsky August 29, 2022

Primary production (PP) and chlorophyll “a” concentration (chl “a”) estimates in the Eurasian Arctic are discussed, where the continued climatic warming with increased “Atlantification” advance the sea ice losses. The maximum integrated PP and the total chl “a” content observed in the marginal ice zone (MIZ) of the Barents Sea with weakened stratification of the water column and reached 1109 mgC m⁻² day⁻¹ and 118 mg m⁻². Nearby the ice edge in the Nansen Basin, the main part of PP formed in the upper mixed layer and did not exceed 469 mgC m⁻² day⁻¹, the chl “a” content of 56 mg m⁻². In the early and late phytoplankton bloom in MIZ, the typical leading role of picophytoplankton in carbon fixation revealed. Large centric diatoms, microphytoplankton, dominated at the peak bloom stage in 2020 with the dense marine ice cover of the Nansen Basin. A similar phenomenon was previously observed only in the Arctic shelf seas and was not recorded in the high-latitude basins of the Arctic Ocean. With the sparse ice cover of the Nansen Basin in 2021, the main primary producers at the peak bloom were pico- and nanophytoplankton. The low variability of assimilation numbers at all bloom stages (1.7 ± 0.3 mgC mg chl “a”⁻¹ h⁻¹) indicates the acclimatization of phytoplankton to changing environment. The ecological flexibility of the primary production are link of the MLZ ecosystems in the studied seas of the European Arctic during the period of climate change is confirmed.

Keywords: primary production, chlorophyll “a”, assimilation number, phytoplankton size groups, diatoms, haptophytes, marginal ice zone, Barents Sea, Nansen Basin, Greenland Sea, Norwegian Sea