

УДК 581.132:574.583

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРОДУКЦИОННЫХ ХАРАКТЕРИСТИК ФИТОПЛАНКТОНА В СЕВЕРНОЙ АТЛАНТИКЕ ЛЕТОМ 2013 г.

© 2019 г. А. Б. Демидов^{1*}, С. А. Мошаров^{1, 2}, В. И. Гагарин¹, С. В. Гладышев¹, Л. А. Духова³,
Н. Д. Романова¹, И. В. Мошарова^{1, 4}

¹ Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва, Россия

² Московский государственный технический университет им. Н.Э. Баумана, Москва Россия

³ Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, Москва, Россия

⁴ Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия

*e-mail: demspa@rambler.ru

Поступила в редакцию 30.11.2017 г.

Принята к публикации 08.02.2018 г.

Анализируется пространственная изменчивость продукционных характеристик фитопланктона в Северной Атлантике на разрезах между Шетландскими островами и Исландией (разрез I) и на трансатлантическом разрезе вдоль 59.5° с. ш. (разрез II), выполненных с 30 июня по 16 июля 2013 г. Показано, что содержание хлорофилла “а” на поверхности (X_{L_0}) изменялось более чем на два порядка — от 0.07 до 6.67 мг/м³ (разрез I) и от 0.02 до 3.63 мг/м³ (разрез II). Первичная продукция в столбе воды (ПП_{инт}) изменялась от 273 до 1040 (в 3.8 раза) и от 68 до 379 (в 5.6 раза) мгС/м² в день на разрезах I и II соответственно. Установлено, что пространственная изменчивость X_{L_0} на разрезе II определялась положением основных поверхностных течений и гидрологических фронтов. Такой вывод сделан на основании достоверной положительной зависимости между X_{L_0} и зональным градиентом потенциальной температуры ($R = 0.43$, $p < 0.01$, $N = 65$). Ассимиляционная активность фитопланктона на разрезе II определялась содержанием основных биогенных элементов. Этот вывод подтвержден достоверной положительной корреляцией ассимиляционного числа с концентрациями фосфатов ($R = 0.58$, $p < 0.05$, $N = 76$) и растворенного кремния ($R = 0.51$, $p < 0.05$, $N = 76$).

Ключевые слова: первичная продукция, хлорофилл, пространственная изменчивость, термохалинный фронт, Северная Атлантика

DOI: 10.31857/S0030-1574592243–256

ВВЕДЕНИЕ

Северная Атлантика — ключевой район Мирового океана, регулирующий интенсивность меридионального обмена теплом и “пресной водой” с Северным Ледовитым океаном и, соответственно, определяющий среднее состояние климата на планете [9, 15]. Глубокая конвекция в морях Лабрадор и Ирмингера в значительной степени контролирует состояние карбонатной системы Земли, поглощая значительную часть углекислого газа из атмосферы [21]. Интенсивность обмена CO₂ между океаном и атмосферой во многом определяет ответ морских экосистем на современные климатические изменения [42]. Известно, что Северная Атлантика является регионом, испытывающим интенсивное воздействие антропогенного CO₂ [40], а ее экосистема очень чувствительна к изменениям климата [38].

Фитопланктон, связывающий CO₂ в процессе фотосинтеза и создающий первичную продук-

цию (ПП), является одним из важнейших компонентов океанической экосистемы, который регулирует процессы обмена углекислого газа между океаном и атмосферой. Адекватная оценка изъятия избытка CO₂ в форме первичной продукции вносит вклад в исследование естественных региональных процессов, определяющих степень проявления “парникового эффекта”. Совершенствование представлений о пространственно-временной изменчивости продукционных характеристик фитопланктона необходимо для понимания особенностей углеродного цикла в регионе, корректировки имеющихся и создания новых алгоритмов расчета ПП по спутниковым и экспедиционным данным.

Несмотря на большое внимание к изучению продукционных показателей фитопланктона в Северной Атлантике и тот факт, что этот регион является одним из основных поставщиков данных для разработки и верификации моделей

первичной продукции [11, 17, 24, 39, 43], пространственное покрытие акватории экспериментальными точками далеко не полно. Исследования проводились в основном южнее 55° с. ш., а также в прибрежных водах западной и восточной частей океана [2, 13, 16, 18, 22, 30, 34–37]. Измерения первичной продукции в субарктических областях открытых районов Северной Атлантики были выполнены на локальных участках ее акватории [например, 26, 27, 46, 49].

Целью наших работ являлось исследование пространственной изменчивости первичной продукции и хлорофилла “а” (хл “а”) в Северной Атлантике на акваториях крупного масштаба (регионы между Шетландскими островами и Исландией и трансатлантический разрез вдоль 59.5° с. ш.). Такие съемки, проведенные в течение одной-двух недель, позволяют отделить пространственную составляющую изменчивости от временной и провести в дальнейшем корректные сравнения судовых и спутниковых данных.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследования и отбор проб. Изменчивость продукционных характеристик фитопланктона изучалась в 41-м рейсе “Академик Иоффе” с 30 июня по 3 июля 2013 г. (район I) и с 5 по 16 июля 2013 г. (район II) (рис. 1). Работы проводились в 4 биогеохимических провинциях Северной Атлантики, принципы районирования которой обсуждались ранее [43]. В районе работ I осреднение всех исследованных продукционных параметров и сопутствующих факторов среды было проведено по двум разрезам между Шетландскими, Фарерскими о-вами и Исландией, а в районе II — согласно границам биогеохимических провинций.

Для определения содержания хл “а” на STD-станциях пробы воды отбирали пластиковыми батометрами комплекса SBE-32 Carousel Water Sampler с 9-ти горизонтов верхнего 150-метрового слоя. Проба с поверхности на этих станциях отбиралась пластиковым ведром одновре-

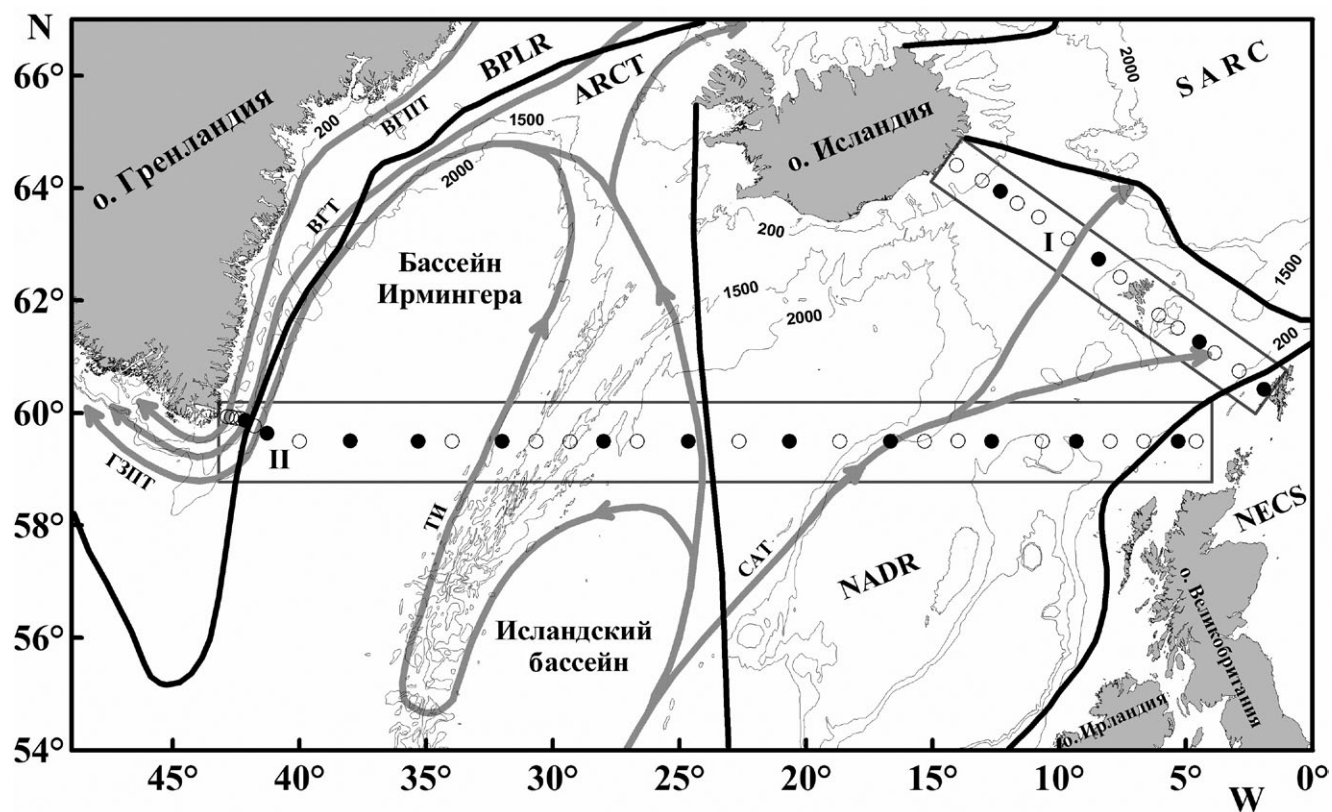


Рис. 1. Район работ и расположение станций в 41-м рейсе “Академик Иоффе” (июнь–июль 2013 г.). I — разрез между Шетландскими островами и Исландией. II — трансатлантический разрез по 59.5° с. ш. Кружки — станции с вертикальным профилем хл “а”. Темные кружки — станции с измерением первичной продукции в столбе воды. Границы биогеохимических провинций проведены согласно [43]. NECS (North-East Continental Shelf) — Северо-восточный континентальный шельф; NADR (North Atlantic Drift) — зона действия Северо-Атлантического течения; SARC (Subarctic) — Субарктика; ARCT (Arctic) — Арктика; BPLR (Boreal Polar) — Северная полярная зона. Основные поверхностные течения Северной Атлантики показаны в соответствии с [41]. CAT — Северо-Атлантическое течение; ТИ — течение Ирмингера; ВГТ — Восточное Гренландское течение; ВГПТ — Восточное Гренландское пограничное течение. ГЗПТ — Гренландское западное пограничное течение.

менно с замыканием батометров на горизонте 10 м. Исследование вертикального профиля хл “а” проводилось с пространственным разрешением ~ от 6 до 60 морских миль. Кроме этого, на промежуточных STD-станциях были взяты пробы воды с поверхности. Расстояние между такими станциями составляло от 2 до 21 морских миль. Отбор проб для определения первичной продукции осуществлялся с тех же горизонтов, что и для определения концентрации хл “а”. Определение первичной продукции проводили один раз в сутки на станциях, выполненных в первую половину дня ближе к солнечной кульминации.

Определение содержания хлорофилла “а”. Определение содержания хл “а” проводили флуориметрическим методом [33]. Пробы объемом ~500 мл фильтровали через стекловолокнистые фильтры марки GF/F фирмы Whatman под вакуумом 0.3 атм. После фильтрации фильтры высушивали и хранили до анализа (не более двух суток) в морозильной камере холодильника при температуре -20°C в плотно закрытой емкости с силикагелем. Экстрагирование проводили 90%-м водным раствором ацетона в течение суток. Флуоресценцию полученных экстрактов измеряли на флуориметре МЕГА-25, разработанном на кафедре биофизики биологического факультета МГУ им. Ломоносова, до и после подкисления 1 N водным раствором HCl. Калибровка флуориметра была проведена по спектрофотометрическому методу с использованием раствора химически чистого хл “а” (Sigma). Расчет концентрации хл “а” и феофитина “а” проводили согласно [32].

Определение величин первичной продукции. ПП измеряли при помощи радиоуглеродной модификации скляночного метода [45]. Первичную продукцию в столбе воды (ПП_{инт}) определяли по схеме имитации световых условий. После предварительного зондирования подводной освещенности в диапазоне фотосинтетически активной радиации (ФАР) (I) были отобраны пробы воды с горизонтов, на которых освещенность составляла 100–0.1% ФАР. Пробы разливали во флаконы, объемом 50 мл, иллюминаторы которых представляли собой светофильтры с соответствующим глубине отбора пропусканием света. После добавления меченого по углероду бикарбоната натрия ($\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$) флаконы экспонировали в течение половины светового дня (с полудня до заката) в палубном инкубаторе при температуре воды близкой к заборной. В конце

опыта содержимое склянок фильтровали под вакуумом 0.3 атм через мембранные фильтры “Владипор МФАС-ОС-2” (Россия) с размером пор 0.45 мкм. Учет активности фильтров проводили на сцинтилляционном радиометре РЖС-05 (Россия). ПП рассчитывали по стандартной формуле, в которой общее количество углерода во всех формах уголекислоты принимали равным 25000 мг/м^3 [3].

На двух станциях (станции 2995 и 3011) для определения ПП_{инт} применяли модифицированный метод имитации световых условий [7]. Для расчета использовали результаты определения первичной продукции и хл “а” на поверхности (ПП₀ и Хл₀ соответственно), вертикальные профили хл “а” и относительной подводной облученности в диапазоне ФАР, а также световые кривые фотосинтеза, определявшиеся для поверхностного фитопланктона.

Методы определения надводной и подводной облученности. Надводную и подповерхностную (I_0) облученность измеряли при помощи датчиков фирмы Li-Cor LI-190SA и LI-193SA соответственно.

Результаты измерений надводной облученности автоматически интегрировались в блоке LI-1400 за интервалы 15 мин (Ein/m^2) в течение дня и сохранялись во внутренней памяти блока. В последующем эти величины использовались для расчета интегральной дневной величины падающей радиации.

Датчик подводной облученности, закрепленный вертикально на тросе, последовательно опускался на горизонты в диапазоне глубин 0–30 м. Дискретность измерений составляла 2 м в верхнем 10-ти метровом слое и 5 м ниже этого слоя. В дальнейшем результаты измерений подводной облученности использовались для построения вертикального профиля ФАР и расчета коэффициента диффузного ослабления нисходящего потока солнечной радиации (K_d) согласно закону Бугера–Ламберта–Бэра.

Методы определения гидрохимических показателей. Пробы для определения фосфатов (PO_4) и растворенного кремния (Si) отбирали в пластиковую посуду объемом 0.5 л без консервации и обрабатывали сразу после отбора. Концентрация PO_4 определялась при помощи метода Мерфи и Райли. Содержание Si измеряли методом Стрикленда и Парсонса. Описание перечисленных гидрохимических методов приводится в методических руководствах [25, 48]. Колориметрические определения были выпол-

Таблица 1. Продукционные характеристики фитопланктона и некоторые сопутствующие абиотические факторы в Северной Атлантике летом 2013 г.

Провинция*	№ ст.	Дата	Глубина, м	ПП ₀	ПП _{инт}	X _{Л0}	X _{Лфс}	X _{Л0-150}	AЧ _м	H _{фс}	PO ₄	Si	T ₀	I ₀	ψ
NECS	2930	30.06	110	50.07	323	0.72	14.24	16.55	3.74	35	0.15	0.97	10.7	—	—
NADR	2939	1.07	1078	42.27	273	0.79	23.59	27.58	2.84	35	0.53	2.96	10.2	23.03	0.502
NADR	2948	2.07	488	88.41	444	0.35	10.80	12.04	12.87	35	0.42	2.50	10.5	22.09	1.861
NADR	2958	3.07	462	112.15	1040	2.42	89.63	132.13	2.32	40	0.48	2.45	10.0	14.61	0.794
NECS	2966	5.07	110	41.64	379	0.87	30.43	35.2	2.66	50	0.43	2.85	11.3	29.65	0.420
NADR	2972	6.07	1476	12.06	255	0.33	32.53	35.64	2.01	100	0.47	2.51	11.6	—	—
NADR	2977	7.07	1350	7.67	68	0.26	11.95	14.03	1.66	56	0.36	0.36	11.9	31.22	0.182
NADR	2983	8.07	1094	31.77	222	1.01	65.21	59.99	1.76	75	0.54	1.40	10.2	15.52	0.238
NADR	2989	9.07	2835	23.29	203	0.87	35.81	45.65	1.49	43	0.53	1.09	10.2	22.63	0.251
ARCT	2995	10.07	2537	15.36	94	0.76	27.08	33.31	0.93	38	0.58	2.43	9.8	11.70	0.297
ARCT	3000	11.07	1996	24.48	205	1.07	53.97	67.23	1.28	56	0.58	2.32	9.5	20.80	0.183
ARCT	3006	12.07	1930	23.19	289	1.00	46.79	52.50	1.47	60	0.61	0.63	8.0	14.23	0.434
ARCT	3011	13.07	1880	13.19	294	1.35	47.69	66.50	0.68	38	0.71	1.61	7.8	40.63	0.152
ARCT	3015	14.07	3137	17.46	175	0.49	21.92	24.00	2.03	53	0.66	0.47	7.3	28.38	0.281
ARCT	3021	15.07	2197	10.14	222	0.47	23.65	29.17	1.39	58	0.63	1.82	7.8	42.10	0.223
VPLR	3026	16.07	1435	33.15	359	0.93	51.68	59.47	2.03	55	0.64	2.21	7.4	24.91	0.279

Примечание. ПП₀ — первичная продукция на поверхности, мгС/м³ в день; ПП_{инт} — первичная продукция в столбе воды, мгС/м² в день; X_{Л0} — концентрация хл “а” на поверхности, мг/м³; X_{Лфс}; X_{Л0-150} — суммарное содержание хл “а” в слое фотосинтеза и в слое 0–150 м, соответственно, мг/м²; AЧ_м — максимальное ассимиляционное число, мгС/мг хл “а” в час; ψ — эффективность фотосинтеза в столбе воды, гС/г хл “а”/Ein×м²; H_{фс} — толщина слоя фотосинтеза, м; I₀ — подповерхностная фотосинтетически активная радиация (ФАР), Ein/м² в день; PO₄ и Si — концентрация фосфатов и растворенного кремния, соответственно, на поверхности, μМ; T₀ — температура воды на поверхности, °С.
* Названия биогеохимических провинций см. в подписях к рис. 1.

нены на спектрофотометре Cary-100 (Agilent Technologies, США).

Модельные расчеты. Первичную продукцию в столбе воды на станциях, где были проведены измерения X_{L_0} , температуры воды на поверхности (T_0) и ФАР рассчитывали по Vertically Generalized Production Model (VGPM) [11]. В обозначениях, принятых в настоящей статье, формула расчета выглядит следующим образом:

$$PP_{VGPM} = 0.66125 \times ACh_M \times X_{L_0} \times Z_{eu} \times (I_0 / (I_0 + 4.1)) \times DL \quad (1),$$

где PP_{VGPM} — первичная продукция в столбе воды, mgC/m^2 в день; ACh_M — максимальное ассимиляционное число, mgC/mg хл “а” в час; X_{L_0} — концентрация хл “а” на поверхности, mg/m^3 ; Z_{eu} — глубина эвфотического слоя (1% ФАР), м; I_0 — подповерхностная облученность в диапазоне ФАР, Ein/m^2 в день; DL — длительность светового дня, ч.

Величины ACh_M рассчитывали по известной зависимости от T_0 [11]. Глубину Z_{eu} определяли по эмпирической зависимости от X_{L_0} , полученной в рейсе:

$$Z_{eu} = 32.13 \times Chl_0^{-0.41} \quad (R^2 = 0.90, N = 10, p < 0.05) \quad (2)$$

РЕЗУЛЬТАТЫ

Продукционные характеристики фитопланктона на поверхности. Район I. Величины продукционных показателей фитопланктона, полученные на станциях, на которых был проведен полный комплекс работ (измерения первичной продукции, хл “а” и гидрооптических параметров), представлены в табл. 1. В начале июля содержание X_{L_0} между Шетландскими о-вами и Исландией изменялось более чем на два порядка — от 0.07 до 6.67 mg/m^3 ($X_{L_{max}}/X_{L_{min}} = 101$), составив в среднем 1.35 mg/m^3 . Максимальные величины X_{L_0} отмечены в шельфовых водах у Исландии, а минимальные — в 40–50 милях к северо-западу от Фарерских о-вов. Величины первичной продукции на поверхности варьировали от 42.27 до 112.15 mgC/m^2 в день, составив в среднем 73.22 mgC/m^2 в день (табл. 1). Отношение максимальной и минимальной величины PP_0 оказалось равным 2.7, что показывает значительно меньшую вариабельность последнего параметра по сравнению с X_{L_0} . Средние величины некоторых продукционных показателей

Таблица 2. Средние значения продукционных характеристик фитопланктона на разрезах между Шетландскими о-вами и Исландией в начале июля 2013 г.

Разрез	Шетландские о-ва — Фарерские о-ва	Фарерские о-ва — Исландия	
Дата	30.06–1.07	2.07–3.07	
Показатель*	ПП ₀	46.17±5.52 (2)	100.28±16.79 (2)
	ПП _{инт}	298±35 (2)	742±421 (2)
	X _{L₀}	0.61±0.24 (16)	1.98±1.99 (19)
	X _{L_м}	0.68±0.17 (6)	2.37±2.07 (2)
	X _{L_с}	0.54±0.19 (2)	1.27±1.37 (2)
	X _{L_{фс}}	18.92±6.61 (2)	50.22±50.74 (2)
	X _{L_{0–150}}	24.63±12.68 (6)	76.19±58.21 (8)
	ГХМ	3±7 (6)	6±8 (8)
	AЧ ₀	3.29±0.64 (2)	7.60±7.46 (2)
	AЧ _м	3.29±0.64 (2)	7.60±7.46 (2)
	AЧ _с	0.92±0.43 (2)	1.35±1.09 (2)
	ДАЧ _с	17.13±7.86 (2)	26.36±20.87 (2)
	ΔX _л	14±0.4 (2)	21±16 (2)
	ψ	0.50	1.33±0.75 (2)
	H _{фс}	35±0 (2)	38±4 (2)

Примечание. ПП₀ — первичная продукция на поверхности, mgC/m^2 в день; ПП_{инт} — первичная продукция в столбе воды, mgC/m^2 в день; X_{L₀}, X_{L_м}, X_{L_с} — концентрация хл “а” на поверхности, максимальное его содержание в столбе воды и среднее содержание этого пигмента в слое фотосинтеза соответственно, mg/m^3 ; X_{L_{фс}}, X_{L_{0–150}} — суммарное содержание хл “а” в слое фотосинтеза и в слое 0–150 м соответственно, mg/m^2 ; ГХМ — глубина слоя максимального содержания хлорофилла; AЧ₀, AЧ_м, AЧ_с — поверхностное, максимальное и среднее для слоя фотосинтеза ассимиляционное число соответственно, mgC/mg хл “а” в час; ДАЧ_с — среднее для слоя фотосинтеза суточное ассимиляционное число, mgC/mg хл “а” в день; ΔX_л — относительное содержание хл “а” ниже слоя фотосинтеза, %; ψ — эффективность фотосинтеза в столбе воды, $гC/г$ хл “а”/ $Ein \times m^2$; H_{фс} — толщина слоя фотосинтеза, м.

* Приведены средняя арифметическая величина и стандартное отклонение, цифра в скобках — количество измерений.

фитопланктона представлены в табл. 2. Район между Фарерскими о-вами и Исландией оказался продуктивнее акваторий, расположенных южнее, между Шетландскими и Фарерскими о-вами. Так, величины первичной продукции на поверхности в первом из названных районов выше, чем во втором, в 2.2, а концентрация X_{L₀} — в 3.3 раза.

Район II. Содержание хл “а” на поверхности изменялось более чем на два порядка — от 0.02 до 3.63 mg/m^3 ($X_{L_{max}}/X_{L_{min}} = 165$), со-

ставив в среднем 0.84 мг/м^3 . Максимальные величины X_{L_0} ($> 3 \text{ мг/м}^3$) отмечены в районе внешнего шельфа у Гренландии, а минимальные ($< 0.03 \text{ мг/м}^3$) — в распресненном поверхностном слое у кромки льдов (провинция Boreal Polar — BPLR). Величины первичной продукции на поверхности варьировали от 7.67 до 41.64 мгС/м^3 в день, составив в среднем 21.12 мгС/м^3 в день. Отношение максимальной и минимальной величины $ПП_0$ оказалось равным 5.43, что, как и на разрезах между Шетландскими о-вами и Исландией, свидетельствует о меньшей вариабельности последнего параметра по сравнению с X_{L_0} . Повышенные ($> 30 \text{ мгС/м}^3$ в день) значения $ПП_0$ отмечены на шельфе Великобритании (провинция North East Continental Shelf — NECS), на западе моря Ирмингера и в районе континентального склона у Гренландии (BPLR), а минимальные ($< 13 \text{ мгС/м}^3$ в день) — в восточной (провинция North Atlantic Drift — NADR) и западной (провинция Arctic — ARCT) частях разреза (табл. 1).

Проследить изменчивость величин X_{L_0} и $ПП_0$ на трансатлантическом разрезе можно по рассчитанным нами средним значениям для биогеохимических провинций (табл. 3). Минимальное среднее значение X_{L_0} (0.59 мг/м^3)

зарегистрировано в зоне действия Северо-Атлантического течения (NADR), а максимальное (1.30 мг/м^3) — в полярных водах у Гренландии (провинция BPLR). По величинам $ПП_0$ наиболее продуктивными ($33.15\text{--}41.64 \text{ мгС/м}^3$ в день) оказались шельфовые и склоновые районы на востоке и западе разреза (провинции NECS и BPLR). Районы открытых акваторий в центральных частях разреза (провинции NADR и ARCT) были в 2–2.5 раза менее продуктивны (табл. 3).

Вертикальное распределение первичной продукции и хлорофилла и их интегральные величины. Район I. Главными особенностями вертикального распределения первичной продукции является быстрое падение ее величин с глубиной и максимум на поверхности или в самых верхних слоях эвфотической зоны. Световое угнетение на станциях в исследованных водах не было выражено ($A_{Ch_m}/A_{Ch_0} = 1$). К особенностям вертикального распределения X_L относят степень развития глубинного хлорофильного максимума (ГХМ) [46]. В начале июля ГХМ был хорошо выражен ($X_{L_m}/X_{L_0} \geq 1.15$) [47] лишь на отдельных станциях (станции 2936; 2948; 2954; 2958). Величины отношения X_{L_m}/X_{L_0} на станциях с выраженным ГХМ изменялись от 1.21 до 1.52. При этом ГХМ был зарегистрирован на глубинах от 8 до 19 м.

Таблица 3. Средние значения продукционных характеристик фитопланктона в различных биогеохимических провинциях на разрезе по 59.5° с.ш. в Северной Атлантике в июле 2013 г.

Провинция*		NECS	NADR	ARCT	BPLR
Дата		5.07	5–10.07	10–15.07	15–16.07
Показатель**	$ПП_0$	41.64	18.70 ± 10.91 (4)	17.30 ± 5.62 (6)	33.15
	$ПП_{\text{инт}}$	379	187 ± 82 (4)	213 ± 75 (6)	359
	X_{L_0}	0.71 ± 0.20 (3)	0.59 ± 0.26 (27)	0.84 ± 0.40 (30)	1.30 ± 1.14 (15)
	X_{L_m}	0.83 ± 0.06 (2)	0.66 ± 0.36 (11)	0.92 ± 0.39 (12)	2.94 ± 1.53 (5)
	X_{L_c}	0.61	0.54 ± 0.32 (4)	0.76 ± 0.33 (6)	0.94
	$X_{L_{\text{фс}}}$	30.43	35.07 ± 19.69 (4)	36.85 ± 14.16 (6)	51.68
	$X_{L_{0-150}}$	32.56 ± 3.73 (2)	37.71 ± 22.07 (11)	45.28 ± 18.94 (12)	89.14 ± 37.33 (5)
	ГХМ	0	17 ± 16 (11)	16 ± 12 (12)	22 ± 12 (5)
	A_{Ch_0}	2.66	1.73 ± 0.22 (4)	1.22 ± 0.49 (6)	2.03
	A_{Ch_m}	2.66	1.73 ± 0.22 (4)	1.30 ± 0.47 (6)	2.03
	A_{Ch_c}	0.69	0.32 ± 0.09 (4)	0.35 ± 0.13 (6)	0.39
	$ДАЧ_c$	12.45	5.72 ± 1.69 (4)	6.16 ± 2.30 (6)	6.95
	ΔX_L	14	13 ± 6 (4)	18 ± 7 (6)	13
	ψ	0.42	0.22 ± 0.03 (3)	0.26 ± 0.10 (6)	0.28
$H_{\text{фс}}$	50	69 ± 25 (4)	51 ± 10 (6)	55	

* Условные обозначения провинций см. в подписях к рис. 1. **Условные обозначения см. в табл. 2.

В целом ГХМ в начале июля и севернее, и южнее Фарерских о-вов был выражен слабо.

Нижняя граница слоя фотосинтеза ($H_{\text{фс}}$) (компенсационная точка) определялась при измерениях ПП. Толщина этого слоя в начале июля изменялась незначительно (35–40 м). Среднее значение $H_{\text{фс}}$ (36 м), зарегистрированное в этом районе работ, характерно для мезотрофных вод у их верхней границы [5]. Отношение $H_{\text{фс}}$ к величине прозрачности по диску Секки изменялось от 3.89 до 6.67, составив в среднем 4.86.

Суммарное содержание хлорофилла в слое фотосинтеза ($X_{\text{лфс}}$) и в верхнем 150-метровом слое воды ($X_{\text{л0-150}}$) на акваториях между Шетландскими о-вами и Исландией варьировало от 10.80 до 89.63 мг/м² для $X_{\text{лфс}}$ и от 8.30 до 155.39 мг/м² для $X_{\text{л0-150}}$, составив в среднем 34.57 мг/м² и 54.09 мг/м² для $X_{\text{лфс}}$ и $X_{\text{л0-150}}$ соответственно. Из табл. 2 видно, что хл “а” концентрировался в основном в слое фотосинтеза. Ниже зоны фотосинтеза ($\Delta X_{\text{л}}$) находилось в среднем от 14 до 21% суммарного хлорофилла в исследованном слое.

Первичная продукция в столбе воды ($\text{ПП}_{\text{инт}}$) изменялась от 273 до 1040 мгС/м² в день (табл. 1),

составив в среднем для акватории между Шетландскими о-вами и Исландией 520 мгС/м² в день. Разрез к северо-западу от Фарерских о-вов по величинам $\text{ПП}_{\text{инт}}$ оказался в 2.5 раз продуктивнее вод, расположенных южнее островов. Обращают на себя внимание высокие (> 1000 мгС/м² в день) значения $\text{ПП}_{\text{инт}}$ на ст. 2958 и величины $X_{\text{л0}}$ и $X_{\text{лфс}}$, характерные для “цветения” фитопланктона в северной части разреза.

Район II. Максимум первичной продукции располагался, как правило, на поверхности, с глубиной величины ПП быстро снижались. Отношение максимального и поверхностного АЧ ($\text{АЧ}_{\text{м}}/\text{АЧ}_{\text{0}}$) изменялось от 1.00 до 1.23. Случаи светового угнетения отмечены на ст. 3006, 3011 и 3021 на западном склоне хребта Рейкьянес и в котловине моря Ирмингера.

Величины $X_{\text{лфс}}$ и $X_{\text{л0-150}}$ варьировали от 11.95 до 59.99 мг/м² для $X_{\text{лфс}}$ и от 12.04 до 150.2 мг/м² для $X_{\text{л0-150}}$, составив в среднем 36.96 мг/м² и 48.97 мг/м² для $X_{\text{лфс}}$ и $X_{\text{л0-150}}$ соответственно (рис. 2; табл. 3). Из табл. 3 видно, что на акваториях всех биогеохимических провинций в районе трансатлантического разреза ниже зоны фотосинтеза ($\Delta X_{\text{л}}$) находилось

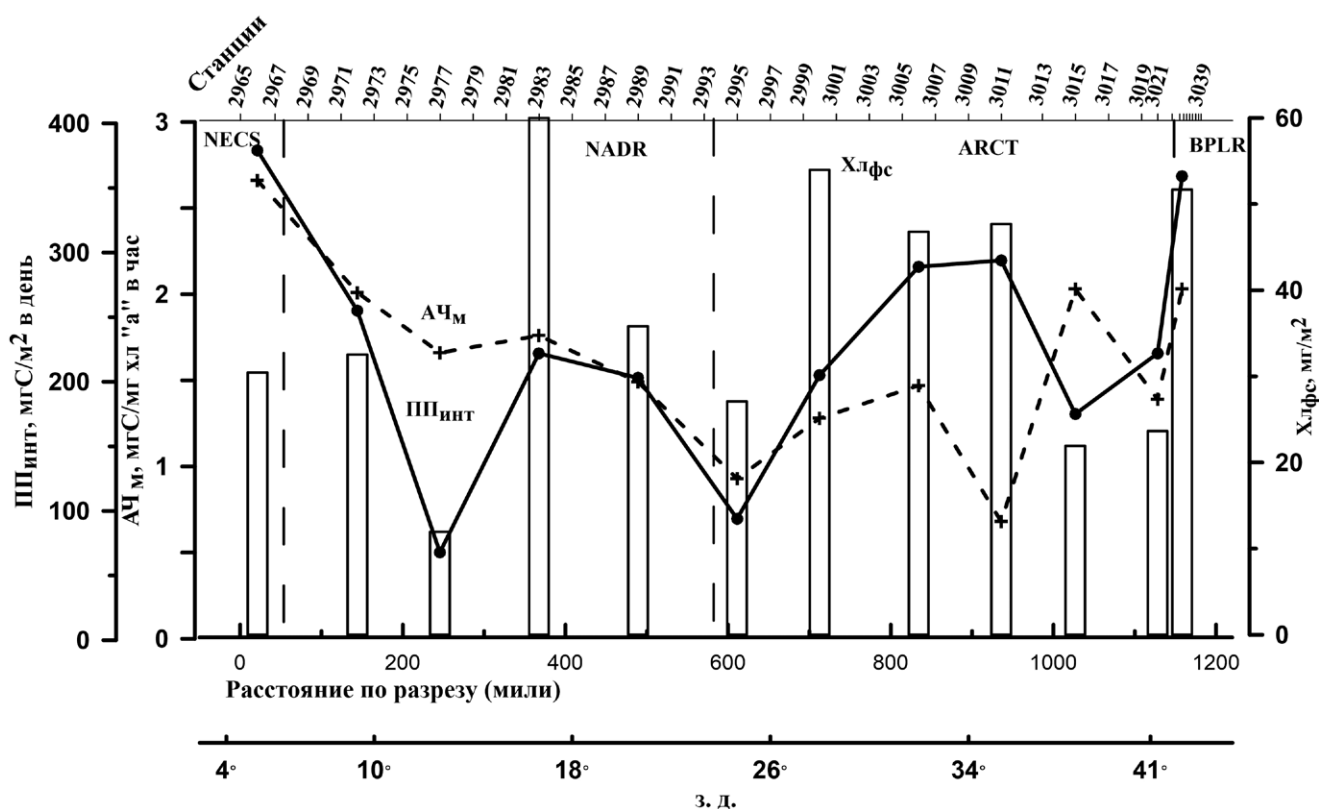


Рис. 2. Распределение величин первичной продукции в столбе воды ($\text{ПП}_{\text{инт}}$), концентрации хл “а” в слое фотосинтеза ($X_{\text{лфс}}$) и максимального ассимиляционного числа ($\text{АЧ}_{\text{м}}$) на трансатлантическом разрезе по 59.5° с. ш. Другие условные обозначения см. в подписях к рис. 1.

приблизительно 13–18% от суммарного хлорофилла в исследованном слое. Таким образом, хлорофилл концентрировался в основном в слое фотосинтеза, что свидетельствует, по-видимому, о невысоких вертикальных скоростях перемешивания в исследованном районе в летний период 2013 г.

ГХМ был хорошо выражен ($X_{л,м}/X_{л,0} \geq 1.15$) лишь на отдельных станциях восточной части разреза и в море Ирмингера и отсутствовал над хребтом. На континентальном склоне и шельфе Гренландии ГХМ, напротив, отчетливо проявился и был зарегистрирован на глубинах от 8 до 38 м (рис. 3). При этом каких-либо пространственных закономерностей в глубине залегания ГХМ на разрезе проследить не удалось.

Толщина слоя фотосинтеза ($H_{фс}$) в открытых водах Северной Атлантики изменялась от 38 до 100 м (рис. 3), составив в среднем 57 м для всего разреза. Средние значения $H_{фс}$, полученные в рейсе, характерны для мезотрофных вод [5]. Следует отметить, что граница слоя фотосинтеза обычно отмечалась при облученности между 1 и 0.1% I_0 , а на ст. 2972, 2983, 3000 и 3006 располагалась ниже 0.1%-го уровня I_0 . Отношение $H_{фс}$ к величине прозрачности по диску Секки изменялось от 3.45 до 9.09, составив в среднем 5.24.

Первичная продукция в столбе воды в районе 59.5° с.ш. в июле 2013 г. изменялась от 68 до 379 мгС/м² в день, составив в среднем для всего разреза 230 мгС/м² в день (рис. 2). Обращают на себя внимание очень низкие (< 100 мгС/м² в день) значения $ПП_{инт}$ на ст. 2977 и на ст. 2995 в Исландской котловине (рис. 2).

Более детально проследить распределение величин $ПП_{инт}$ в районе работ II позволяют результаты расчетов по VGPM (рис. 4). Следует отметить, что они представляют главным образом относительную картину распределения этого параметра. Сопоставление логарифмов измеренных и рассчитанных с помощью VGPM величин $ПП_{инт}$ показало невысокую ее эффективность ($R^2 = 0.42$, $N = 11$). Тем не менее данные, полученные с помощью этой модели, позволяют сравнить продуктивность вод, находящихся в зоне действия основных течений Северной Атлантики.

В Склоновом течении у Британских островов были отмечены величины $ПП_{VGPM} > 800$ мгС/м² в день. При продвижении на запад за континентальным склоном и в восточной части котловины Исландского бассейна $ПП_{VGPM}$ снижалась ~ в 2 раза. Постепенное увеличение этого показателя происходило от фронтальной зоны на западном склоне хребта Роколл до западной периферии Субарктического фронта

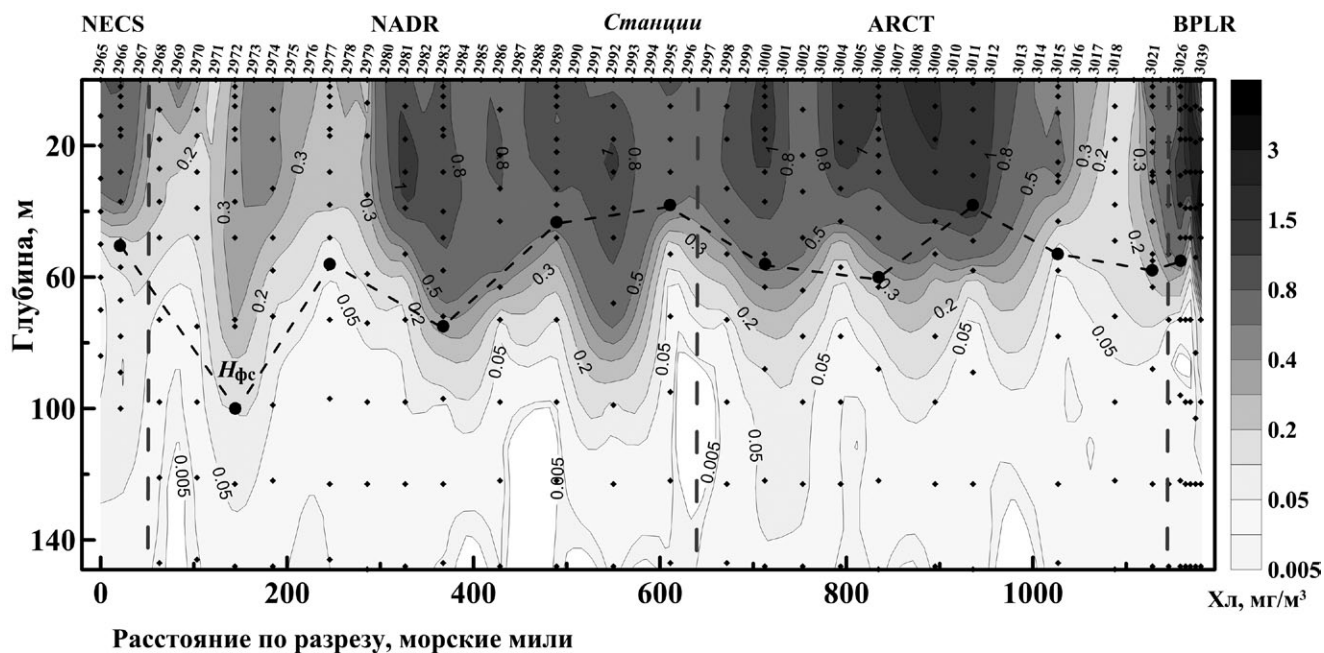


Рис. 3. Вертикальное распределение хл “а” на трансатлантическом разрезе по 59.5° с.ш. $H_{фс}$ — глубина слоя фотосинтеза. Другие условные обозначения см. в подписях к рис. 1.

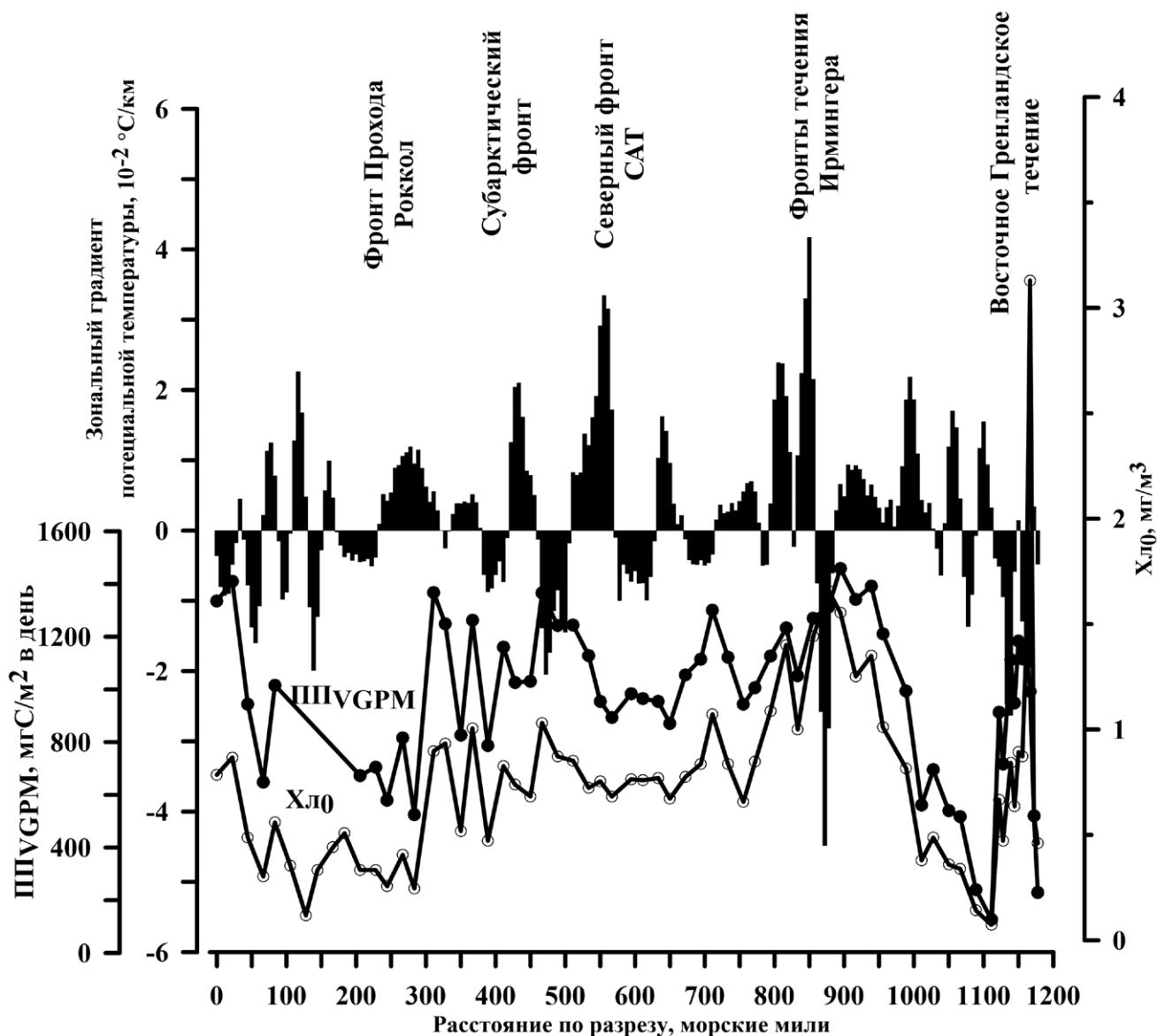


Рис. 4. Распределение модельных величин первичной продукции в столбе воды ($ПП_{VGPM}$) и концентрации хл “а” на поверхности ($Хл_0$) на трансатлантическом разрезе по 59.5° с.ш. относительно положения фронтальных зон и основных течений.

(> 1000 mgC/m^2 в день). Меньшие значения $ПП_{VGPM}$ (около 800 mgC/m^2 в день) были отмечены западнее северного фронта САТ. Новый рост расчетных величин первичной продукции в столбе воды происходил в зоне возвратных течений южного направления на восточном склоне хребта Рейкьянес (ТВСР) и в течении Ирмингера. Здесь значения $ПП_{VGPM}$ превышали 1000 mgC/m^2 в день. В западной части моря Ирмингера произошло резкое падение $ПП_{VGPM}$ до величин 100–400 mgC/m^2 в день. Следующий максимум значений этого параметра (> 800 mgC/m^2 в день) отмечался в Восточно-Грен-

ландском течении. На шельфе Гренландии были зарегистрированы низкие (< 150 mgC/m^2 в день) величины $ПП_{VGPM}$ (рис. 4).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Акватории Северной Атлантики относятся к одним из наиболее продуктивных среди открытых районов Мирового океана. По модельным оценкам с использованием спутниковых данных, среднегодовая величина первичной продукции в районах севернее 60° с. ш. находится в пределах 500–800 mgC/m^2 в день [4]. Летом

среднесезонная величина оценивается около 800 мгС/м^2 в день [10]. Среднегодовые значения для различных биогеохимических провинций находятся в диапазоне 934–1440, 792–885, 630–868 и 1408–1775 мгС/м^2 в день в BPLR, ARCT, NADR и NECS соответственно [43]. Оценки, основанные на данных экспедиционных исследований, — в 2–4 раза ниже. Так, в районе 60° с.ш., на шельфе Европы и Гренландии (NECS и BPLR соответственно) и над западным склоном Срединно-Атлантического хребта (ARCT) среднегодовая ПП составляет $250\text{--}500 \text{ мгС/м}^2$ в день, в районе континентального склона Гренландии — $> 500 \text{ мгС/м}^2$ в день, а в зоне действия Северо-Атлантического течения (NADR) — $150\text{--}250 \text{ мгС/м}^2$ в день [8]. По другим оценкам, на этих акваториях среднегодовая первичная продукция составляет $165\text{--}275 \text{ мгС/м}^2$ в день, а в районе Срединно-Атлантического хребта — $275\text{--}550 \text{ мгС/м}^2$ в день [14].

Ниже приводятся результаты измерений $\text{ПП}_{\text{инт}}$ судовыми методами и оценки ее величин по модельным расчетам с использованием спутниковых данных в районах Северной Атлантики, близких к исследованным нами летом 2013 г. Между 47° и 60° с.ш. \sim на 20° в.д. средние значения $\text{ПП}_{\text{инт}}$ составили в мае 580, в июне 639 и в июле 425 мгС/м^2 в день [37]. В мае 1989 г. во время “цветения” к югу от Исландии была получена средняя величина $\text{ПП}_{\text{инт}}$ равная 1003 мгС/м^2 в день [35]. В период с мая по июль средняя величина первичной продукции находилась в пределах $500\text{--}800 \text{ мгС/м}^2$ в день [34]. В июне 2003 г. на западном и восточном склонах Срединно-Атлантического хребта и в районах с наименьшими глубинами (~ 1500 м) величины $\text{ПП}_{\text{инт}}$ составили 300, 350 и 250 мгС/м^2 в день соответственно [27]. На акваториях юго-восточнее Исландии и в районе Фарерских о-вов средние многолетние значения первичной продукции в столбе воды в июле превышали 1000 мгС/м^2 в день [49].

Сопоставление измерений $\text{ПП}_{\text{инт}}$, представленных в табл. 1–3 и литературных данных, показывает, что наши данные очень близки к оценкам продуктивности Северной Атлантики, полученным на основании полевых наблюдений [8, 13], а также к результатам отдельных съемок, проведенных в районах, которые пересекал маршрут рейса [26, 37]. В то же время величины $\text{ПП}_{\text{инт}}$, измеренные нами, $\sim 2\text{--}4$ раза ниже полученных по модельным расчетам и спутниковым данным.

Северная Атлантика — район, где взаимодействуют субтропические и арктические водные массы. Их обмен осуществляется в силу интенсивной циркуляции, элементами которой являются поверхностные течения [41], что создает условия для образования термохалинных фронтов. Эти фронты совпадают со струями течений, положение которых определяли прямыми измерениями в рейсе [6]. Сравнение концентрации хл “а” на поверхности с распределением градиента потенциальной температуры на разрезе по 59.5° с.ш. показало статистически значимую корреляцию этих величин ($R = 0.43$, $p < 0.01$, $N = 65$) (рис. 4). Таким образом, пространственная изменчивость концентрации хл “а” в конце июня–начале июля 2013 г. определялась положением основных фронтальных разделов.

Пространственная изменчивость продукционных параметров фитопланктона наиболее изучена в районе хребта Рейкьянес и в море Ирмингера [26, 31, 46]. В этих работах отмечается большая пространственная вариабельность концентрации хл “а” в этом регионе и ее связь с гидрографическими особенностями. Целесообразно сопоставить наши результаты с литературными данными об уровне продуктивности различных гидрографических зон по данным [31].

Зона хребта Рейкьянес в летний период характеризуется низкими содержанием хл “а” и концентрацией биогенных элементов, характерных для периода после весеннего “цветения”. Данные, полученные в июле 2013 г., совпадают со средней для этого района величиной концентрации хл “а” в летний сезон (0.8 мг/м^3) [31].

Для центральной зоны моря Ирмингера, которая занимает акваторию между течением Ирмингера на востоке и Восточно-Гренландским течением (ВГТ) на западе, в летний период отмечаются низкое содержание хл “а” в поверхностных водах (0.8 мг/м^3), значительные концентрации нитратов и фосфатов и дефицит растворенного кремния. По данным, полученным нами в июле 2013 г., этот район по содержанию Хл_0 можно разделить на две части. Западнее фронта течения Ирмингера концентрация Хл_0 была высокой ($> 1 \text{ мг/м}^3$). Далее при продвижении на запад происходило постепенное уменьшение Хл_0 до величин порядка 0.1 мг/м^3 . Концентрация PO_4 была выше лимитирующей рост фитопланктона ($> 0.2 \text{ мМ}$) [23]. Содержание растворенного кремния в основном

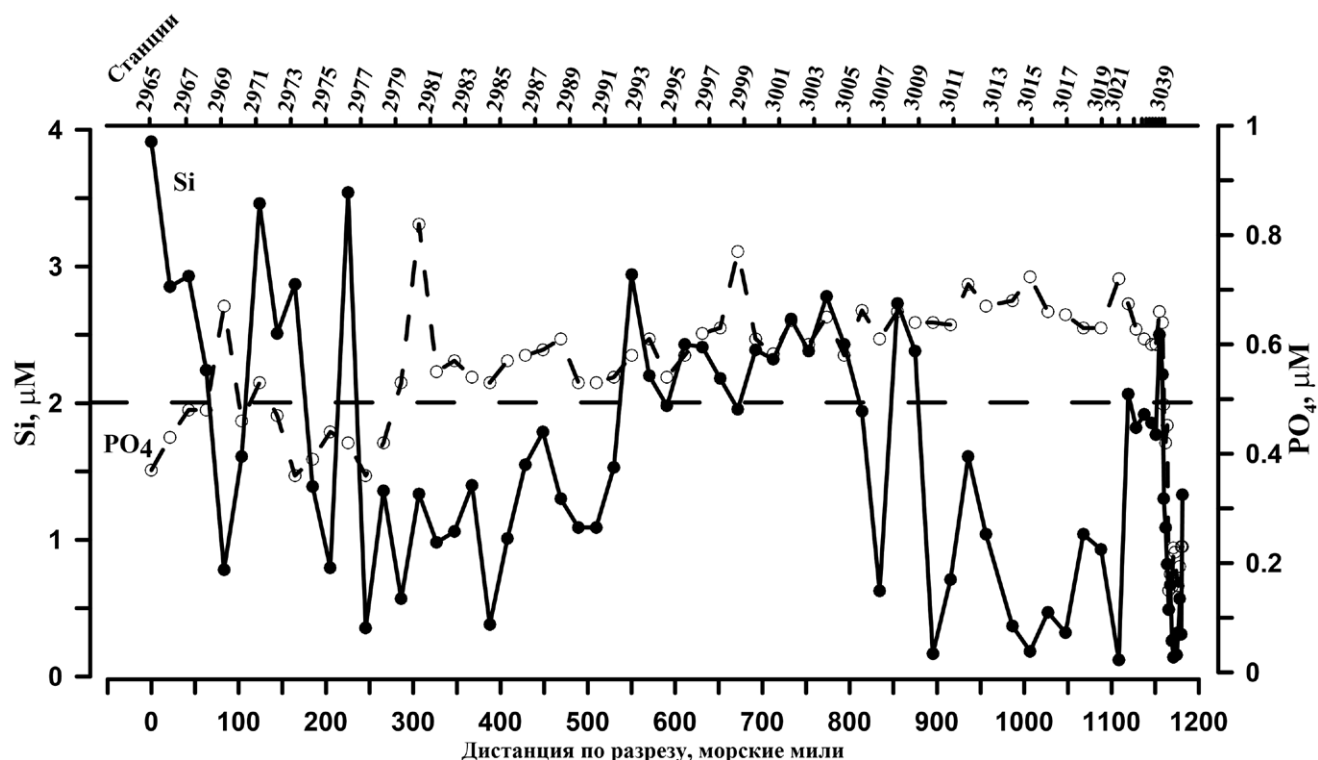


Рис. 5. Содержание фосфатов (PO_4) и растворенного кремния (Si) на поверхности на трансатлантическом разрезе по 59.5° с.ш. Пунктирной линией показана лимитирующая рост фитопланктона концентрация растворенного кремния ($2 \mu\text{M}$) (пояснения в тексте).

не превышало лимитирующего значения ($2 \mu\text{M}$) [19] (рис. 5).

В зоне течения Ирмингера отмечаются отличия между северными и южными районами по концентрации хл “а” [31]. Летом на севере среднее содержание хл “а” в верхнем перемешанном слое (ВПС) составило 0.8 мг/м^3 , а на юге — 1.1 мг/м^3 . Разрез по 59.5° с.ш. проходит в центральной части зоны течения Ирмингера, согласно данным этих авторов. В июле 2013 г. нами были зарегистрированы очень близкие к литературным средние значения концентрации хл “а” в этом районе (1.08 мг/м^3).

Зона ВГТ занимает континентальный склон и шельф и делится на подзоны, где доминируют воды полярного и атлантического происхождения. В первой — средние летние величины концентрации хл “а” в ВПС составляют 0.9 мг/м^3 , а во второй — 1.3 мг/м^3 [31]. На разрезе через континентальный склон Гренландии в июле 2013 г. происходило увеличение концентрации Xl_0 до максимальных для всего исследованного района значений (3.63 мг/м^3). При этом концентрации Si и PO_4 на поверхности снижались ниже лимитирующих рост фитопланктона (рис. 5). Такая картина свидетельствует о массовом раз-

витии фитопланктона в этом районе Северной Атлантики, характерном для стадии “цветения”.

Таким образом, согласно литературным данным, в летний период изменчивость средних величин концентрации хл “а” в ВПС для различных гидрологических зон моря Ирмингера незначительна — от 0.8 до 1.3 мг/м^3 . Следует отметить, что для отдельных точек в этом районе вариабельность может быть значительной, о чем свидетельствуют наши данные. В начале июля 2013 г. на разрезе по 59.5° с.ш. в этом районе Северной Атлантики концентрация Xl_0 изменялась ~ в 50 раз — от 0.07 до 3.6 мг/м^3 .

Важнейшим элементом сезонного цикла фитопланктона в Северной Атлантике является весеннее “цветение” [44]. В районе, где проходили наши исследования (рис. 1), оно начинается в период с середины апреля до конца мая, а его интенсивность и продолжительность варьируют в широких пределах в разных биогеографических зонах [27, 28]. Одной из характеристик стадии сезонной сукцессии является концентрация в воде основных биогенных элементов. Проследить закономерность пространственного распределения фосфатов (PO_4) и растворенного кремния (Si) и их связь с первичной продукцией удалось

в районе работ. Концентрация фосфатов в поверхностном слое (PO_4) была ниже лимитирующей рост и фотосинтез фитопланктона ($0.2 \mu\text{M}$) [23] восточнее фронта Прохода Рокколл. Западнее концентрация PO_4 была выше этого предела и увеличивалась вплоть до ВГТ. Здесь наблюдалось резкое падение величин PO_4 (рис. 5). В целом для разреза отмечена невысокая вариабельность концентрации фосфатов в поверхностном слое ($\text{CV} = 30\%$). Концентрация Si варьировала в более широких пределах ($\text{CV} = 63\%$). Концентрация растворенного кремния была выше лимитирующей ($2 \mu\text{M}$) [19] на станциях шельфа и склона у Британских островов, восточной части Исландской котловины, над хребтом Рейкьянес и в водах ТВСР и ТИ. В западной части Исландской котловины, в море Ирмингера и зоне действия ВГТ концентрация Si в поверхностном слое была ниже $2 \mu\text{M}$ (рис. 5).

Известно, что диатомовый фитопланктон как основной потребитель растворенного кремния в Северной Атлантике [29] в летний период снижает концентрацию этого элемента до величин ниже лимитирующих [26]. При этом содержание фосфатов остается достаточным для поддержания роста других групп фитопланктона [31, 46]. Невысокие в целом средние измеренные величины Xl_0 и $\text{ПП}_{\text{инт}}$, соответственно $0.59\text{--}1.3 \text{ мг/м}^3$ и $187\text{--}379 \text{ мгС/м}^2$ в день (табл. 3), говорят о том, что в начале июля 2013 г. сообщества фитопланктона в районе 59.5° с. ш. в Северной Атлантике находились на стадии после или в конце весеннего “цветения”, а их развитие было лимитировано содержанием основных биогенных элементов. На это указывает достоверная положительная связь между логарифмами значений АЧ_M , рассчитанных по VGPM и PO_4 ($R = 0.58$, $p < 0.05$, $N = 76$) и АЧ_M и Si ($R = 0.51$, $p < 0.05$, $N = 76$).

Величины первичной продукции в столбе воды могут быть лимитированы низким уровнем приходящей солнечной радиации. По этой причине, а также в связи с необходимостью разработки расчетных методов определения первичной продукции по различным абиотическим факторам большой интерес вызывают оценки эффективности фотосинтеза в столбе воды (ψ) [20], рассчитываемого как отношение между средним для слоя фотосинтеза дневным ассимиляционным числом (ДАЧ_c) и приходящей дневной солнечной радиацией (I_0). Величина ψ характеризует эффективность утилизации I_0 в процессе фотосинтеза и используется в моделях расчета первичной продукции [12].

Из табл. 2 видно, что значения ψ к северо-западу от Фарерских о-вов были в 2.7 раза выше, чем на разрезе между Шетландскими и Фарерскими о-вами, а средние значения изменялись от 0.5 до $1.33 \text{ гС/г хл “a”/Ein}\times\text{м}^2$. На трансатлантическом разрезе средние для биогеохимических провинций значения ψ менялись незначительно — от 0.22 в NADR до $0.42 \text{ гС/г хл “a”/Ein}\times\text{м}^2$ в NECS (табл. 3), а средняя для всего разреза величина оказалась равной $0.27 \text{ гС/г хл “a”/Ein}\times\text{м}^2$. В целом такие величины ψ оказались в 2–2.5 раза ниже отмеченных нами ранее ($0.56\text{--}0.79 \text{ гС/г хл “a”/Ein}\times\text{м}^2$) для различных районов Северной Атлантики и Норвежского моря [1, 2]. В то же время для района I значения эффективности фотосинтеза были близки к величинам, приведенным в этих работах.

Таким образом, во время наших работ летом 2013 г. на больших акваториях Северной Атлантики исследованы масштабы пространственных изменений продукционных показателей фитопланктона. Одним из направлений дальнейших исследований является изучение межгодовой изменчивости связей этих параметров с положением фронтов и основных течений, чему будет способствовать проведение регулярных наблюдений в этом регионе.

Источник финансирования. Исследования пространственной изменчивости продукционных параметров фитопланктона были выполнены при финансовой поддержке Программы Президиума Российской академии наук № 49 “Взаимодействие физических, химических и биологических процессов в Мировом океане” (проект “Влияние абиотических и биотических факторов на пространственно-временную изменчивость фитопланктона и его продукционных характеристик”), исследование течений и термохалинных фронтов проводилось при финансовой поддержке гранта РФФИ № 18-05-00194.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ведерников В. И., Демидов А. Б. Первичная продукция и хлорофилл в северо-восточном районе Норвежского моря в июле 1995 г. // *Океанология*. 1997. Т. 37. № 2. С. 250–256.
2. Ведерников В. И., Демидов А. Б. Первичная продукция и хлорофилл в Северной Атлантике (сентябрь–октябрь 1991 г.) // *Океанология*. 1999. Т. 39. № 6. С. 876–886.
3. Винберг Г. Г., Кабанова Ю. Г., Кобленц-Мишке О. И. и др. Методическое пособие по определению первичной продукции органического вещества в водоемах

- радиоуглеродным методом. Минск: Изд-во Белорус. гос. ун-та, 1960. 26 с.
4. *Виноградов М. Е., Шушкина Э. А., Копелевич О. В., Шеберстов С. В.* Фотосинтетическая продукция Мирового океана по спутниковым и экспедиционным данным // *Океанология*. 1996. Т. 36. № 4. С. 566–575.
 5. *Виноградов М. Е., Шушкина Э. А., Незлин Н. П. и др.* Корреляционная связь различных параметров экосистемы пелагиали Мирового океана // *Океанология*. 1999. Т. 39. № 1. С. 64–74.
 6. *Гладышев С. В., Гладышев В. С., Гулев С. К., Соков А. В.* Модификации субполярных модальных вод в северо-восточной части Северной Атлантики: межгодовая и долгопериодная изменчивость // *Докл. РАН*. 2017. Т. 476. № 5. С. 571–575.
 7. *Демидов А. Б., Гагарин В. И., Мошаров С. А.* Определение первичной продукции в столбе воды по измерениям скорости фотосинтеза в поверхностной пробе и кривым вертикального распределения подводной освещенности и хлорофилла // *Океанология*. 2016. Т. 56. № 5. С. 701–707.
 8. *Кобленц-Мишке О. И., Волковинский В. В., Кабанова Ю. Г.* Новые данные о величине первичной продукции Мирового океана // *Докл. АН СССР*. 1968. Т. 183. № 5. С. 1189–1192.
 9. *Ланно С. С., Гулев С. К., Добролюбов С. А. и др.* Северная Атлантика и ее влияние на климат Европы // *Актуальные проблемы океанологии* / Ред. Лавров Н. П. М.: Наука, 2003. 635 с.
 10. *Behrenfeld M. J., Boss E., Siegel D. A., Shea D. M.* Carbon-based ocean productivity and phytoplankton physiology from space // *Global Biogeochem. Cycles*. 2005. V. 19. № 1 doi: 10.1029/2004GB002299.
 11. *Behrenfeld M. J., Falkowski P. G.* Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentration // *Limnol. and Oceanogr.* 1997. V. 42. № 1. P. 1–20.
 12. *Behrenfeld M. J., Falkowski P. G.* A consumer's guide to phytoplankton primary productivity models // *Limnol. and Oceanogr.* 1997b. V. 42. № 7. P. 1479–1491.
 13. *Bender M., Ducklow H., Kiddon J. et al.* The carbon balance during the 1989 spring bloom in the N. Atlantic Ocean // *Deep-Sea Res. A*. 1992. V. 39. № 10. P. 1707–1725.
 14. *Berger W. H.* Global maps of primary productivity // *Productivity of the Ocean: Present and Past* / Eds. Berger W. H. et al. Wiley. Berlin. Wiley. 1989. P. 429–455.
 15. *Broecker W. S.* The great ocean conveyor // *Oceanography*. 1991. V. 4. № 2. P. 79–89.
 16. *Bury S. J., Boyd P. W., Prestona T. et al.* Size-fractionated primary production and nitrogen uptake during a North Atlantic phytoplankton bloom: implications for carbon export estimates // *Deep-Sea Res. I*. 2001. V. 48. № 3. P. 689–720.
 17. *Carr M.-E., Friedrichs M. A. M., Schmeltz M. et al.* A comparison of global estimates of marine primary production from ocean color // *Deep-Sea Res. II*. 2006. V. 53. № 5–7. P. 741–770.
 18. *Chipman D. W., Marra J., Takahashi T.* Primary production at 47°N and 20°W in the North Atlantic Ocean: a comparison between the ¹⁴C incubation method and mixed layer carbon budget // *Deep-Sea Res. II*. 1993. V. 40. № 1–2. P. 151–169.
 19. *Egge J. K., Aksnes D. L.* Silicate as regulating nutrient in phytoplankton competition // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1992. V. 83. P. 281–289.
 20. *Falkowski P.* Light-shade adaptation and assimilation numbers // *J. Plankton Res.* 1981. V.3. № 2. P. 203–216.
 21. *Fay A. R., McKinley G. A.* Global trends in surface ocean pCO₂ from in situ data // *Global Biochem. Cycl.* 2013. V. 27. № 2. P. 541–557.
 22. *Fernandez C., Raimbault P., Garcia N. et al.* An estimation of annual new production and carbon fluxes in the northeast Atlantic Ocean during 2001 // *J. Geophys. Res.* 2005. V. 110. № C7. doi: 10.1029/2004JC002616.
 23. *Fisher T. R., Peele E. R., Ammerman J. W., Harding L. W. J.* Nutrient limitation of phytoplankton in Chesapeake Bay // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1992. V. 82. P. 51–63.
 24. *Forget M. H., Fuentes-Yaco C., Sathyendranath S. et al.* Computation of primary production from remote sensing of ocean colour at the northwestern Atlantic C-SOLAS Lagrangian site // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2007. V. 352. P. 27–38.
 25. *Grasshoff K., Kremling K., Ehrhardt M.* Methods of seawater analysis, 3rd edition. Weinheim, New York. Wiley-VCH. 1999. 632 p.
 26. *Gudfinnson H. G., Debes H., Falkenhaug T. et al.* Abundance and productivity of the pelagic ecosystem along transect across the Mid Atlantic Ridge in June 2003 // *ICES CM2008/C12*. 2008.
 27. *Gudmundsson K.* Long-term variation in phytoplankton productivity during spring in Icelandic waters // *ICES J. Mar. Sci.* 1998. V. 55. P. 635–643.
 28. *Henson S. A., Robinson I., Allen J. T., Waniek J. J.* Effect of meteorological conditions on interannual variability in timing and magnitude of the spring bloom in the Irminger Basin, North Atlantic // *Deep-Sea Res.* 2006a. V. 53. № 10. P. 1601–1615.
 29. *Henson S. A., Sanders R., Holeton C., Allen J. T.* Timing of nutrient depletion, diatom dominance and a lower-boundary estimate of export production for Irminger Basin, North Atlantic // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2006b. V. 313. P. 73–84.
 30. *Hickman A. E., Moore C. M., Sharples J. et al.* Primary production and nitrate uptake within the seasonal thermocline of a stratified shelf sea // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2012. V. 463. P. 39–57.
 31. *Holliday N. P., Waniek J. J., Davidson R. et al.* Large-scale physical controls on phytoplankton growth in the Irminger Sea Part I: Hydrographic zones, mixing and stratification // *J. Mar. Sys.* 2006. V. 59. № 3–4. P. 201–218.
 32. *Holm-Hansen O., Riemann B.* Chlorophyll a determination: improvements in methodology // *Oikos*. 1978. V. 30. P. 438–447.
 33. *JGOFS (Joint Global Ocean Flux Study Protocols). Protocols for the Joint Global Ocean Flux Study Protocols (JGOFS). Core Meas, Manual Guides.* 1994. P. 119–122.
 34. *Joint I., Pomroy A., Savidge G., Boyd P.* Size-fractionated primary production in the northeast Atlantic in May–July 1989 // *Deep-Sea Res. II*. 1993. V. 40. № 1–2. P. 423–440.

35. *Martin J. H., Fitzwater S. E., Gordon M. et al.* Iron, primary production and carbon-nitrogen flux studies during the JGOFS North Atlantic bloom experiment // *Deep-Sea Res. II*. 1993. V. 40. № 1–2. P. 115–134.
36. *Martinez E., Antoine D., D'Ortenzio F., de Boyer Montegut C.* Phytoplankton spring and fall blooms in the North Atlantic in the 1980s and 2000s // *J. Geophys. Res.* 2011. V. 116. № C11029. doi: 10.1029/2010JC006836.
37. *Quay P., Stutsman J., Steinhoff T.* Primary production and carbon export rates across the subpolar N. Atlantic Ocean basin based on triple oxygen isotope and dissolved O₂ and Ar gas measurements // *Global Biogeochemical Cycles*. 2012. V. 26. GB2003. doi: 10.1029/2010GB004003.
38. *Richardson A. J., Schoeman D. S.* Climate impact on plankton ecosystems in the Northeast Atlantic // *Science*. 2004. V. 3605. P. 1609–1612.
39. *Saba V. S., Friedrichs M. A. M., Antoine D. et al.* An evaluation of ocean color model estimates of marine primary productivity in coastal and pelagic regions across the globe // *Biogeosciences*. 2011. V. 8. P. 489–503.
40. *Sabine C. L.* The oceanic sink for anthropogenic CO₂ // *Science*. 2004. V. 305. P. 367–371.
41. *Sarafanov A., Falina A., Mercier H. et al.* Mean full-depth summer circulation and transports at the northern periphery of the Atlantic Ocean in the 2000s // *J. Geophys. Res.* 2012. V. 117. C01014. doi:10.1029/2011JC007572.
42. *Sarmiento J. L., Slater R., Barber R. et al.* Response of ocean ecosystems to climate warming // *Global Biochem. Cycl.* 2004. V. 18. GB3003, doi:10.1029/2003GB002134.
43. *Sathyendranath S., Longhurst A., Caverhill C. M., Platt T.* Regionally and seasonally differentiated primary production in the North Atlantic // *Deep-Sea Res. I*. 1995. V. 42. № 10. P. 1773–1802.
44. *Siegel D. A., Doney S. C., Yoder J. A.* The North Atlantic spring bloom and Sverdrup's critical depth hypothesis // *Science*. 2002. V. 296. P. 730–733.
45. *Steemann Nielsen E.* The use of radioactive carbon (C¹⁴) for measuring organic production in the sea // *J. Cons. Perm. Ins. Explor. Mer.* 1952. № 18. P. 117–140.
46. *Waniek J., Holiday N. P.* Large-scale physical controls on phytoplankton growth in the Irminger Sea, Part II: Model study of the physical and meteorological preconditioning // *J. of Mar. Sys.* 2006. V. 59. № 3–4. P. 219–237.
47. *Uitz J., Claustre H., Morel A., Hooker S. B.* Vertical distribution of phytoplankton communities in open ocean: An assessment on surface chlorophyll // *J. Geophys. Res.* 2006. V. 111. C08005. doi: 10.1029/2005JC003207.
48. UNESCO. IOC manuals and Guides 12. Chemical methods for use in marine environment monitoring. 1983. 53 p.
49. *Zhai Li, Gudmundsson K., Miller P. et al.* Phytoplankton phenology and production around Iceland and Faroes // *Cont. Shelf Res.* 2012. V. 37. P. 15–25.

SPATIAL VARIABILITY OF PHYTOPLANKTON PRIMARY PRODUCTION CHARACTERISTICS IN THE NORTH ATLANTIC IN SUMMER 2013

© 2019 A. B. Demidov^{1*}, S. A. Mosharov^{1,2}, V. I. Gagarin¹, S. V. Gladyshev¹, L. A. Dukhova³, N. D. Romanova¹, I. V. Mosharova^{1,4}

¹ Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117997 Russia

² Bauman Moscow State Technical University, Moscow, 105005 Russia

³ Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow, 107140 Russia

⁴ Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119234 Russia

*e-mail: demspa@rambler.ru

Received November 30, 2017

After revision February 08, 2018

Spatial variability of phytoplankton primary production characteristics has been studied along the transects between Shetland Islands and Iceland (transect I) and along 59.5° N (transect II) from 30 June to 16 July 2013. It has been shown that surface chlorophyll *a* concentration (Chl₀) varied more than two order of magnitude from 0.07 to 6.67 mg/m³ (transect I) and from 0.02 to 3.63 mg/m³ (transect II). Water column integrated primary production (IPP) changed by a factor of 3.8 from 273 to 1040 and by a factor of 5.6 from 68 to 379 mgC/m² per day along transects I and II, respectively. It has been established that spatial variability of Chl₀ and IPP was consistent with distribution of the main surface flows and thermohaline fronts. That conclusion was made on the basis of reliable positive correlation between Chl₀ and the zonal potential temperature gradient ($R = 0.43$, $p < 0.01$, $N = 65$). Phytoplankton assimilation activity along transect II depends on nutrients concentration. That conclusion was confirmed by reliable positive correlation between optimum chlorophyll specific carbon fixation rate (P^b_{opt}) and phosphate concentration ($R = 0.58$, $p < 0.05$, $N = 76$) and between P^b_{opt} and dissolved silica ($R = 0.51$, $p < 0.05$, $N = 76$).

Keywords: primary production, chlorophyll, spatial variability, thermohaline front, North Atlantic