

УДК 581.132:574.583

ОЦЕНКА ВКЛАДА РАЗМЕРНЫХ ГРУПП ФИТОПЛАНКТОНА КАРСКОГО МОРЯ В ВЕЛИЧИНЫ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ И ХЛОРОФИЛЛА В РАЗНЫЕ СЕЗОНЫ

© 2024 г. А. Б. Демидов^{1,*}, Т. А. Белевич², Е. В. Еремеева¹, А. С. Тюрина¹,
О. В. Воробьева^{2,3}, В. А. Артемьев¹, Ю. О. Пронина¹, М. В. Флинт¹

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

²Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, биологический факультет, Москва, Россия

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

* e-mail: demspa@rambler.ru

Поступила в редакцию 30.01.2024 г.

После доработки 15.03.2024 г.

Принята к печати 08.08.2024 г.

По материалам 7 экспедиций 2017–2023 гг. впервые рассмотрены сезонные изменения вклада размерных групп фитопланктона в суммарные величины первичной продукции (ПП) и хлорофилла “а” (Хл) Карского моря. Микро- и нанопланктон (МФ+НФ) ($> 3 \mu\text{m}$) доминировал в составе сообщества в течение всего свободного ото льда периода (июнь–октябрь). Особенно его преобладание было заметно в период весеннего “цветения” фитопланктона сразу после освобождения акватории ото льда (до 97% по ПП и до 93% по Хл). Роль пикофитопланктона (ПФ) ($< 3 \mu\text{m}$) возрастала летом (июль, август) (до 50% по ПП и до 44% по Хл) и снижалась к концу вегетационного сезона (сентябрь, октябрь). Сезонные изменения размерного состава фитопланктона определялись, главным образом, изменчивостью температуры воды и приходящей солнечной радиации. Вклад ПФ в суммарный Хл возрастал (до 51%) на горизонтах глубинного хлорофильного максимума в июле и августе. Ассимиляционная активность ПФ была выше, чем МФ+НФ в июле–сентябре при повышении его вклада в суммарные ПП и Хл. Впервые проведена оценка годовых величин ПП размерных групп фитопланктона Карского моря: 8 ТгС (65%) для МФ+НФ и 5 ТгС (35%) для ПФ.

Ключевые слова: первичная продукция, хлорофилл “а”, размерные фракции фитопланктона, ассимиляционное число, сезонная изменчивость, вертикальная изменчивость, Карское море

DOI: 10.31857/S0030157424060068, EDN: FIPMRO

ВВЕДЕНИЕ

Размерная структура сообществ фитопланктона является одной из их важнейших характеристик наравне с таксономическим составом [28]. Размерный состав ассоциируется с функциональными группами фитопланктона, реакция которых на изменения в окружающей среде может быть различна [13, 27, 42, 61]. В связи с этим изменчивость размерного состава, а также вклад различных размерных групп в суммарные величины биомассы, концентрации хлорофилла “а” (Хл) и первичной продукции (ПП) часто используется при оценке влияния факторов среды на структуру и функционирование океанических экосистем в различных пространственно-временных шкалах [7, 57–60]. Считается, что изменения размерного состава фитопланктона играют критическую роль в передаче вещества и энергии по пи-

щевой цепи, в изменчивости в обмене CO_2 между океаном и атмосферой, а также в скорости осадконакопления [17, 28, 50].

Изучение динамики размерного состава фитопланктона в Арктическом океане (АО) особенно актуально в свете происходящих в этом регионе в последние десятилетия изменений ПП, связанных с быстрым потеплением, сокращением площади ледового покрова и опреснением поверхностного слоя [11, 36, 46, 71]. Существует точка зрения, что при таком сценарии стратегия сообществ направлена в сторону доминирования мелких размерных фракций фитопланктона [43, 44, 76]. В целом, возрастание вклада мелко-размерных фракций в суммарные величины Хл и ПП в настоящее время является одним из индикаторов влияния климатических трендов на состояние океанических экосистем [59].

Основной размерный спектр автотрофного планктона включает следующие классы: пикофитопланктон (ПФ) ($< 2 \mu\text{m}$), нанофитопланктон (НФ) ($2\text{--}20 \mu\text{m}$) и микрофитопланктон (МФ) ($> 20 \mu\text{m}$) [69]. В настоящей работе ПФ определяется, как клетки размером $< 3 \mu\text{m}$ (напр., [79]), а МФ и НФ объединены в единую размерную группу (МФ+НФ) $> 3 \mu\text{m}$.

Изменения размерного состава фитопланктона являются важной характеристикой сезонной сукцессии и следуют, главным образом, за сезонными изменениями температуры воды, фотосинтетически активной радиации (ФАР) и содержанием биогенных элементов [7]. Существует общее представление о сезонных изменениях вклада различных размерных групп в суммарные величины биомассы и ПП фитопланктона Северного полушария. Согласно им во время “цветения” фитопланктона, в зависимости от района, в зимне-весенний период или в начале лета в сообществе доминирует МФ [65]. В позднелетний период увеличивается вклад фракций НФ и ПФ [77]. Осенью вклад МФ снова может возрастать [39].

В сезонной динамике размерного состава арктического фитопланктона существенную роль может играть освещенность, как основной фактор, лимитирующий рост и фотосинтез в АО [10; 80]. Стоит отметить, что об изменениях размерного состава фитопланктона в течение всего сезонного цикла, или хотя бы в безледный период в АО, известно очень мало. Немногочисленные исследования охватывали отдельные части сезонного цикла [70]. Как правило, работы ограничивались каким-то одним сезоном года: весной [54; 62], летом [74] или осенью [67]. Таким образом, недостаточно данных и о влиянии различных абиотических факторов на вклад размерных групп в суммарные величины Хл, как показателя биомассы, и ПП в течение вегетационного сезона. Вышесказанное в полной мере относится к Карскому морю, где исследования сезонного цикла

размерного состава фитопланктона, в частности вклада различных фракций в суммарные величины Хл и ПП, никогда ранее не проводились.

Восстановление картины сезонных изменений позволяет произвести оценку годовых величин ПП различных размерных групп фитопланктона. Опорными значениями годовой ПП могут служить данные о величинах интегральной ПП (ИПП) и ПП, рассчитанной на площадь, свободную ото льда ($\text{ПП}_{\text{от}}$), полученные ранее для Карского моря по спутниковым данным и модельным расчетам [5]. Такая работа для Карского моря также никогда ранее не проводилась.

Исходя из вышеизложенного, целями настоящей работы являлись: (1) — оценка вклада ПФ и суммы МФ и НФ в суммарные величины Хл и ПП в безледный период (июнь — октябрь); (2) — выявление особенностей вертикальных изменений ПП и Хл размерных групп фитопланктона в Карском море в разные месяцы; (3) — оценка влияния абиотических факторов на сезонные изменения ПП и Хл размерных групп фитопланктона Карского моря; (4) — оценка годовых величин ПП размерных фракций фитопланктона Карского моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Источники данных и отбор проб. Изменчивость ПП и Хл размерных групп фитопланктона была исследована в Карском море в свободный ото льда период (июнь — октябрь) в 7 комплексных экспедициях (табл. 1).

Местоположение станций, на которых проводилось фракционирование фитопланктона показано на рис. 1. Горизонты отбора проб определялись после предварительного зондирования температуры, электропроводности и флуоресценции CTD-зондом SBE-911 и SBE-32 Plus (Sea-bird Electronics, США). Для определения содержания Хл и ПП пробы воды отбирали 5- или

Таблица 1. Источники данных

Рейс	Месяц	Год	Количество станций	Источники литературы
83-й “Академик Мстислав Келдыш»	Июнь	2021	11	[2; 4]
76-й “Академик Мстислав Келдыш»	Июль	2019	29	[3]
72-й “Академик Мстислав Келдыш»	Август — сентябрь	2018	29	[24]
69-й “Академик Мстислав Келдыш»	Сентябрь	2017	6	[1]
81-й “Академик Мстислав Келдыш»	Сентябрь	2020	18	данная работа
89-й “Академик Мстислав Келдыш»	Сентябрь — октябрь	2022	11	[22]
92-й “Академик Мстислав Келдыш»	Октябрь	2023	9	данная работа

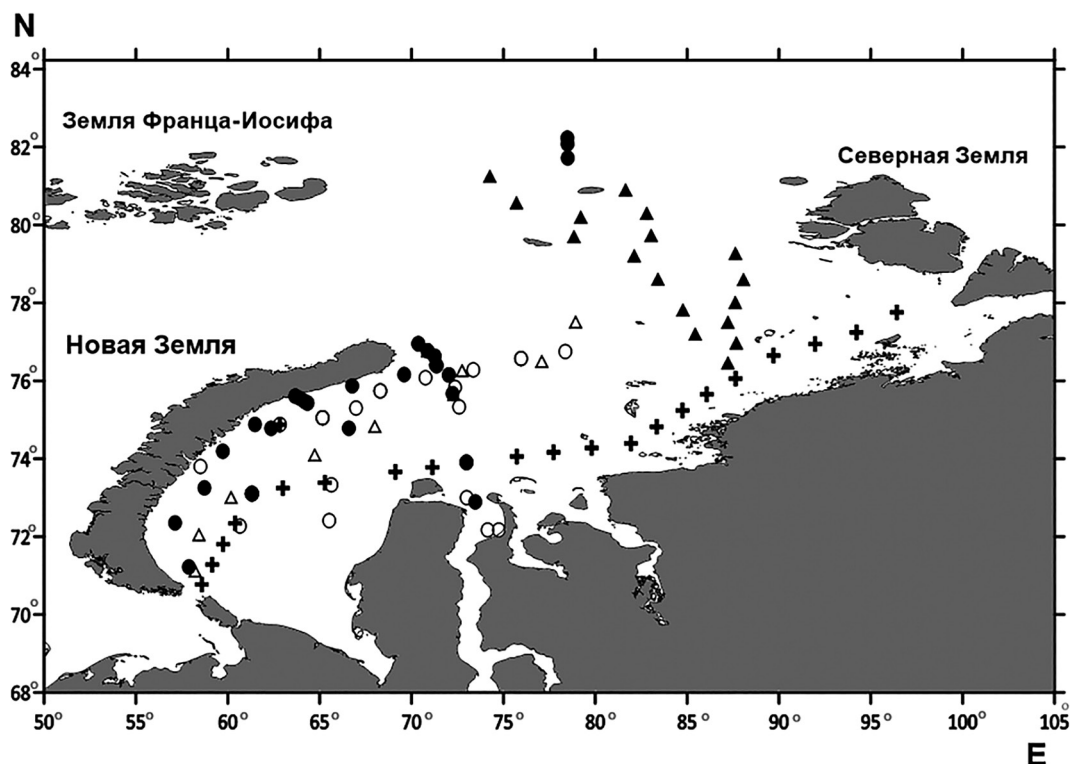


Рис. 1. Расположение станций, на которых выполнялось фракционирование фитопланктона в разные месяцы 2017–2023 гг. (табл. 1). Светлые треугольники – июнь; светлые кружки – июль; крестики – август; темные кружки – сентябрь; темные треугольники – октябрь.

10-литровыми пластиковыми батометрами комплекса Carousel Water Sampler с 6–10 горизонтов верхнего 100-метрового слоя. На мелководных станциях отбор проб был проведен до дна.

Определение ПП и расчет ИПП размерных групп фитопланктона. ПП измерялась при помощи радиоуглеродной модификации метода светлых и темных склянок [72]. Постановка опытов осуществлялась по схеме имитации световых условий [47, 73]. Для удаления загрязнений склянки предварительно обрабатывались 1N HCl. Перед отбором проб предварительно проводилось зондирование подводной облученности в диапазоне ФАР (см. ниже). Пробы воды объемом 250 мл помещались под нейтральные светофильтры с пропусканием, соответствующим облученности на глубине отбора. После добавления меченого по углероду гидрокарбоната натрия ($\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$) активностью 0.05 μCi на 1 мл пробы экспонировали в течение половины светового дня в палубном инкубаторе при естественном освещении. Температура воды в инкубаторе в течение экспозиции поддерживалась близкой к температуре поверхностного слоя моря (T_0) во время отбора проб. Схема фильтрации описана ниже в разделе “Фракционирование Хл и ПП”. После фильтрации пробы промыва-

ли фильтрованной морской водой, высушивали при комнатной температуре в течение приблизительно 3–4 часов и помещали в сцинтилляционный флакон. После добавления 10 мл сцинтилляционного коктейля “Optiphase HiSafe III” (PerkinElmer, США) счет активности фильтров проводили через 6 часов на сцинтилляционном радиометре “Triathler” (Hidex, Финляндия). По результатам определения ПП на разных горизонтах строилась кривая ее вертикального распределения. Нижняя граница слоя фотосинтеза ($H_{\text{ФС}}$) определялась как глубина, на которой ПП, измеренная радиоуглеродным методом, равнялась нулю. ИПП рассчитывали по методу трапеций [35]. Величине ИПП соответствовала площадь, ограниченная кривой вертикального распределения ПП.

Прямые измерения ПП на разных горизонтах и расчеты ИПП ПФ и суммы МФ и НФ были выполнены на 21 станции. По этим данным были рассчитаны эмпирические статистически значимые ($p < 0.01$) зависимости $\text{ИПП}_{\text{пико}}$ и $\text{ИПП}_{\text{м+н}}$ от, соответственно, $\text{ПП}_{0 \text{ пико}}$ и $\text{ПП}_{0 \text{ м+н}}$. Уравнения линейной регрессии имели следующий вид:

$$\begin{aligned} \text{ИПП}_{\text{пико}} &= 19.93 \text{ ПП}_{0 \text{ пико}} + 7.50, \\ R &= 0.62, p = 0.003, N = 21 \end{aligned} \quad (1)$$

$$\text{ИПП}_{\text{м+н}} = 10.57 \text{ ПП}_{0\text{м+н}} + 40.56, \\ R = 0.91, p < 0.0001, N = 21 \quad (2),$$

где ИПП_{пико} и ИПП_{м+н} – интегральная ПП ПФ и суммы МФ и НФ соответственно, ПП_{0 пико} и ПП_{0 м+н} – ПП этих размерных фракций на поверхности, R – коэффициент корреляции; p – уровень значимости; N – количество данных

Таким образом, анализируемый банк данных по ИПП_{пико} и ИПП_{м+н} включил 21 измеренную и 62 расчетных величины.

Определение концентрации Хл. Определение содержания Хл проводили флуориметрическим методом [33]. После фильтрации фильтры высушивали и хранили до анализа в морозильной камере при температуре -20°C не более суток в плотно закрытой емкости со свежeproкаленным силикагелем. Экстрагирование проводили 90%-м водным раствором ацетона в течение суток. Флуоресценцию полученных экстрактов измеряли на флуориметре Trilogy Turner Designs (США) до и после подкисления водным 1N раствором HCl. Калибровка флуориметра была проведена по спектрофотометрическому методу с использованием химически чистого Хл (Sigma) в качестве стандарта. Расчет концентрации Хл и феофитина “а” проводили согласно [34].

Фракционирование Хл и ПП. Для определения концентрации Хл во фракциях фитопланктона пробы воды объемом 1 л последовательно пропускали через нейлоновое сито с ячейей $20\text{ }\mu\text{m}$, ядерные фильтры с размером пор $3\text{ }\mu\text{m}$ (Reatrack, Россия) и стекловолокнистые фильтры GF/F ($\sim 0.7\text{ }\mu\text{m}$) под вакуумом не более 0.1 атм. Для определения ПП пробы объемом 250 мл после экспозиции были последовательно профильтрованы через нейлоновое сито $20\text{ }\mu\text{m}$, ядерные фильтры $3\text{ }\mu\text{m}$ и мембранные фильтры из нитроцеллюлозы фирмы “Sartorius” с размером пор $0.45\text{ }\mu\text{m}$. В этом случае вакуум не более 0.1 атм применялся только на последней стадии фильтрации.

Определение гидрохимических и оптических параметров. Пробы для определения pH, биогенных элементов (силикаты, фосфаты, нитраты, нитриты, аммонийный азот) и щелочности отбирались в пластиковую посуду 0.5 л без консервации. Определение концентрации биогенных элементов проводилось непосредственно на борту согласно [30]. Колориметрические определения были выполнены на спектрофотометре HACH Lange DR3900.

Расчет содержания растворенного неорганического углерода проводилось pH-Alk методом по термодинамическим уравнениям карбонат-

ного равновесия с применением концентрационных констант диссоциации угольной кислоты Роя [55] с поправками для вод со свойствами, отличными от морской воды [49]. Эти данные были использованы при расчетах ПП радиоуглеродным методом.

Интенсивность надводной облученности измеряли с использованием датчика падающей радиации в диапазоне ФАР LI-190SA (LI-COR, США), который каждую секунду фиксировал значения освещенности в диапазоне ФАР ($\mu\text{моль квантов/м}^2$ в секунду). В последующем эти величины использовались для расчета интегральной величины падающей радиации за световой день.

Измерения подводной облученности осуществлялись в следующем режиме. Датчик подводной освещенности LI-192SA, укрепленный вертикально на тросе, в режиме зондирования опускался на глубину $\sim 60\text{--}80\text{ м}$, а на мелководных станциях – до дна. В последующем для каждой глубины рассчитывались значения подводной освещенности в процентах от подповерхностной ФАР. На основе этих измерений восстанавливался профиль подводной освещенности и определялась глубина эвфотического слоя (1% ФАР) (Z_{eu}).

Статистические расчеты. Были применены методы параметрической статистики, требующие нормального распределения данных. Такой выбор позволил сделать нам тот факт, что различия между средней арифметической величиной (M) и медианой (Me) были незначительными. Вклад ПФ в суммарные величины ПП на поверхности составил в среднем 35 и 36% по M и Me соответственно. Для концентрации Хл соответствующие значения равнялись 31 и 32%. В столбе воды M и Me ПП_{пико} оказались равны (35%), а для Хл_{пико} эти величины составили 29 и 27% соответственно. Таким образом, можно заключить, что распределение исследуемых параметров было близким к нормальному, в качестве средней величины можно использовать M , а в качестве показателя разброса – стандартное отклонение (σ). Также на основании этих выводов для описания статистических связей был применен корреляционный анализ Пирсона. Достоверными считались связи при $p < 0.01$. Расчеты проводились с использованием программы Statistica 6 (StatSoft Inc., США).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Вклад размерных групп фитопланктона в суммарные величины Хл и ПП в разные месяцы. На рис. 2 и 3 представлены изменения вклада ПФ и МФ+НФ в суммарные величины Хл и ПП,

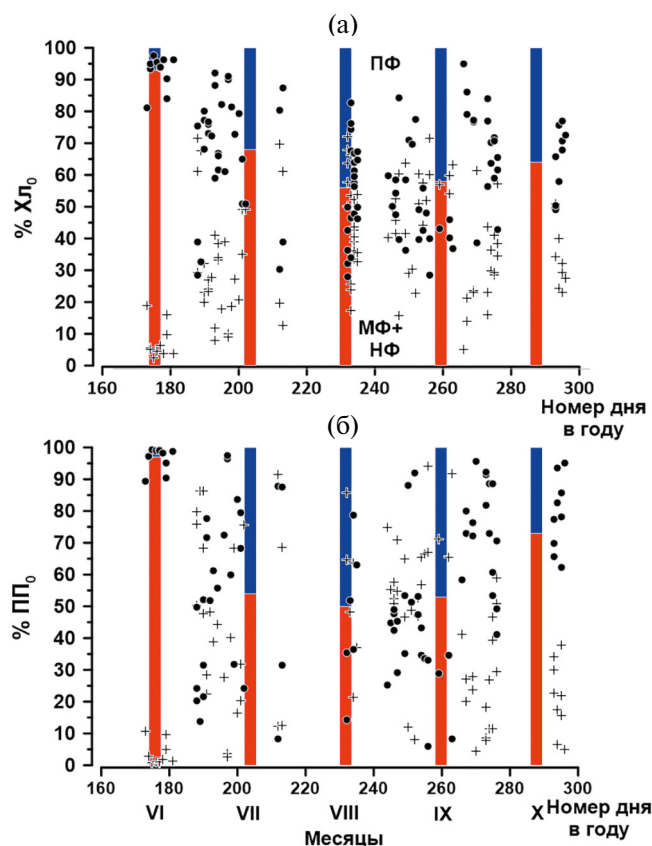


Рис. 2. Изменения в разные месяцы (июнь—октябрь) вклада (%) пикофитопланктона (ПФ) и суммы микро- и нанопланктона (МФ+НФ) в суммарные величины концентрации хлорофилла “а” и первичной продукции на поверхности. %Хл₀ — (а) и %ПП₀ — (б) соответственно. ПФ — крестики, МФ+НФ — темные кружки. Столбики — среднемесячный вклад ПФ (синий цвет) и МФ+НФ (красный цвет).

соответственно, на поверхности и в слое фотосинтеза с июня по октябрь. Статистические показатели этих изменений даны в табл. 2.

На поверхности (рис. 2) вклад ПФ в суммарные Хл (Хл_{0 пико}) и ПП (ПП_{0 пико}) был минимальным (7% и 3%) в июне, в период освобождения акватории Карского моря ото льда и массового развития фитопланктона. В это время в сообществе доминировали крупноразмерные фракции (МФ и НФ), вклад которых в величины Хл₀ и ПП₀ составлял, соответственно, 93 и 97% (табл. 2). В летний период роль Хл_{0 пико} и ПП_{0 пико} возрастала и достигала максимума в августе (44 и 50% соответственно). К концу вегетационного сезона вклад ПФ снижался и достигал в октябре 33% по Хл_{0 пико} и 27% по ПП_{0 пико}. При этом закономерно возрастала роль крупноразмерных фракций, вклад которых в октябре достигал 67 и 73%, соответственно, по Хл_{0 МФ+НФ} и ПП_{0 МФ+НФ} (рис. 2, табл. 2).

В слое фотосинтеза (рис. 3) сезонные изменения вклада ПФ в суммарную ИПП (ИПП_{пико})

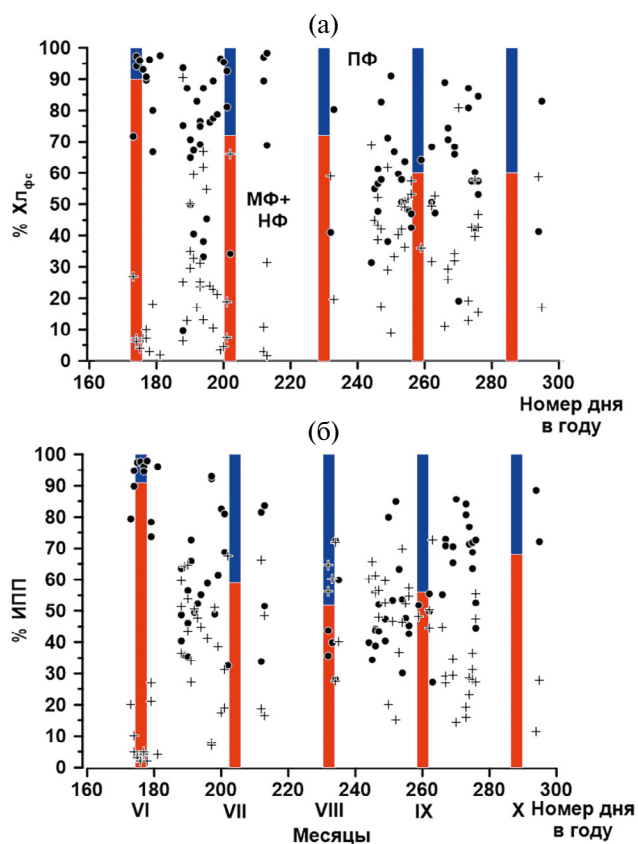


Рис. 3. Изменения в разные месяцы (июнь—октябрь) вклада (%) пикофитопланктона (ПФ) и суммы микро- и нанопланктона (МФ+НФ) в суммарные величины концентрации хлорофилла “а” и первичной продукции в слое фотосинтеза, %Хл_{фс} — (а) и %ИПП — (б) соответственно. ПФ — крестики, МФ+НФ — темные кружки. Столбики — среднемесячный вклад ПФ (синий цвет) и МФ+НФ (красный цвет).

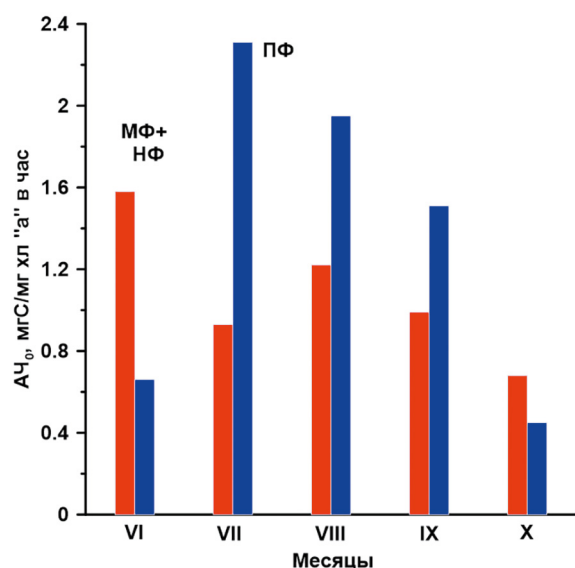
были сходны с динамикой величин на поверхности. Так, его минимальное значение (9%) отмечено в июне, а максимальное (48%) — в августе. К октябрю вклад ИПП_{пико} уменьшился до 32% (табл. 2). Соответственно, роль МФ и НФ (ИПП_{МФ+НФ}) уменьшалась с максимальных значений в июне (91%) до минимальных в августе (52%) и увеличивалась к концу вегетационного сезона (октябрь) до 68%. В отличие от ИПП_{пико}, вклад ПФ в суммарный Хл в слое фотосинтеза (Хл_{фс пико}) увеличивался от начала вегетационного сезона (июнь, 10%) к его концу (октябрь, 40%). Соответственно, вклад крупноразмерных фракций в этот период календарного года снижался с 90 до 60% (рис. 3, табл. 2).

В июне, во время массового развития фитопланктона в открытых районах Карского моря ассимиляционная активность МФ и НФ, выраженная ассимиляционным числом на поверхности (АЧ_{МФ+НФ}), в среднем в 2,4 раза превосходила ПФ (АЧ_{пико}) (1,58 и 0,66 мгС/мг хл “а” в час

Таблица 2. Вклад размерных групп фитопланктона в суммарные величины первичной продукции и хлорофилла “а” на поверхности и в слое фотосинтеза и их ассимиляционное число в разные месяцы

Месяц	Статистика	% $ПП_0$ пико	% $ПП_0$ м+н	% ИПП пико	% ИПП м+н	% $Хл_0$ пико	% $Хл_0$ м+н	% $Хл_{фс}$ пико	% $Хл_{фс}$ м+н	$АЧ_0$ пико	$АЧ_0$ м+н
Июнь	М	3	97	9	91	7	93	10	90	0.66	1.58
	σ	4	4	9	9	5	5	9	9	0.57	1.00
	N	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11
Июль	М	46	54	41	59	32	68	28	72	2.31	0.93
	σ	28	28	18	18	18	18	24	24	2.40	0.54
	N	23	23	23	23	29	29	23	23	23	23
Август	М	50	50	48	52	44	56	28	72	1.95	1.22
	σ	25	25	19	19	16	16	24	24	1.61	0.55
	N	8	8	8	8	24	24	4	4	8	8
Сентябрь	М	47	53	44	56	42	58	40	60	1.51	0.99
	σ	25	25	17	17	18	18	17	17	1.21	0.41
	N	32	32	32	32	32	32	31	31	32	32
Октябрь	М	27	73	32	68	33	67	40	60	0.45	0.68
	σ	16	16	12	12	10	10	16	16	0.40	0.42
	N	17	17	10	10	17	17	8	8	17	17

Примечания. % $ПП_0$ пико — вклад пикофитопланктона в суммарную величину первичной продукции на поверхности; % $ПП_0$ м+н — вклад суммы микро- и нанопланктона в суммарную величину первичной продукции на поверхности; % ИПП пико — вклад пикофитопланктона в суммарную величину первичной продукции в столбе воды; % ИПП м+н — вклад суммы микро- и нанопланктона в суммарную величину первичной продукции в столбе воды; % $Хл_0$ пико — вклад пикофитопланктона в суммарную величину концентрации хлорофилла “а” на поверхности; % $Хл_0$ м+н — вклад суммы микро- и нанопланктона в суммарную величину концентрации хлорофилла “а” на поверхности; % $Хл_{фс}$ пико — вклад пикофитопланктона в суммарную величину концентрации хлорофилла “а” в слое фотосинтеза; % $Хл_{фс}$ м+н — вклад суммы микро- и нанопланктона в суммарную величину концентрации хлорофилла “а” в слое фотосинтеза; М — средняя арифметическая величина; σ — стандартное отклонение; N — количество данных.

**Рис. 4.** Среднемесячные значения ассимиляционного числа на поверхности ($АЧ_0$) пикофитопланктона (ПФ, синий цвет) и суммы микро- и нанопланктона (МФ+НФ, красный цвет).

соответственно) (рис. 4). В июле $АЧ_0$ пико возросло в 3.5 раза до 2.31 мгС/мг хл “а” в час и оставалось довольно высоким в августе и сентябре (1.95 и 1.51 мгС/мг хл “а” в час соответственно). В эти месяцы $АЧ_0$ пико было выше, чем $АЧ_0$ м+н, соответственно, в 2.5, 1.6 и 1.5 раза (табл. 2). В октябре $АЧ_0$ пико снизилось в 3.4 раза по сравнению с сентябрем до 0.45 мгС/мг хл “а” в час. В целом, картины сезонных изменений $АЧ_0$ пико и $АЧ_0$ м+н оказались похожими. Исключением может считаться только повышенное среднее значение $АЧ_0$ м+н в июне в период абсолютного доминирования крупноразмерных фракций фитопланктона (рис. 4).

Вертикальная изменчивость вклада размерных групп фитопланктона в суммарные величины $Хл$ в разные месяцы. В июне вклад $Хл_0$ пико и $Хл_0$ м+н в суммарные величины практически не изменялся с глубиной. Разность между максимальным и минимальным значением составила всего 2% (рис. 5). В июле максимумы ПФ

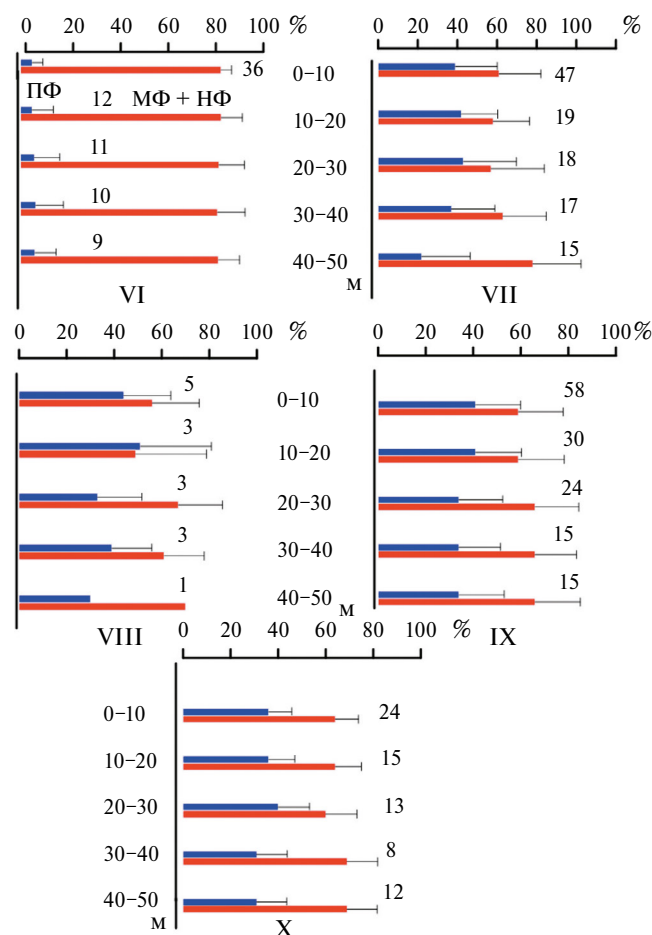


Рис. 5. Вертикальное распределение вклада (%) пикофитопланктона (ПФ, синий цвет) и суммы микро- и нанопланктона (МФ+НФ, красный цвет) в суммарные величины концентрации хлорофилла “а” в разные месяцы (июнь–октябрь). Представлены средние величины в слоях (вертикальная ось). Горизонтальные отрезки – стандартное отклонение, цифры у столбиков – количество измерений.

наблюдались в слоях 10–20 м и 20–30 м (42 и 43% соответственно), а минимум (22%) зарегистрирован в слое 40–50 м. Следует отметить, что максимумы вклада ПФ были выражены слабо и не превышали 6% по сравнению с ниже- и вышележащими слоями водного столба. В августе максимальный вклад $X_{\text{пико}}$ (51%) отмечен в слое 10–20 м. Второй, менее выраженный пик (39%) зарегистрирован в слое 30–40 м. Наибольшая величина превышения в этих максимумах по сравнению с соседними слоями воды составила 18%. В сентябре вклад $X_{\text{пико}}$ по глубинам изменялся незначительно. Разность между верхними слоями 0–10 м и 10–20 м и нижележащими была всего 7%. В октябре незначительное (4–7%) увеличение вклада $X_{\text{пико}}$ следует отметить в слое 20–30 м. В целом, в исследованный период наблюдалось уменьшение вклада ПФ на границе слоя фото-

синтеза по сравнению с поверхностью и, соответственно, увеличение роли крупных фракций МФ и НФ (рис. 5).

Зависимость вклада размерных групп фитопланктона в суммарные величины $X_{\text{л}}$ и $ПП$ от факторов среды. Корреляционный анализ позволил выявить связи вклада ПФ и МФ+НФ в суммарные величины $X_{\text{л}}$ и $ПП$ с абиотическими факторами, сезонные изменения которых показаны на рис. 6. В табл. 3 представлены статистически достоверные ($p < 0.01$) связи вклада $X_{\text{л}}$ и $ПП$ этих фракций с подповерхностной ФАР (I_0) и T_0 . С другими абиотическими факторами: концентрацией биогенных элементов и соленостью на поверхности, установить статистически достоверные связи не удалось.

Заметная положительная корреляция ($R = 0.49$ и 0.54) получена для связи $\%ПП_{\text{пико}}$ на поверхности и в слое фотосинтеза с T_0 . Соответственно, для $\%ПП_{\text{М+Н}}$ эта зависимость отрицательна.

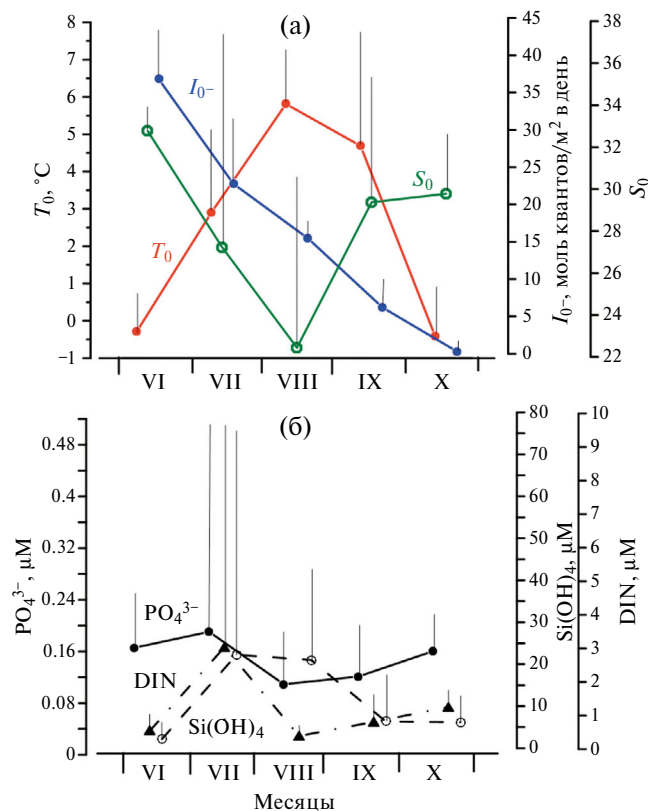


Рис. 6. Изменчивость в разные месяцы безледного периода (июнь–октябрь): (а) – температуры воды на поверхности (T_0), солености на поверхности (S_0) и подповерхностной фотосинтетически активной радиации (I_0); (б) – концентрации на поверхности фосфатов (PO_4^{3-}), растворенного неорганического азота (DIN) и растворенного кремния ($Si(OH)_4$). Представлены средние арифметические величины (символы) и стандартное отклонение (вертикальные отрезки).

Таблица 3. Корреляционные связи вклада первичной продукции и хлорофилла “а” различных размерных групп фитопланктона с подповерхностной ФАР и температурой воды на поверхности

Параметр	Статистика	$\% \text{ПП}_{0 \text{ пико}}$	$\% \text{ПП}_{0 \text{ м+н}}$	$\% \text{ИПП}_{\text{пико}}$	$\% \text{ИПП}_{\text{м+н}}$	$\% \text{Хл}_{0 \text{ пико}}$	$\% \text{Хл}_{0 \text{ м+н}}$	$\% \text{Хл}_{\text{фс пико}}$	$\% \text{Хл}_{\text{фс м+н}}$
I_0-	R	-0.21	0.21	-0.32	0.32	-0.39	0.39	-0.40	0.40
	N	90	90	83	83	111	111	81	81
	p	0.049	0.047	0.004	0.004	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001
T_0	R	0.49	-0.49	0.54	-0.54	0.44	-0.44	0.32	-0.32
	N	91	91	84	84	113	113	82	82
	p	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	0.003	0.004

Примечания. I_0- — подповерхностная ФАР; T_0 — температура воды на поверхности; R — коэффициент корреляции Пирсона; N — количество данных; p — уровень значимости. Другие условные обозначения см. в примечаниях к табл. 2.

Такая же закономерность, но при менее тесных связях ($R = 0.32$ и 0.44) отмечена и для $\% \text{Хл}_{\text{пико}}$ (табл. 3). Умеренная ($R = -0.32$) отрицательная связь получена для $\% \text{ИПП}_{\text{пико}}$ и I_0- . В противоположность, для $\% \text{ИПП}_{\text{м+н}}$ эта зависимость была положительной. $\% \text{Хл}_{\text{пико}}$ с I_0- коррелировал отрицательно ($R = -0.39$ и -0.40 для $\% \text{Хл}_{0 \text{ пико}}$ и $\% \text{Хл}_{\text{фс пико}}$ соответственно). В свою очередь, с $\% \text{Хл}_{0 \text{ м+н}}$ корреляция оказалась положительной.

Для рассмотрения вопроса, как уровень продуктивности влияет на доминирование той или иной размерной группы фитопланктона, были проанализированы связи вклада ПФ с суммарными величинами ПП и Хл (рис. 7). Статистически достоверные ($p < 0.01$) экспоненциальные зависимости были установлены между вкладом ПФ в суммарные величины ПП и Хл на поверхности и в слое фотосинтеза (рис. 7, табл. 4). Вклад ПФ уменьшался при увеличении уровня продуктивности акватории.

ПП размерных групп фитопланктона Карского моря в свободный ото льда период. Полученные данные о вкладе ПФ и МФ+НФ в суммарные величины ИПП (табл. 2) позволяют рассчитать ИПП (мгС/м^2 в день) этих размерных групп в конкретный месяц и, в целом, в период, свободный ото льда (июнь—октябрь). Кроме того, можно восстановить помесечные и годовые значения ПП этих фракций на площади, свободной ото льда ($\text{ПП}_{\text{тот}}$, ТгС) ($1 \text{ Тг} = 10^{12} \text{ г}$). В качестве опорных были взяты величины ИПП и $\text{ПП}_{\text{тот}}$ всего фитопланктона Карского моря, полученные ранее по спутниковым данным и модельным расчетам [5].

В течение исследованного периода среднемесячные величины $\text{ИПП}_{\text{м+н}}$ постоянно снижались от 254 мгС/м^2 в день в июне до 18 мгС/м^2 в день в октябре. $\text{ИПП}_{\text{пико}}$ возрастала от июня к июлю, когда был достигнут ее максимум (96 мгС/м^2 в день). Затем происходило

Таблица 4. Статистические показатели регрессионной зависимости вида $y = ae^{-bx}$ вклада первичной продукции и хлорофилла “а” пикофитопланктона от их суммарных величин (сумма всех фракций фитопланктона) на поверхности и в слое фотосинтеза

y	x	a	b	R	N	p
$\% \text{ПП}_{0 \text{ пико}}$	$\text{ПП}_{0 \text{ сум}}$	34.85	0.027	0.52	91	< 0.0001
$\% \text{ИПП}_{\text{пико}}$	$\text{ИПП}_{\text{сум}}$	39.88	0.001	0.45	84	< 0.0001
$\% \text{Хл}_{0 \text{ пико}}$	$\text{Хл}_{0 \text{ сум}}$	38.27	0.449	0.52	113	< 0.0001
$\% \text{Хл}_{\text{фс пико}}$	$\text{Хл}_{\text{фс сум}}$	37.15	0.014	0.64	82	< 0.0001

Примечания. $\% \text{ПП}_{0 \text{ пико}}$ — вклад пикофитопланктона в суммарную величину первичной продукции на поверхности; $\text{ПП}_{0 \text{ сум}}$ — первичная продукция на поверхности (сумма всех фракций фитопланктона); $\% \text{ИПП}_{\text{пико}}$ — вклад пикофитопланктона в суммарную величину первичной продукции в столбе воды; $\text{ИПП}_{\text{сум}}$ — интегральная первичная продукция (сумма всех фракций фитопланктона); $\% \text{Хл}_{0 \text{ пико}}$ — вклад пикофитопланктона в суммарную величину концентрации хлорофилла “а” на поверхности; $\text{Хл}_{0 \text{ сум}}$ — концентрация хлорофилла “а” на поверхности (сумма всех фракций фитопланктона); $\% \text{Хл}_{\text{фс пико}}$ — вклад пикофитопланктона в суммарную величину концентрации хлорофилла “а” в слое фотосинтеза; $\text{Хл}_{\text{фс сум}}$ — содержание хлорофилла “а” в слое фотосинтеза (сумма всех фракций фитопланктона) R — коэффициент корреляции; N — количество данных; p — уровень значимости.

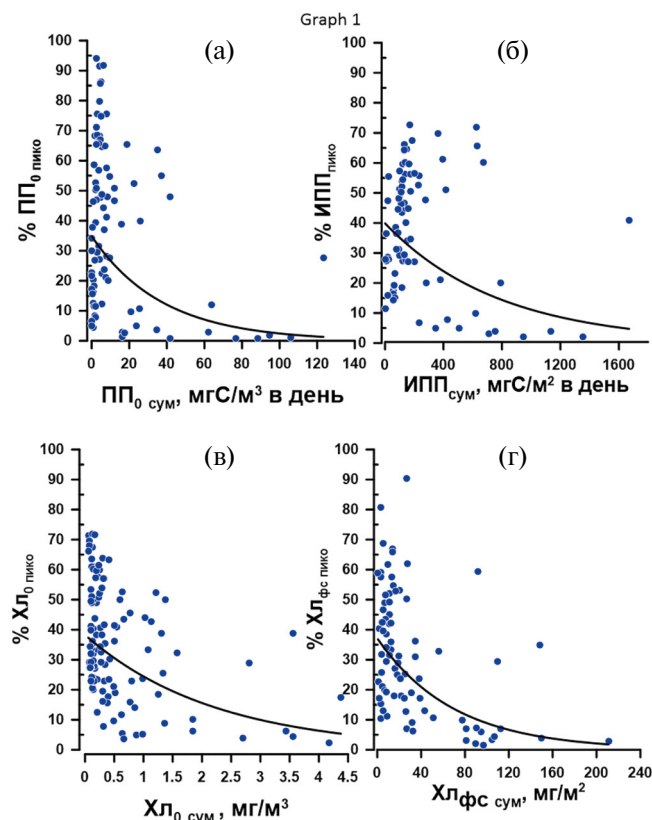


Рис. 7. Связи вклада первичной продукции пикопланктона с суммарными величинами на поверхности ($\%ПП_0 \text{ пико} - ПП_0 \text{ сум}$) (а) и ее интегральными величинами ($\%ИПП \text{ пико} - ИПП \text{ сум}$) (б). Связи вклада концентрации хлорофилла “а” пикопланктона с суммарными величинами на поверхности ($\%Хл_0 \text{ пико} - Хл_0 \text{ сум}$) (в) и ее величинами в слое фотосинтеза ($\%Хл_{фс} \text{ пико} - Хл_{фс} \text{ сум}$) (г). Линиями показаны экспоненциальные зависимости $y = ae^{-bx}$ (статистика представлена в табл. 4).

постепенное уменьшение среднемесячных величин этого параметра до 8 мгС/м^2 в день в октябре (рис. 8). Значения $ПП_{\text{ТОТ}}$ зависят от $ИПП$ и площади, свободной ото льда [5]. Их сезонный ход для ПФ и МФ+НФ следовал, в целом, одной схеме. Величины $ПП_{\text{ТОТ МФ+НФ}}$ имели максимум в июле, $ПП_{\text{ТОТ пико}}$ — в августе. К концу вегетационного сезона $ПП_{\text{ТОТ}}$ уменьшалась, вследствие снижения $ИПП$ и увеличения площади ледяного покрова (рис. 8).

Исходя из данных, представленных в табл. 2, можно рассчитать среднегодовой вклад $ИПП_{\text{МФ+НФ}}$ и $ИПП_{\text{пико}}$ в суммарную годовую величину $ИПП$. Этот вклад составил 35% для ПФ и 65% для МФ+НФ. Таким образом, принимая во внимание, что ранее рассчитанная годовая величина $ПП_{\text{ТОТ}}$ Карского моря составила 13 ТгС [5], годовые величины $ПП_{\text{ТОТ пико}}$ и $ПП_{\text{ТОТ МФ+НФ}}$ равны 5 и 8 ТгС соответственно.

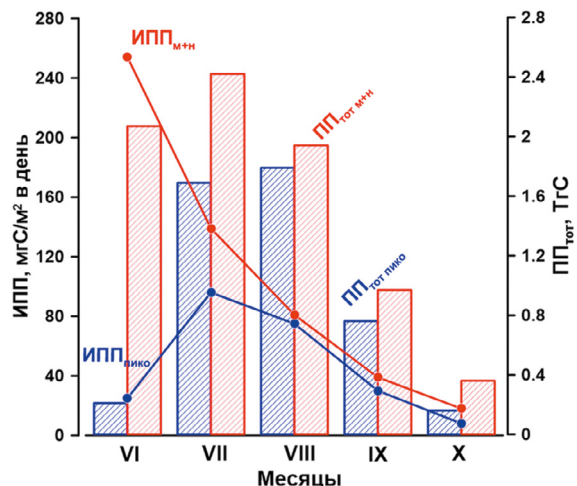


Рис. 8. Среднемесячные величины интегральной первичной продукции пикопланктона ($ИПП_{\text{пико}}$, синяя кривая), суммы микро- и нанопланктона ($ИПП_{\text{МФ+НФ}}$, красная кривая), первичной продукции пикопланктона, рассчитанной на площадь водоема ($ПП_{\text{ТОТ пико}}$, столбики с синей штриховкой) и первичной продукции суммы микро- и нанопланктона, рассчитанной на площадь водоема ($ПП_{\text{ТОТ МФ+НФ}}$, столбики с красной штриховкой).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Сравнение с литературными данными. Для сравнения полученных сезонных изменений размерного спектра фитопланктона мы использовали данные из Субарктических и Арктических районов. Во фьордах полуострова Лабрадор (Канада) летом и осенью ПФ вносил основной вклад в $ИПП$, в то время как картина по его вкладу в $Хл$ в столбе воды была не столь однозначна [70]. Летом и осенью в разных районах фьордовой системы полуострова по этому параметру мог доминировать как ПФ, так и МФ+НФ (рис. 5 в [70]).

В период с мая по июль 1993 г. в водах северо-восточной полыньи между Гренландией и Канадским арктическим архипелагом доминирование различных размерных групп зависело от стадии освобождения акватории ото льда [62]. При уменьшении площади ледового покрова доминирование мелкоразмерной фракции ($<5 \mu\text{m}$) сменялось преобладанием крупного фитопланктона ($>5 \mu\text{m}$). В этих же водах с апреля по июль 1998 г. в среднем фракция $>5 \mu\text{m}$ генерировала 81% $ПП$ [54].

Летом 2020 г. в Чукотском море вклад МФ+НФ и ПФ в суммарный $Хл$ составил 60 и 40% соответственно [74]. Осенью 2002 г. в море Бофорта фракция $<5 \mu\text{m}$ доминировала (75–95%) во вкладе в величину $Хл$ суммы (ПФ+НФ, до $20 \mu\text{m}$) [67]. К сожалению, отсутствие МФ в данных этих исследователей не позволяет восстановить полную

картину вклада всего размерного спектра фитопланктона в суммарный Хл.

В открытых водах Гренландского моря в мае доля крупноразмерных фракций была выше по сравнению с июнем и августом [65]. Также, в Гренландском море и соседних районах Баренцева моря в августе ПФ создавал основу для ПП [41].

Таким образом, результаты наших исследований и анализ приведенного литературного материала показывают, что, несмотря на биогеохимические различия исследованных регионов, общая тенденция в сезонной динамике размерного состава фитопланктона существует. Она заключается в доминировании крупноразмерных фракций в начале вегетационного сезона, в период освобождения акваторий ото льда и массового развития фитопланктона. Летом и осенью сдвиг размерного спектра сообщества направлен в сторону повышения роли мелкоразмерной фракции фитопланктона.

Контроль сезонных изменений размерных групп фитопланктона факторами среды. В настоящее время принятая точка зрения, касающаяся связи размерных фракций фитопланктона с абиотическими факторами, такова, что роль ПФ повышается при низком содержании биогенов и высокой температуре, а крупноразмерные фракции преобладают при высоких концентрациях биогенных элементов и низкой температуре. Из этого следует, что в продуктивных районах следует ожидать доминирование МФ, а в олиготрофных — ПФ (напр., [7, 8, 57–60]). Принципиально эту схему, применимую в различных районах Мирового океана, можно перенести и на сезонные изменения вклада различных размерных групп, когда в продуктивный весенний сезон доминируют крупноразмерные фракции, а в условно олиготрофный период летом повышается роль мелкоразмерной группы [38, 65, 68].

Данные, представленные в настоящей работе, свидетельствуют, что в Карском море справедлива зависимость вклада размерных фракций в суммарные Хл и ПП от T_0 в летний период. Так, в начале календарного лета (июнь) при низких значениях T_0 была велика роль МФ и НФ ($\geq 90\%$ по Хл и ПП). В середине и конце лета при повышении T_0 возрастала роль ПФ, вклад которого составлял около 50%, согласно ПП₀, ИПП и Хл₀. Подтверждением этому выводу служат и результаты корреляционного анализа, демонстрирующие, соответственно, положительную и отрицательную связи вклада ПФ и МФ+НФ с T_0 .

Общая закономерность распределения в течение безледного периода вклада размерных групп фитопланктона в суммарные величины ПП и Хл сохраняется также, если рассматривать его связь с содержанием биогенных элементов. Так, максимальный вклад ПФ (рис. 2 и 3) отмечен в августе и сентябре, когда содержание растворенного неорганического азота (DIN) и фосфатов (PO_4^{3-}) было минимальным в исследованный период (рис. 6 б).

В отличие от температуры, достоверной связи степени доминирования размерных фракций с концентрацией основных биогенных элементов обнаружено не было. Известно, что тесные корреляционные связи между концентрацией биогенных элементов и продукционными параметрами часто установить довольно сложно [18, 23, 31]. Такую картину определяют разнообразные причины. Прирост биомассы фитопланктона часто сдерживается не низким содержанием биогенов, а выеданием зоопланктоном, а также отмиранием и оседанием клеток [29]. Кроме того, время обогащения эвфотической зоны биогенными элементами в период зимней конвекции может наступать раньше времени достижения высоких величин ПП и Хл, отмечающихся при массовом развитии фитопланктона в период весеннего “цветения”. Поэтому, сезонные пики концентрации биогенов и продукционных параметров могут не совпадать [48, 75]. Также, при обогащении среды биогенными элементами скорость фотосинтеза может снижаться из-за энергетической конкуренции между ассимиляцией DIN и циклом Кальвина [26]. С другой стороны, при исчерпании биогенов в среде фитопланктон может использовать растворенный органический азот [25, 56], что позволяет, по-видимому, сохранять сравнительно высокую скорость фотосинтеза при лимитировании питательными веществами. В Карском море еще одной причиной слабой корреляции между продукционными параметрами и компонентами минерального питания может служить влияние аллохтонных биогенов, содержащихся в речных водах, которые являются одним из факторов, определяющих пространственную гетерогенность Карского моря (напр., [32]). Их влияние выражается в увеличении концентрации вследствие речного выноса в период после “цветения” в конце лета и осенью, когда свет становится основным фактором, лимитирующим ПП. Вышеизложенные причины могут привести к прямой, обратной или полному отсутствию зависимости между продукционными

параметрами и содержанием биогенных элементов в морях Сибирской Арктики [20].

Наряду с температурой воды и концентрацией биогенных элементов, световой фактор, как основной лимитирующий рост и фотосинтез, может играть одну из ключевых ролей в сезонной изменчивости ПП и Хл размерных групп фитопланктона АО [10, 15, 80]. В настоящей работе нами получены статистически достоверные отрицательные и положительные зависимости уровня приходящей ФАР с, соответственно, вкладом ПФ и МФ+НФ (табл. 3). Повышение роли мелкокоразмерных форм фитопланктона при уменьшении ФАР и содержания биогенных элементов (рис. 6) объясняется увеличением отношения поверхности клеток к их объему. При этом клетки малого размера получают конкурентные преимущества в использовании абиотического ресурса в условиях его лимитирования [28].

Таким образом, в Карском море в продуктивный сезон, сразу после освобождения акватории ото льда (конец июня) [2; 4] по Хл и ПП доминировала сумма МФ+НФ. По мере истощения верхнего продуцирующего слоя биогенными элементами и повышения T_0 роль ПФ возрастала (рис. 2 и 3, табл. 2). Повышение вклада ПФ в суммарные величины ПП, Хл и биомассы фитопланктона в Карском море в конце лета и осенью было отмечено ранее [1, 24]. Вклад ПФ в суммарные ПП и Хл в зависимости от уровня продуктивности снижался по экспоненте и на поверхности, и в столбе воды (рис. 7). Такая закономерность, по-видимому, является универсальной для Мирового океана. Ранее уменьшение вклада ПФ при возрастании продуктивности акватории отмечалось в разных его районах [45, 52, 63].

Вклад размерных групп фитопланктона в интегральные величины ПП и Хл в столбе воды в зависимости от его вертикального распределения. При сравнении рис. 2 и 3 обращает на себя внимание сходство схем сезонного распределения вклада ПФ и МФ+НФ в суммарные величины Хл₀, ПП₀ и ИПП. Так, вклад МФ+НФ был максимальным в июне, снижался до минимальных значений в августе и вновь повышался к концу вегетационного сезона. Иная картина получена для сезонных изменений Хл_{фс} размерных фракций, согласно которой Хл_{фс} пико увеличивался в течение всего безледного периода от июня к октябрю (рис. 3 а). Суммарное увеличение вклада ПФ в Хл_{фс} составило 30% (табл. 2). Причина такого типа изменчивости, по-видимому, заключается в увеличении вклада Хл_{пико} в слоях 10–20 м и 20–30 м в позднелетний и раннеосенний пе-

риоды по сравнению с началом вегетационного сезона (июнь) (рис. 5). Известно, что в Карском море в эти месяцы формируется глубинный хлорофильный максимум (ГХМ) [3, 21], явление, характерное в целом для всего АО [9, 14, 53]. ГХМ развивается, как правило, в области взаимодействия двух границ: верхней нутриклина и нижней эвфотической зоны, что создает компромиссные условия минерального питания и света для роста фитопланктона [19]. По-видимому, роль ПФ возрастает при уменьшении ФАР благодаря повышению эффективности поглощения света, присущей мелким клеткам [28]. Следует отметить, что необходимо привлечение большего объема данных по вертикальному распределению и Хл, и ПП размерных групп фитопланктона для подтверждения этих выводов.

Ассимиляционная активность размерных групп фитопланктона. Результаты исследования сезонной изменчивости $АЧ_{м+н}$ и $АЧ_{пико}$ показывают, что ассимиляционная активность МФ+НФ была выше в июне и октябре, месяцы наибольшего доминирования этих размерных групп. С июля по сентябрь, когда роль ПФ возрастала, картина менялась: $АЧ_{пико} > АЧ_{м+н}$ (рис. 4). Ранее, исследования, проведенные в Карском море в конце августа–сентябре 2018 г., показали превышение $АЧ_{пико}$ над $АЧ$ МФ и НФ на поверхности [24].

Теоретически удельная интенсивность фотосинтеза у мелкого фитопланктона должны быть выше, чем у крупной фракции из-за более высокого отношения площади поверхности к объему [28]. Это положение подтверждается анализом большого количества полевых и экспериментальных данных [40]. Тем не менее, во многих исследованиях получены противоречивые зависимости между $АЧ$ фитопланктона и размером его клеток. Одни авторы пришли к выводу, что максимальное $АЧ$ [16, 78] МФ выше, чем ПФ. Напротив, в других работах отмечено, что $АЧ$ уменьшается с увеличением размеров клеток [12, 37, 64, 66]. Третьи исследователи не находят отличий в ассимиляционной способности ПФ и МФ, отмечая при этом повышенную скорость метаболизма у НФ [51].

Сезонные изменения ИПП размерных групп фитопланктона и оценка ее годовой величины. Кривая сезонных изменений ИПП_{м+н} в Карском море, полученная по экспедиционным данным, (рис. 8) аналогична кривой сезонных изменений ИПП_{сум} [6] по модельным расчетам и спутниковым данным с максимумом в июне и постепенным уменьшением значений к концу вегетационного сезона. Несколько иной сезонный ход отмечен

для ИПП_{пико}. Максимум этого параметра приходится на июль, а минимальные значения отмечаются в июне и октябре, когда вклад ПФ в ПП незначителен (табл. 2). Сезонные изменения ПП_{тот} зависят как от величины ИПП, так и от площади, свободной ото льда. Максимумы ПП_{тот м+н} и ПП_{тот пико} отмечены, соответственно, в июле и августе, в месяцы с оптимальным сочетанием высоких величин ИПП и свободной ото льда акватории [5].

Оценка годовых величин ПП_{тот} размерных групп фитопланктона Карского моря никогда ранее не проводились. Неизвестны такие исследования и для других акваторий АО. Значения вклада ПП_{тот м+н} и ПП_{тот пико} в суммарную годовую ПП, соответственно, 65 и 35% можно сопоставить с оценкой Uitz et al., 2010, сделанной для всего Мирового океана. Согласно этой оценке вклад годовых величин ПП_{тот м+н} и ПП_{тот пико} в суммарную годовую ПП составляет 76 и 24% соответственно, что в первом приближении не противоречит результатам, полученным в настоящей работе.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Настоящая работа является первым обобщением данных по размерному составу фитопланктона (в терминах ПП и Хл) Карского моря. Неизбежно, что на выводы из такого рода исследования можно наложить некоторые ограничения. Так, недостаток экспедиционных данных не позволил нам полностью объяснить вертикальные изменения вклада размерных групп в ПП. Также, исследования, проведенные в разные сезоны и годы, ограничены каким-то одним районом Карского моря. При этом возникает неопределенность в разграничении влияния пространственной и временной изменчивости на исследуемые параметры. Карское море это водоем, находящийся под интенсивным воздействием речного стока. Поэтому, при накоплении достаточного количества данных необходимо рассматривать отдельно сезонные изменения фракций фитопланктона в опресненных и типично океанических водах. Несомненно, что сезонные изменения размерных групп фитопланктона должны рассматриваться с точки зрения не только bottom-up, но и top-down control. Поэтому, комплексные работы должны быть направлены также на оценку роли выедания фитопланктона зоопланктоном в сезонных изменениях вклада различных фракций в суммарные величины ПП и Хл.

Благодарности. Авторы благодарят старшего научного сотрудника В.И. Гагарина (ИО РАН) за помощь в обработке проб первичной продукции. Авторы благодарят также ведущего научного сотрудника Е.Г. Арашкевич (ИО РАН) за обработку проб хлорофилла в 69-м рейсе НИС “Академик Мстислав Келдыш”.

Вклады авторов. А.Б. Демидов — разработка концепции, финансирование работы за счет средств гранта, обеспечение данными, написание основной части текста статьи, подготовка иллюстративного материала. Т.А. Белевич — обеспечение данными, корректировка и дополнения текста. Е.В. Еремеева, А.С. Тюрина и О.В. Воробьева — обработка данных в экспедициях. В.А. Артемьев и Ю.О. Пронина — обеспечение данными. М.В. Флинт — организация экспедиций и их руководство.

Источник финансирования. Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (Грант № 23-27-00061).

Соблюдение этических стандартов. В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

Конфликт интересов. Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Белевич Т.А., Ильаш Л.В., Демидов А.Б., Флинт М.В. Распределение пикофитопланктона на Обском разрезе и в западной части Карского моря // *Океанология*. 2019. Т. 59. № 6. С. 964–973. <https://doi.org/10.31857/S0030-1574596964-973>
2. Белевич Т.А., Милютин И.А., Демидов А.Б., Флинт М.В. Весенний пикофитопланктон Карского моря // *Океанология*. 2022. Т. 62. № 5. С. 743–753. <https://doi.org/10.31857/S0030157422050021>
3. Демидов А.Б., Гагарин В.И., Еремеева Е.В. и др. Вертикальная изменчивость первичной продукции и хлорофилла в Карском море в середине лета: вклад подповерхностных максимумов в интегральные величины // *Океанология*. 2021. Т. 61. № 5. С. 737–752. <https://doi.org/10.31857/S003015742105004X>
4. 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. <https://doi.org/10.31857/S0030157422030030>
5. Демидов А.Б., Шеберстов С.В., Гагарин В.И. Оценка годовой величины первичной продукции Карского моря // *Океанология*. 2018. Т. 58. № 3. С. 391–403. <https://doi.org/10.7868/S003015741803005X>

6. Демидов А.Б., Шеберстов С.В., Гагарин В.И., Хлебонашев П.В. Сезонная изменчивость первичной продукции фитопланктона Карского моря по спутниковым данным // Океанология. 2017. Т. 57. № 1. С. 103–117.
<https://doi.org/10.7868/S0030157417010026>
7. Acevedo-Trejos E., Brandt G., Merico A., Lan Smith S. Biogeographical patterns of phytoplankton community size structure in the oceans // Glob. Ecol. Biogeogr. 2013. V. 22. P. 1060–1070.
8. Agawin N.S.R., Duarte C.M., Agush S. Nutrient and temperature control of the contribution of picoplankton biomass and production // Limnol. Oceanogr. 2000. V. 45. № 3. P. 591–600.
9. Ardyna M., Babin M., Gosselin M. et al. Parameterization of vertical chlorophyll a in the Arctic Ocean: impact of the subsurface chlorophyll maximum on regional, seasonal and annual primary production estimates // Biogeosciences. 2013. V. 10. № 3. P. 1345–1399.
10. Ardyna M., Gosselin M., Michel C. et al. Environmental forcing of phytoplankton community structure and function in the Canadian High Arctic: contrasting oligotrophic and eutrophic regions. Mar. Ecol. Prog. Ser. 2011. V. 442. P. 37–57.
11. Arrigo K.R., van Dijken G.L. Continued increases in Arctic Ocean primary production // Progr. Oceanogr. 2015. V. 136. P. 60–70.
12. Bouman H., Platt T., Sathyendranath S., Stuart V. Dependence of light-saturated photosynthesis on temperature and community structure // Deep-Sea Res. I. 2005. V. 52. P. 1284–1299.
<https://doi.org/10.1016/j.dsr.2005.01.008>.
13. Brown J.H., Gillooly J.F., Allen A.P. et al. Toward a metabolic theory of ecology // Ecology. 2004. V. 85. P. 1771–1789.
14. Brown Z.W., Lowry K.E., Palmer M.A. et al. Characterizing the subsurface chlorophyll a maximum in the Chukchi Sea and Canada Basin // Deep-Sea Res. II. 2015. V. 118. P. 88–104.
15. Brugel S., Nozais C., Poulin M. et al. Phytoplankton biomass and production in the southeastern Beaufort Sea in autumn 2002 and 2003 // Mar. Ecol. Progr. Ser. 2009. V. 377. P. 63–77.
16. Cermeño O.P., Estévez-Blanco P., Marañón E., Fernandez E. Maximum photosynthetic efficiency of size-fractionated phytoplankton assessed by ^{14}C uptake and fast repetition rate fluorometry // Limnol. Oceanogr. 2005. V. 50. № 5. P. 1438–1446.
17. Chisholm S.W. Phytoplankton size. In: Falkowski P.G., Woodhead A.D. (Eds.), Primary Productivity and Biogeochemical Cycles in the Sea. New York: Springer, 1992. P. 213–237.
18. Cota G.F., Pomeroy L.R., Harrison W.G. et al. Nutrients, primary production and microbial heterotrophy in the southeastern Chukchi Sea: Arctic summer nutrient depletion and heterotrophy // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1996. V. 135. P. 247–258.
19. Cullen J.J. Subsurface chlorophyll maximum layers: enduring enigma or mystery solved? // Annu. Rev. Mar. Sci. 2015. V. 7. P. 207–239.
20. Demidov A.B., Belevich T.A., Sheberstov S.V. Optimal Assimilation Number of Phytoplankton in the Siberian Seas: Spatiotemporal Variability, Environmental Control and Estimation using a Region-Specific Model // J. Mar. Sci. Eng. 2023. V. 11. № 522.
<https://doi.org/10.3390/jmse11030522>
21. Demidov A.B., Gagarin V.I., Vorobieva O.V. et al. Spatial and vertical variability of primary production in the Kara Sea in July and August 2016: The influence of the river plume and subsurface chlorophyll maxima // Pol. Biol. 2018. V. 41. № 3. P. 563–578.
<https://doi.org/10.1007/s00300-017-2217-x>
22. Demidov A.B., Kostyleva A.V., Artemiev V.A. et al. Vertical distribution of primary production and chlorophyll a in the eastern Kara Sea: Relations with river plume effects in late summer and autumn // Cont. Shelf Res. 2024.
<https://doi.org/10.1016/j.csr.2024.105176>
23. Demidov A.B., Mosharov S.A., Makkaveev P.N. Patterns of the Kara Sea primary production in autumn: Biotic and abiotic forcing of subsurface layer // J. Mar. Sys. 2014. V. 132. P. 130–149.
24. Demidov A., Sukhanova I., Belevich T. et al. Size-fractionated surface phytoplankton in the Kara and Laptev seas: environmental control and spatial variability // Mar. Ecol. Progr. Ser. 2021. V. 664. P. 59–77.
doi.org/10.3354/meps13652
25. Estrada M., Bayer-Giraldi M., Felipe J. et al. Light and nutrient effects on microbial communities collected during spring and summer in the Beaufort Sea // Aquat. Microb. Ecol. 2009. V. 54. P. 217–231.
<https://doi.org/10.3354/ame01268>
26. Falkowski P.G., Stone D.P. Nitrate Uptake in Marine Phytoplankton: Energy Sources and the Interaction with Carbon Fixation // Mar. Biol. 1975. V. 32. P. 77–84.
27. Finkel Z.V. Does phytoplankton cell size matter? The evolution of modern marine food webs. In: Falkowski P.G., Knoll A.H. (Eds.) Evolution of Aquatic Photoautotrophs. San Diego, Academic Press: 2007. P. 333–350.
28. Finkel Z.V., Beardall J., Flynn K.J. et al. Phytoplankton in a changing world: cell size and elemental stoichiometry. J. Plankton Res. 2010. V. 32. P. 119–137.
29. Goldman J.C., McCarthy J.J., Peavey D.G. Growth rate influence on the chemical composition of phytoplankton in oceanic waters // Nature. 1979. V. 279. P. 210–215.
<https://doi.org/10.1038/279210a0>.
30. Grasshoff K., Kremling K., Ehrhardt M. Methods of seawater analysis, 3rd edn. New York: Wiley, 1999.
31. Harrison W.G., Cota G.F. Primary production in polar waters: relation to nutrient availability // Polar Res. 1991. V. 10. P. 87–104.
<https://doi.org/10.3402/polar.v10i1.6730>

32. Holmes R.M., McClelland J.W., Peterson B.J. et al. Seasonal and annual fluxes of nutrients and organic matter from large rivers to the Arctic Ocean and surrounding seas // *Estuaries and Coasts*. 2012. V. 35. P. 369–382.
33. Holm-Hansen O., Lorenzen C.J., Holmes R.W., Strickland J.D.H. Fluorometric determination of chlorophyll // *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* 1965. V. 30. P. 3–15.
34. Holm-Hansen O., Riemann B. Chlorophyll a determination: improvements in methodology // *Oikos*. 1978. V. 30. P. 438–447.
35. Iserles A. A First Course in the Numerical Analysis of Differential Equations // Cambridge University Press, 2009, 459 p.
36. Kahru M., Lee Z., Mitchell B.G., Nevison Cynthia D. Effects of sea ice cover on satellite-detected primary production in the Arctic Ocean // *Biol. Lett.* 2016. V. 12. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2016.0223>
37. Kameda T., Ishizaka J. Size-fractionated primary production estimated by a two-phytoplankton community model applicable to ocean color remote sensing // *J. Oceanogr.* 2005. V. 61. P. 663–672.
38. Kim Y., Youn S.-H., Oh H.-J. et al. Seasonal Compositions of Size-Fractionated Surface Phytoplankton Communities in the Yellow Sea // *J. Mar. Sci. Eng.* 2022. V. 10. <https://doi.org/10.3390/jmse10081087>
39. Kostadinov T.S., Siegel D.A., Maritorena S. Global variability of phytoplankton functional types from space: assessment via the particle size distribution // *Biogeosciences*. 2010. V. 7. P. 3239–3257.
40. Kremer C.T., Thomas M.K., Litchman E. Temperature- and size-scaling of phytoplankton population growth rates: Reconciling the Eppley curve and the metabolic theory of ecology // *Limnol. Oceanogr.* 2017. V. 62. P. 1658–1670. <https://doi.org/10.1002/lno.10523>.
41. Kudryavtseva E., Kravchishina M., Pautova L. et al. Sea ice as a factor of primary production in the European Arctic: phytoplankton size classes and carbon fluxes // *J. Mar. Sci. Eng.* 2023. V. 11. <https://doi.org/10.3390/jmse11112131>
42. Le Quééré C., Harrison S.P., Prentice I.C. et al. Ecosystem dynamics based on plankton functional types for global ocean biogeochemistry models. *Glob. Change Biol.* 2005. V. 11. P. 2016–2040.
43. Li W.K.W., McLaughlin F.A., Lovejoy C., Carmack E.C. Smallest algae thrive as the Arctic Ocean freshens // *Science*. 2009. V. 326. P. 539.
44. Lee S.H., Ryu J., Lee D. et al. Spatial variations of small phytoplankton contributions in the northern Bering Sea and the southern Chukchi Sea. *GIScience Remote Sens.* 2019. V. 56. P. 794–810. <https://doi.org/10.1080/15481603.2019.1571265>
45. Lee S.H., Yun M.S., Jang H.K. et al. Size-differential photosynthetic traits of phytoplankton in the Chukchi Sea // *Cont. Shelf Res.* 2023. V. 255. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2023.104933>
46. Lewis K.M., van Dijken G.L., Arrigo K.R. Changes in phytoplankton concentration now drive increased Arctic Ocean primary production // *Science*. 2020. V. 369. P. 198–202. <https://doi.org/10.1126/science.aay8380>
47. Lohrenz S.E. Estimation of primary production by the simulated in situ method // *ICES mar. Sci. Symp.* 1993. V. 197. P. 159–171.
48. Lyngsgaard M.M., Markager S., Richardson K. How well does chlorophyll explain the seasonal variation in phytoplankton activity? // *Estuaries and Coasts*. 2017. V. 40. P. 1263–1275. <https://doi.org/10.1007/s12237-017-0215-4>
49. Makkaveev P.N. The total alkalinity in the anoxic waters of the Black sea and in sea-river mixture zones. Inter-governmental Oceanographic Commission. Joint IOC-JGOFS CO2 Advisory Panel Meeting. Seven Session. Annex V. UNESCO, 1998.
50. Marañón E. Phytoplankton size structure. In: Steele, J. H., Turekian, K., Thorpe, S. A. (Eds.), *Encyclopedia of Ocean Sciences*. Academic Press, Oxford: 2009.
51. Marañón E. Cell size as a key determinant of phytoplankton metabolism and community structure // *Annu. Rev. Mar. Sci.* 2015. V. 7. P. 241–64. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010814-015955>
52. Marañón E., Cermeño P., Latasa M., Tadonlécé R.D. Temperature, resources, and phytoplankton size structure in the ocean // *Limnol. Oceanogr.* 2012. V. 57. № 5. P. 1266–1278. <https://doi.org/10.4319/lo.2012.57.5.1266>
53. Martin J., Tremblay J.-E., Gagnon J. et al. Prevalence, structure and properties of subsurface chlorophyll maxima in Canadian Arctic waters // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2010. V. 412. P. 69–84.
54. Mei Z.P., Legendre L., Gratton Y. et al. Phytoplankton production in the North Water Polynya: size-fractions and carbon fluxes, April to July 1998 // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2003. V. 256. P. 13–27.
55. Millero F.J. Thermodynamics of the carbon dioxide system in oceans // *Geochim. et Cosmochim. Acta*. 1995. V. 59. № 4. P. 661–677.
56. Moschonas G., Gowen R.J., Paterson R.F. et al. Nitrogen dynamics and phytoplankton community structure: the role of organic nutrients // *Biogeochemistry*. 2017. V. 134. P. 125–145. <https://doi.org/10.1007/s10533-017-0351-8>.
57. Mousing E.A., Ellegaard M., Richardson K. Global patterns in phytoplankton community size structure – evidence for a direct temperature effect // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2014. V. 497. P. 25–38.
58. Mousing E.A., Richardson K., Ellegaard M. Global patterns in phytoplankton biomass and community size structure in relation to macronutrients in the open ocean // *Limnol. Oceanogr.* 2018. V. 63. P. 1298–1312.
59. Moran X.A.G., Lopez-Urrutia A., Calvo-Diaz A., Li W.K.W. Increasing importance of small phytoplankton in a warmer ocean // *Glob. Change Biol.* 2010. V. 16. P. 1137–1144.

60. Mouw C.B., Ciochetto A.B., Yoder J.A. A satellite assessment of environmental controls of phytoplankton community size structure // *Global Biogeochem. Cycles*. 2019. V. 33. P. 540–558.
61. Nair A., Sathyendranath S., Platt T. et al. Remote sensing of phytoplankton functional types // *Remote Sens. Environ.* 2008. V. 112. P. 3366–3375.
62. Pesant S., Legendre L., Gosselin M. et al. Size-differential regimes of phytoplankton production in the North-east Water Polynya (77° – 81° N) // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1996. V. 142. P. 75–86.
63. Roy S., Sathyendranath S., Bouman H., Platt T. The global distribution of phytoplankton size spectrum and size classes from their light-absorption spectra derived from satellite data // *Remote Sens. Environ.* 2013. V. 139. P. 185–197.
64. Richardson K., Bendtsen J., Kragh T., Mousing E.A. Constraining the distribution of photosynthetic parameters in the global ocean // *Front. Mar. Sci.* 2016. V. 3. № 269.
<https://doi.org/10.3389/fmars.2016.00269>
65. Richardson K., Markager S., Buch E. et al. Seasonal distribution of primary production, phytoplankton biomass and size distribution in the Greenland Sea // *Deep-Sea Res. I*. 2005. V. 52. P. 979–999.
66. Robinson A., Bouman H.A., Tilstone G.H., Sathyendranath S. Size class dependent relationships between temperature and phytoplankton photosynthesis-irradiance parameters in the Atlantic Ocean // *Front. Mar. Sci.* 2018. V.4. № 435.
<https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00435>
67. Schloss I.R., Nozais C., Mas S. et al. Picophytoplankton and nanophytoplankton abundance and distribution in the southeastern Beaufort Sea (Mackenzie Shelf and Amundsen Gulf) during Fall 2002 // *J. Mar. Sys.* 2008. V. 74. P. 978–993.
<https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2008.01.004>
68. Shiimoto A., Inoue K. Seasonal variations of size-fractionated chlorophyll a and primary production in the coastal area of Hokkaido in the Okhotsk Sea // *SN Applied Sciences*. 2020. V. 2.
<https://doi.org/10.1007/s42452-020-03739-2>
69. Sieburth J.M., Smetacek V., Lenz J. Pelagic ecosystem structure: heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions // *Limnol. Oceanogr.* 1978. V. 23. P. 1256–1263.
<https://doi.org/10.1002/lno.11768>
70. Simo-Matchim A.G., Gosselin M., Blais M. et al. Seasonal variations of phytoplankton dynamics in Nunatsiavut fjords (Labrador, Canada) and their relationships with environmental conditions // *J. Mar. Sys.* 2016. V. 156. P. 56–75.
71. Song H., Ji R., Jin M. et al. Strong and regionally distinct links between ice-retreat timing and phytoplankton production in the Arctic Ocean // *Limnol. Oceanogr.* 2021. V. 66. P. 2498–2508.
72. 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.
73. Steemann Nielsen E. Experimental methods for measuring organic production in the sea // *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer.* 1958. V. 144. P. 38–46.
74. Ting C.A.I., Qiang H.A.O., Youcheng B.A.I. et al. Variability of size-fractionated chlorophyll a in the high-latitude Arctic Ocean in summer 2020 // *Adv. Polar Sci.* 2022. V. 33. № 3. P. 253–266.
<https://doi.org/10.13679/j.advps.2021.0056>
75. Tiseliu P., Belgrano A., Andersson L., Lindahl O. Primary productivity in a coastal ecosystem: a trophic perspective on a long-term time series // *J. Plankton Res.* 2016. V. 38. № 4. P. 1092–1102.
<https://doi.org/10.1093/plankt/fbv094>.
76. Tremblay J.-É., Robert D., Varela D.E. et al. Current state and trends in Canadian Arctic marine ecosystems: I. Primary production // *Climatic Change*. 2012. V. 115. Is. 1. P. 161–178.
<https://doi.org/10.1007/s10584-012-0496-3>
77. Uitz J., Claustre H., Gentili B., Stramski D. Phytoplankton class-specific primary production in the world's oceans: Seasonal and interannual variability from satellite observations // *Global Biogeochem. Cycles*. 2010. V. 24.
<https://doi.org/10.1029/2009GB003680>
78. Uitz J., Huot Y., Bruyant F. et al. Relating phytoplankton photophysiological properties to community structure on large scales // *Limnol. Oceanogr.* 2008. V. 53. № 2. P. 614–630.
79. Vaulot D., Eikrem W., Viprey M., Moreau H. The diversity of small eukaryotic phytoplankton (< 3 µm) in marine ecosystems // *FEMS Microbiol. Rev.* 2008. V. 32. P. 795–820.
80. Yun M.S., Chung K.H., Zimmerman S. et al. Phytoplankton productivity and its response to higher light levels in the Canada Basin // *Pol. Biol.* 2012. V. 35. P. 257–268.

ESTIMATION OF THE CONTRIBUTION OF SIZE-FRACTIONATED PHYTOPLANKTON IN THE KARA SEA TO PRIMARY PRODUCTION AND CHLOROPHYLL *a* FOR DIFFERENT SEASONS

A. B. Demidov^{a, *}, T. A. Belevich^b, E. V. Eremeeva^a, A. S. Tiurina^a,
O. V. Vorobieva^{b, c}, V. A. Artemiev^a, J. O. Pronina^a, M. V. Flint^a

^a Shirshov Institute of Oceanology Russian Academy of Science, Moscow, Russia

^b Lomonosov Moscow State University, Faculty of Biology, Moscow, Russia

^c Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow, Russia

* e-mail: demspa@rambler.ru

Based on the data obtained during 7 expeditions (2017–2023) to the Kara Sea, seasonal variation in the contribution of phytoplankton size groups to the total values of primary production (PP) and chlorophyll *a* (Chl) are examined for the first time. Micro- and nanophytoplankton (MPh+NPh) ($> 3 \mu\text{m}$) dominated in the community composition during the entire ice-free period (June–October). Its predominance was especially noticeable during the spring “bloom” immediately after first-year sea-ice retreat (up to 97% for PP and up to 93% for Chl). The role of picophytoplankton (PPh) ($< 3 \mu\text{m}$) increased in summer (July, August) (up to 50% for PP and up to 44% for Chl) and decreased by the end of the growing season (September, October). Seasonal variation in the size composition of phytoplankton during the growing season was determined mainly by variability in water temperature and incoming solar radiation. The contribution of PPh to total Chl increased (up to 51%) at the depths of the deep chlorophyll maximum in July and August. The assimilation activity of PPh was higher than that of MPh+NPh in July–September, with an increase in its contribution to the total PP and Chl. For the first time, annual PP of the phytoplankton size groups in the Kara Sea was assessed, 8 TgC (65%) for MPh+NPh and 5 TgC (35%) for PPh.

Keywords: primary production, chlorophyll *a*, size-fractionated phytoplankton, assimilation number, seasonal variability, vertical variability, Kara Sea