

УДК 574.583(268.45)

## ПЕЛАГИЧЕСКИЕ АЛЬГОЦЕНОЗЫ БАРЕНЦЕВА МОРЯ В ОБЛАСТИ ЛЕДОВОЙ КРОМКИ В ВЕСЕННИЙ ПЕРИОД

© 2025 г. П. Р. Макаревич, Е. И. Дружкова, В. В. Ларионов\*

*Мурманский морской биологический институт РАН*

*Владимирская ул., 17, Мурманск, 183010 Россия*

*\*E-mail: larionov@mmbi.info*

Поступила в редакцию 05.07.2024 г.

После доработки 09.08.2024 г.

Принята в печать 25.10.2024 г.

В апреле 2019 г. на северо-востоке Баренцева моря проведены комплексные исследования фито-планктона одновременно с определением гидрологических характеристик. Целью работы было выявление особенностей структуры прикромочного цветения микроводорослей пелагиали в весенний период. Таксономический список организмов, обнаруженных на изученной акватории, включал 61 представителя, идентифицированного до вида. Показатель видового сходства (коэффициент Жаккара) альгоценозов в различных водных массах достигал уровня чуть более 20%, а именно: для сообществ атлантических и баренцевоморских вод – 24.69%, баренцевоморских и арктических – 23.08%, арктических и атлантических – 20.24%. В то же время между станциями в прикромочной зоне и близлежащими к ним на разрезе он составлял более 40%. Можно утверждать, что в период наблюдений отсутствовало влияние компонентов ледовой флоры на пелагические сообщества.

DOI: 10.31857/S0044459625010045, EDN: SOMMMC

Основой биопродуктивности морских экосистем является синтез органического вещества сообществами первичных продуцентов (Bunt, 1975). Главным его производителем являются одноклеточные водоросли (Hopes, Mock, 2015). Фитопланктон, наряду с альгофлорой морского льда, служит источником пищи и энергии для организмов более высоких трофических уровней, составляя основу всех морских пищевых сетей (Lizotte, 2001; Fernández-Méndez et al., 2015; Duncan, Petrou, 2022).

Наибольшая часть годовой первичной продукции пелагиали Баренцева моря формируется во время весеннего цветения микроводорослей, которое в северной части водоема традиционно связывают с прикромочной ледовой зоной (Biological Atlas..., 2000). Формирование этой области высокой продуктивности зависит от таких физических факторов, как таяние льда, количество поступающего света, стратификация водной толщи, обеспеченность биогенными элементами и т.д. (Qu et al., 2006; Oziel et al., 2017; Silva, 2021; Паутова и др., 2021).

Происходящие в настоящее время климатические изменения в Арктике оказывают значительное влияние на морские экосистемы (Barber et al., 2008; Smedsrud et al., 2013; Comiso, Hall, 2014). Комплексно воздействуя на функционирование экосистем, они затрагивают различные трофические уровни и изменяют биоразнообразие, структуру и продуктивность сообществ (IPCC, 2019; Bestion et al., 2021). В последнее время регистрируется увеличение объема и повышение температуры атлантических вод, поступающих в Баренцево море, и связанное с этим беспрецедентное сокращение площади акватории, занятой морским льдом, а также увеличение периода открытой воды (Comiso, 2012; Årthun et al., 2012; Voitsov et al., 2012; Oziel et al., 2017). Сезонное образование и таяние морского льда играют ключевую роль в глобальном круговороте вещества и энергии в океане. Более высокая изменчивость и более быстрое уменьшение толщины морского льда в окраинных морях имеют большое значение для понимания полярной климатической системы (Serreze et al., 2007; Meredith et al., 2019;

Mallett et al., 2021). Эти процессы влияют на сроки начала и окончания прикромочного цветения микроводорослей, в итоге приводят к изменениям в структуре биогеохимического круговорота в пелагиали (Ardyna et al., 2020) и, как следствие, требуют пересмотра оценки уровня первичного продуцирования в арктических морях (Horvat et al., 2017; Kinney et al., 2020).

Численность фитопланктона в Северном Ледовитом океане в последние десятилетия увеличивалась по мере потепления региона и исчезновения морского льда. Предполагаемыми причинами этого были расширение площади открытой воды и более длительный вегетационный период. Потеря морского льда в Северном Ледовитом океане способствовала повышению объема первичной продукции пелагических альгоценозов. Тем не менее остается открытым вопрос, будет ли продолжать расти данный показатель в случае дальнейшего усиления ледотаяния (Lewis et al., 2020).

Особый интерес вызывают фитопланктонные исследования в зоне ледовой кромки, которая представляет собой гидродинамически активную зону, занятую ледовыми полями. В то же время эта область является уникальным биотопом, где неразрывно связаны два компонента первичных продуцентов – пелагическая и ледовая флоры (Сажин и др., 2012; Oziel et al., 2019; Makarevich et al., 2022), являющиеся основой создания первичного органического вещества Баренцева моря (Johnsen et al., 2018; Wang et al., 2018). Физический процесс таяния морского льда имеет важное значение и оказывает влияние на динамику цветения фитопланктона (Fitch, Mooge, 2007). Началу активного периода вегетации микроводорослей в пелагиали предшествует развитие ледовой альгофлоры (Ильяш и др., 2012). В результате таяния льда клетки и споры, попадая в близлежащую пелагиаль, богатую биогенами, дают начало “весеннему цветению” (Schandelmeier, Alexander, 1981; Syvertsen, 1991). За сезонно отстающей краевой зоной льда следует массовое цветение фитопланктона, развивающегося вблизи и ниже кромки льда (Perrette et al., 2011). В этот период в пределах краевой ледовой зоны (marginal ice zone, MIZ) часто наблюдаются высокие концентрации хлорофилла и биомассы организмов (Паутова и др., 2021), при этом цветение простирается на тысячи километров по площади (Smith, Nelson, 1986; Moore, Abbott, 2000). Размер и расположение MIZ, определяемые как районы недавнего

таяния/отступления льда, меняются в зависимости от времени года и от года к году.

Структура планктонных альгоценозов северной части Баренцева моря среди ледовых полей и вблизи прикромочной зоны формируется за счет развития холодноводного комплекса диатомовых океанического и неритического происхождения. Для летнего периода в прикромочных водах характерно присутствие видов летнего тепловодного атлантического комплекса (Паутова и др., 2019), что свидетельствует об усилении влияния атлантических вод в арктическом бассейне (Паутова и др., 2021). В отдельные годы на акваториях с разреженным ледяным покровом основными первичными продуцентами могут являться пико- и нанофитопланктон (Кудрявцева и др., 2023).

Цветение фитопланктона в MIZ служит важным источником пищи для более высоких трофических уровней и оказывает значительное воздействие на биогеохимический цикл в регионе (Smith, Nelson, 1986; Arrigo et al., 1998).

В настоящем исследовании мы изучаем пространственно-временное распределение гидрологических показателей, структуру и фотосинтетическую активность сообществ микроводорослей пелагиали краевой ледовой зоны Баренцева моря. В работе использованы оригинальные данные, полученные в весенний период в труднодоступных и ранее не изученных районах баренцевоморской акватории в зоне ледовой кромки. Эти исследования дают возможность понять, как физический процесс таяния и сезонная динамика морского льда влияют на формирование структуры фитопланктонного сообщества в краевой ледовой зоне арктических морей.

Целью данной работы являлось выявление особенностей структуры прикромочного цветения в пелагиали Баренцева моря в весенний период.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для настоящей работы послужили планктонные сборы, выполненные на северо-востоке Баренцева моря в ходе экспедиционного рейса на НИС “Дальние Зеленцы” в весенний период (апрель) 2019 г. Были проведены исследования в районе кромки льда на трех гидробиологических разрезах (рис. 1).

Температуру и соленость водных масс определяли с помощью CTD-зонда SEACAT SBE19 plus V2 (Sea-Bird Scientific, США). Полученные

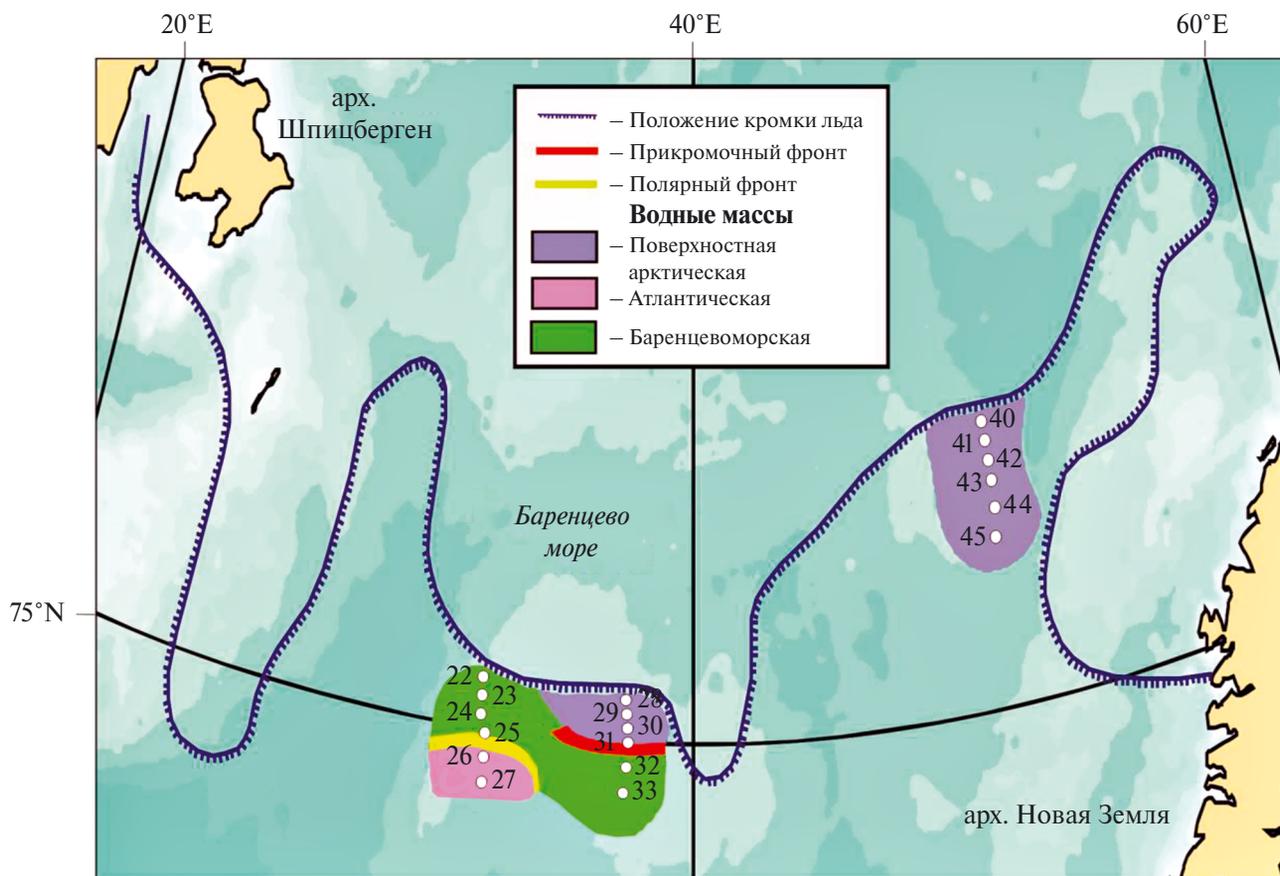


Рис. 1. Карта-схема района исследований и расположение станций отбора проб (22–33, 40–45).

данные были обработаны с использованием программного обеспечения производителя SBE19 SEACAT Profiler. Для выделения водных масс и определения их границ были использованы метод градиентов и классический T, S-анализ (Мамаев, 1987). В качестве критерия наличия фронтальной зоны на поверхности моря принималось значение горизонтальных градиентов температуры и солености, в 5 раз превышающее климатические градиенты для Баренцева моря:  $0.01^\circ\text{C}/\text{км}$  и  $0.001\text{‰}/\text{км}$  (Ожигин и др., 2016).

Пробы воды на фитопланктон отбирались батометром Нискина комплекса ROSETTE HydroBios MWS-12 на глубинах 0, 10, 25, 50 м — со стандартных горизонтов отбора гидробиологических проб (Edler, 1979).

Обработка полученного материала осуществлялась по стандартным гидробиологическим методикам: пробы объемом 2 л концентрировали с помощью метода обратной фильтрации до конечного объема 2–3 мл и фиксировали 40%-ным раствором формальдегида — конечная

концентрация составляла 2–4% (Dodson, Thomas, 1964; Суханова, 1983). Для таксономической идентификации организмов и подсчета клеток применяли счетную камеру Palmer-Maloney (Karlsen et al., 2010). Крупные и редкие формы подсчитывали в камере Горяева объемом 0.9 мл. Микроскопирование производили под световым микроскопом AxioImager D1 (“CarlZeiss”, Германия) при увеличении  $\times 400$ .

Названия видов и систематических групп, фитогеографические характеристики микроводорослей приведены согласно номенклатуре, принятой в электронных источниках (AlgaeBase: <https://www.algaebase.org>; WoRMS: <https://www.marinespecies.org/index.php>).

Биомассу микроводорослей рассчитывали по таблицам средних объемов клеток, вычисленных методом определения биологического объема вида (как  $\text{мкм}^3$  клеток в литре воды) по заданной геометрической форме (Makarevich et al., 1993; Sun, Liu, 2003).

РЕЗУЛЬТАТЫ

**Гидрологические параметры.** По гидрологическим показателям на акватории исследованного участка можно выделить три типа водных масс. В западной части (Разрезы I и II) наибольшую площадь занимали баренцевоморские воды, в восточной же области (Разрез III) они обнаруживались только в придонной пелагиали, а от поверхности до глубин 75–120 м распространялись поверхностные арктические водные массы. На двух южных станциях Разреза I прослеживалось влияние поверхностных атлантических течений в виде выраженного термоклина, поднимающегося от 115 м на Станции 27 до 65 м на Станции 26 и отделяющего теплые атлантические воды от подстилающих баренцевоморских. На северных станциях этого разреза (22–24) водная толща была однородной с характеристиками, соответствующими водной массе Баренцева моря. По максимальным горизонтальным градиентам температуры полярный фронт на поверхности моря располагался между Станциями 24 и 26. Южную часть Разреза II (Станции 31–33) также занимали баренцевоморские воды

с однородной гидрологической структурой. При этом на его северных станциях (28–30), расположенных в непосредственной близости от кромки льда, эти водные массы подстилали поверхностный слой холодных распресненных арктических вод, и на поверхности моря между Станциями 30 и 31 отмечался четко выраженный прикраевой фронт.

В табл. 1 указаны координаты станций, их глубина, дата и время отбора проб, а также величины температуры и солености воды в поверхностном слое. Количественные характеристики пелагических сообществ в водных массах различного генезиса представлены в табл. 2.

**Качественные и количественные показатели развития фитопланктона.** В фитопланктоне исследованной области Баренцева моря обнаружены организмы, относящиеся к четырем таксономическим группам: диатомовые – 36 видов, динофитовые – 23, криптофитовые и диктиофитовые – по 1 представителю. Всего зарегистрирован 61 вид. Полный список пелагических микроводорослей, определенных до видового уровня, представлен в табл. 3. Кроме этого, в пробах отмечены неидентифицированные диатомеи

**Таблица 1.** Координаты станций, общая глубина, дата и время отбора проб, температура ( $T_0$ ) и соленость ( $S_0$ ) воды в нулевом горизонте

Станция	Координаты		Общая глубина, м	Дата	Время	$T_0$ , °C	$S_0$ , ‰	
	широта	долгота						
Разрез I	22	75°10,524'	33°31,520'	180	09.04.2019	16:50	-0.05	34.93
	23	75°07,741'	33°29,499'	169	09.04.2019	23:05	0.36	34.96
	24	75°05,516'	33°28,871'	160	10.04.2019	02:05	0.29	34.95
	25	75°00,998'	33°29,848'	140	10.04.2019	04:50	0.17	34.96
	26	74°50,452'	33°30,127'	184	10.04.2019	07:15	1.22	34.98
	27	74°40,25'	33°29,237'	227	10.04.2019	09:30	2.15	34.98
Разрез II	28	75°06,146'	37°59,091'	187	11.04.2019	09:10	-1.26	34.70
	29	75°03,41'	38°00,220'	182	11.04.2019	14:40	-0.97	34.79
	30	75°01,521'	37°59,717'	182	11.04.2019	17:40	-0.84	34.81
	31	74°55,875'	38°01,617'	180	11.04.2019	21:30	-0.71	34.90
	32	74°46,291'	37°59,913'	155	12.04.2019	01:27	-0.65	34.93
	33	74°36,341'	37°59,838'	148	12.04.2019	04:05	-0.65	34.93
Разрез III	40	76°32,225'	49°39,950'	290	14.04.2019	20:10	-1.70	34.76
	41	76°29,245'	49°41,102'	290	15.04.2019	01:10	-1.75	34.75
	42	76°26,647'	49°40,620'	292	15.04.2019	03:05	-1.67	34.76
	43	76°21,913'	49°40,291'	246	15.04.2019	05:00	-1.72	34.74
	44	76°11,977'	49°40,183'	245	15.04.2019	07:15	-1.73	34.73
	45	76°02,077'	49°40,757'	235	15.04.2019	09:20	-1.68	34.74

**Таблица 2.** Количественные показатели развития фитопланктонных сообществ на исследованных горизонтах в различных типах водных масс: над чертой – численность (тыс. кл./л), под чертой – биомасса (мкг/л)

Тип в/м	Арктические				Баренцевоморские				Атлантические			
	0	10	25	50(*70)	0	10	25	50	0	10	25	50
Min	<u>1.2</u>	<u>0.0</u>	<u>0.8</u>	<u>0.1</u>	<u>0.9</u>	<u>1.1</u>	<u>0.9</u>	<u>1.4</u>	<u>0.2</u>	<u>0.4</u>	<u>1.0</u>	<u>0.8</u>
	5.9	0.0	1.6	0.1	3.1	2.4	3.4	8.5	0.8	0.4	2.2	4.7
Max	<u>46.5</u>	<u>82.0</u>	<u>56.3</u>	<u>32.8</u>	<u>2.6</u>	<u>3.3</u>	<u>16.3</u>	<u>8.0</u>	<u>0.8</u>	<u>1.5</u>	<u>2.3</u>	<u>3.1</u>
	63.6	109.8	118.7	18.9	10.5	19.5	44.5	49.6	2.2	52.1	12.8	5.1
Среднее	<u>19.7</u>	<u>16.3</u>	<u>11.7</u>	<u>5.9</u>	<u>1.7</u>	<u>1.9</u>	<u>5.2</u>	<u>3.3</u>	<u>0.5</u>	<u>0.9</u>	<u>1.7</u>	<u>2.0</u>
	26.5	31.9	23.0	5.9	6.4	8.3	17.4	23.6	1.5	26.3	7.5	4.9

**Таблица 3.** Таксономический состав микрофитопланктона в прикромочной зоне исследованного участка акватории Баренцева моря. Фитогеографическая характеристика (ФГХ): А – аркто-бореальные виды, В – бореальные, С – космополиты. Экологическая характеристика (ЭХ): N – неритические формы, О – океанические, Р – панталассные, М – представители микрофитобентоса

Виды	ФГХ	ЭХ
Bacillariophyceae		
<i>Amphiprora hyperborea</i> Grun., 1880	A	N
<i>Bacterosira fragilis</i> (Gran) Gran, 1900	A	N
<i>Ceratoneis gracilis</i> Bréb. ex Ktz., 1849	C	N
<i>Chaetoceros decipiens</i> Cl., 1873	C	P
<i>Chaetoceros diadema</i> (Ehr.) Gran, 1897	A	N
<i>Chaetoceros simplex</i> Ostf., 1901	A	N
<i>Chaetoceros socialis</i> Lauder, 1864	C	N
<i>Chaetoceros wighamii</i> Brightw., 1856	A	N
<i>Coscinodiscus oculus-iridis</i> (Ehr.) Ehr., 1854	C	O
<i>Cylindrotheca closterium</i> (Ehr.) Reiman & Lewin, 1964	C	N
<i>Eucampia groenlandica</i> Cl., 1896	A	N
<i>Eucampia zodiacus</i> Ehr., 1839	C	N
<i>Fossilaphycus arcticus</i> Blanco, 2020	A	N
<i>Fragilaria crotonensis</i> Kitton, 1869	C	N
<i>Fragilariopsis cylindrus</i> (Grun.) Krieger, 1954	C	N
<i>Fragilariopsis oceanica</i> (Cl.) Hasle, 1965	A	N
<i>Gyrosigma fasciola</i> (Ehr.) Griffith & Henfrey, 1856	C	M
<i>Lennoxia faveolata</i> H.A. Thomsen & K.R. Buck, 1993	C	N
<i>Melosira arctica</i> (Ehr.) Dickie, 1861	A	N
<i>Navicula directa</i> (W. Smith) Ralfs, 1861	A	N
<i>Navicula distans</i> (W. Smith) Ralfs, 1861	A	M
<i>Navicula granii</i> (Jørg.) Gran, 1908	A	N
<i>Navicula septentrionalis</i> (Grun.) Gran, 1908	A	N
<i>Navicula transitans</i> var. <i>derasa</i> (Grun.) Cl., 1883	A	N
<i>Navicula vanhoeffenii</i> Gran, 1897	A	N
<i>Nitzschia frigida</i> Cl. & Grun., 1880	A	N
<i>Nitzschia longissima</i> (Bréb.) Ralfs, 1861	C	N
<i>Nitzschia seriata</i> Cl., 1883	A	P
<i>Pauliella taeniata</i> (Grun.) F.E. Round & P.W. Basson, 1997	A	N
<i>Pleurosigma elongatum</i> W. Smith, 1852	C	M
<i>Pleurosigma stuxbergii</i> Cl. & Grun., 1880	A	M
<i>Thalassiosira antarctica</i> var. <i>borealis</i> G. Fryxell, Doucette & Hubbard, 1981	C	P

Таблица 3. Окончание

Виды	ФгХ	ЭХ
Bacillariophyceae		
<i>Thalassiosira gravida</i> Cl., 1896	С	Р
<i>Thalassiosira hyalina</i> (Grun.) Gran, 1897	А	Р
<i>Thalassiosira nordenskioldii</i> Cl., 1873	А	Н
<i>Thalassiosira rotula</i> Meunier, 1910	В	Н
Dinophyceae		
<i>Amphidinium extensum</i> Wulff, 1916	А	О
<i>Ceratium arcticum</i> (Ehr.) Cl., 1901	А	Р
<i>Ceratium fusus</i> (Ehr.) Dujardin, 1841	С	О
<i>Dicroerisma psilonereia</i> F.J.R. Taylor & S.A. Cattell, 1969	В	Н
<i>Dinophysis acuminata</i> Clap. & Lachm., 1859	С	Н
<i>Dinophysis rotundata</i> Clap. & Lachm., 1859	С	О
<i>Gymnodinium simplex</i> (Lohmann) Kof. & Swezy, 1921	А	Р
<i>Gymnodinium wulffii</i> Schill., 1933	А	Р
<i>Gyrodinium lachryma</i> (Meunier) Kof. & Swezy, 1921	А	О
<i>Heterocapsa rotundata</i> (Lohmann) Hansen, 1995	А	Н
<i>Heterocapsa triquetra</i> (Ehr.) Stein, 1883	А	Н
<i>Oxytoxum scolopax</i> Stein, 1883	В	О
<i>Oxytoxum variabile</i> Schill., 1937	В	О
<i>Pronoctiluca pelagica</i> Fabre-Domerque, 1889	С	Р
<i>Pronoctiluca spinifera</i> (Lohmann) Schill., 1933	С	Р
<i>Prorocentrum balticum</i> (Lohmann) Loeblich III, 1970	С	Н
<i>Protoperidinium bipes</i> (Paulsen) Balech, 1974	А	Н
<i>Protoperidinium breve</i> (Paulsen) Balech, 1974	С	О
<i>Protoperidinium brevipes</i> (Paulsen) Balech, 1974	С	Н
<i>Protoperidinium depressum</i> (Bailey) Balech, 1974	С	О
<i>Protoperidinium monacanthum</i> (Broch) Balech, 1974	А	О
<i>Protoperidinium ovatum</i> Pouch., 1883	С	О
<i>Scrippsiella trochoidea</i> (Stein) Loeblich III, 1976	А	Н
Cryptophyceae		
<i>Plagioselmis prolunga</i> Butch., 1967	В	Н
Dictyochophyceae		
<i>Octactis speculum</i> (Ehr.) Chang, Grieve & Sutherland, 2017	С	О

и динофлагелляты, в среднем достигающие 10–15% от общих уровней обилия альгоценозов.

Абсолютными доминантами по численности на всех станциях и горизонтах являются диатомовые водоросли, составляя более 90% (табл. 4). В общей биомассе доля динофлагеллят несколько выше – 10–25%, но исключительно за счет крупных представителей: *Ceratium arcticum* и *Protoperidinium depressum*. По первому показателю лидируют *Pauliella taeniata* (Разрезы II и III), *Fragilariopsis oceanica* (Разрез III) и мелкие виды р. *Chaetoceros* (Разрезы I и II). Набор доминантов,

вместе образующих более половины биомассы сообщества, на разных участках акватории отличается более значительно: на Разрезе I – *Protoperidinium depressum*, *Amphiprora hyperborea*, *Gyrosigma fasciola*, *Coscinodiscus oculus-iridis*; на Разрезе II – *Thalassiosira gravida*, *Coscinodiscus* sp., *Amphiprora hyperborea*, *Gyrosigma fasciola*; на Разрезе III – *Fossula arctica*, *Fragilariopsis oceanica*, *Pauliella taeniata* (рис. 2).

По экологической характеристике больше половины видов (35) относятся к неритическим формам, 11 – к океаническим, 10 – к панталасным,

**Таблица 4.** Количественные показатели развития фитопланктонных сообществ и основных таксономических групп микроводорослей: BAC – диатомовые, DIN – динофитовые, Total – общие (над чертой – численность (тыс. кл./л), под чертой – биомасса (мкг/л))

Станция		0 м			10 м			25 м			50 (*70) м		
		BAC	DIN	Total	BAC	DIN	Total	BAC	DIN	Total	BAC	DIN	Total
Разрез I	22	<u>1.01</u> 4.63	<u>0.25</u> 0.96	<u>1.26</u> 5.59	<u>1.44</u> 5.87	<u>0.14</u> 0.36	<u>1.59</u> 6.23	<u>0.60</u> 3.03	<u>0.26</u> 0.33	<u>0.85</u> 3.36	<u>1.09</u> 3.54	<u>0.34</u> 46.08	<u>1.43</u> 49.62
	23	<u>2.25</u> 4.79	<u>0.36</u> 5.65	<u>2.62</u> 10.45	<u>3.08</u> 10.10	<u>0.22</u> 3.69	<u>3.30</u> 13.78	<u>2.58</u> 9.49	<u>0.00</u> 0.00	<u>2.58</u> 9.49	<u>2.98</u> 8.83	<u>0.14</u> 15.84	<u>3.13</u> 24.67
	24	<u>0.81</u> 5.91	<u>0.05</u> 0.38	<u>0.86</u> 6.29	<u>2.59</u> 19.29	<u>0.22</u> 0.20	<u>2.80</u> 19.49	<u>16.21</u> 43.50	<u>0.12</u> 0.95	<u>16.33</u> 44.45	<u>3.57</u> 8.99	<u>0.04</u> 0.17	<u>3.65</u> 9.18
	25	<u>2.31</u> 16.25	<u>0.36</u> 2.62	<u>2.67</u> 18.87	<u>3.47</u> 18.44	<u>0.18</u> 0.07	<u>3.74</u> 18.51	<u>2.09</u> 7.00	<u>0.07</u> 0.03	<u>2.30</u> 7.04	<u>13.42</u> 29.87	<u>0.67</u> 1.07	<u>14.09</u> 30.93
	26	<u>0.64</u> 2.19	<u>0.14</u> 0.05	<u>0.79</u> 2.24	<u>1.15</u> 50.20	<u>0.36</u> 1.91	<u>1.51</u> 52.11	<u>1.32</u> 3.12	<u>0.88</u> 9.63	<u>2.32</u> 12.76	<u>2.75</u> 5.01	<u>0.12</u> 0.05	<u>3.12</u> 5.08
	27	<u>0.23</u> 0.80	<u>0.00</u> 0.00	<u>0.23</u> 0.80	<u>0.08</u> 0.23	<u>0.31</u> 0.21	<u>0.38</u> 0.44	<u>0.43</u> 1.15	<u>0.58</u> 1.01	<u>1.01</u> 2.16	<u>0.74</u> 4.36	<u>0.07</u> 0.29	<u>0.80</u> 4.65
	Разрез II	28	<u>26.84</u> 51.36	<u>2.16</u> 11.17	<u>29.31</u> 63.61	<u>9.52</u> 32.26	<u>0.88</u> 2.61	<u>10.40</u> 34.87	<u>3.66</u> 14.84	<u>0.43</u> 4.98	<u>4.37</u> 19.84	<u>4.19</u> 7.11	<u>0.10</u> 0.14
29		<u>35.01</u> 41.92	<u>0.31</u> 0.75	<u>35.33</u> 42.67	<u>11.06</u> 51.87	<u>1.36</u> 6.66	<u>12.43</u> 58.53	<u>6.98</u> 17.13	<u>1.07</u> 1.05	<u>8.05</u> 18.18	<u>2.69</u> 3.90	<u>0.10</u> 0.05	<u>2.78</u> 3.95
30		<u>4.13</u> 20.37	<u>0.15</u> 0.07	<u>4.28</u> 20.44	<u>4.60</u> 34.00	<u>0.84</u> 2.05	<u>5.45</u> 36.04	<u>11.95</u> 20.02	<u>0.72</u> 4.56	<u>12.66</u> 24.58	<u>1.36</u> 6.42	<u>0.12</u> 0.38	<u>1.48</u> 6.80
31		<u>1.12</u> 3.25	<u>0.00</u> 0.00	<u>1.12</u> 3.25	<u>0.83</u> 3.81	<u>0.30</u> 0.21	<u>1.14</u> 4.02	<u>1.97</u> 12.37	<u>0.38</u> 0.24	<u>2.35</u> 12.61	<u>7.72</u> 32.35	<u>0.32</u> 0.29	<u>8.04</u> 32.64
32		<u>2.07</u> 3.09	<u>0.00</u> 0.00	<u>2.07</u> 3.09	<u>1.15</u> 2.34	<u>0.11</u> 0.05	<u>1.32</u> 2.39	<u>4.31</u> 10.73	<u>0.06</u> 0.02	<u>4.48</u> 10.76	<u>1.52</u> 8.32	<u>0.07</u> 0.14	<u>1.59</u> 8.46
33		<u>2.23</u> 8.82	<u>0.07</u> 0.73	<u>2.30</u> 9.55	<u>0.97</u> 3.98	<u>0.17</u> 0.16	<u>1.15</u> 4.13	<u>4.65</u> 23.66	<u>0.11</u> 0.10	<u>4.76</u> 23.76	<u>1.98</u> 16.93	<u>0.00</u> 0.00	<u>1.98</u> 16.93
Разрез III		40	<u>21.61</u> 39.60	<u>0.00</u> 0.00	<u>21.61</u> 39.60	<u>2.59</u> 4.33	<u>0.43</u> 1.24	<u>3.02</u> 5.57	<u>2.22</u> 2.20	<u>0.13</u> 0.19	<u>2.36</u> 2.39	<u>0.41</u> 0.75	<u>0.49</u> 0.39
	41	<u>2.31</u> 5.55	<u>0.22</u> 2.16	<u>2.53</u> 7.71	<u>0.54</u> 0.38	<u>0.74</u> 10.73	<u>1.28</u> 11.12	<u>0.58</u> 1.40	<u>0.23</u> 0.21	<u>0.81</u> 1.61	<u>0.35</u> 0.28	<u>0.14</u> 0.02	<u>0.48</u> 0.31
	42	<u>1.01</u> 1.48	<u>0.22</u> 5.35	<u>1.22</u> 6.84	<u>0.00</u> 0.00	<u>0.00</u> 0.00	<u>0.00</u> 0.00	<u>4.38</u> 6.98	<u>0.29</u> 0.43	<u>4.67</u> 7.41	<u>0.73</u> 0.46	<u>0.21</u> 0.19	<u>0.94</u> 0.65
	43	<u>9.89</u> 5.74	<u>0.14</u> 0.13	<u>10.04</u> 5.87	<u>5.50</u> 10.64	<u>0.66</u> 1.00	<u>6.15</u> 11.64	<u>5.29</u> 3.95	<u>0.20</u> 0.29	<u>5.49</u> 4.24	<u>0.14</u> 0.04	<u>0.00</u> 0.00	<u>0.14</u> 0.04
	44	<u>24.81</u> 24.75	<u>1.21</u> 0.97	<u>26.07</u> 25.79	<u>24.45</u> 18.89	<u>0.49</u> 0.99	<u>24.94</u> 19.87	<u>10.56</u> 6.68	<u>0.19</u> 3.65	<u>10.75</u> 10.33	<u>8.92</u> 18.66	<u>0.20</u> 0.26	<u>9.12</u> 18.91
	45	<u>46.36</u> 25.56	<u>0.15</u> 0.14	<u>46.51</u> 25.70	<u>82.39</u> 109.25	<u>0.57</u> 0.55	<u>82.96</u> 109.80	<u>55.60</u> 118.05	<u>0.67</u> 0.60	<u>56.27</u> 118.65	<u>32.18</u> 12.77	<u>0.61</u> 0.89	<u>32.80</u> 13.66

4 – к представителям микрофитобентоса, в мелководных районах часто встречающимся в пелагиали. По фитогеографической принадлежности 31 вид имеет аркто-бореальное происхождение, 5 – бореальное и 25 являются космополитами. Таким образом, в целом в альгоценозах преобладают неритические формы, примерно в равной степени аркто-бореального и космополитного генезиса. Отличий между участками по данным

критериям не отмечается, также указанные соотношения сохраняются внутри разрезов на разных станциях и горизонтах отбора.

Характерно, что почти все вышеперечисленные микроводоросли доминирующей группы относятся к одному сезонному комплексу: это обычные виды ранневесенней фазы сукцессионного цикла фитопланктона Баренцева моря (Рохийнен, 1961, 1962; Druzhkov, Makarevich, 1992;

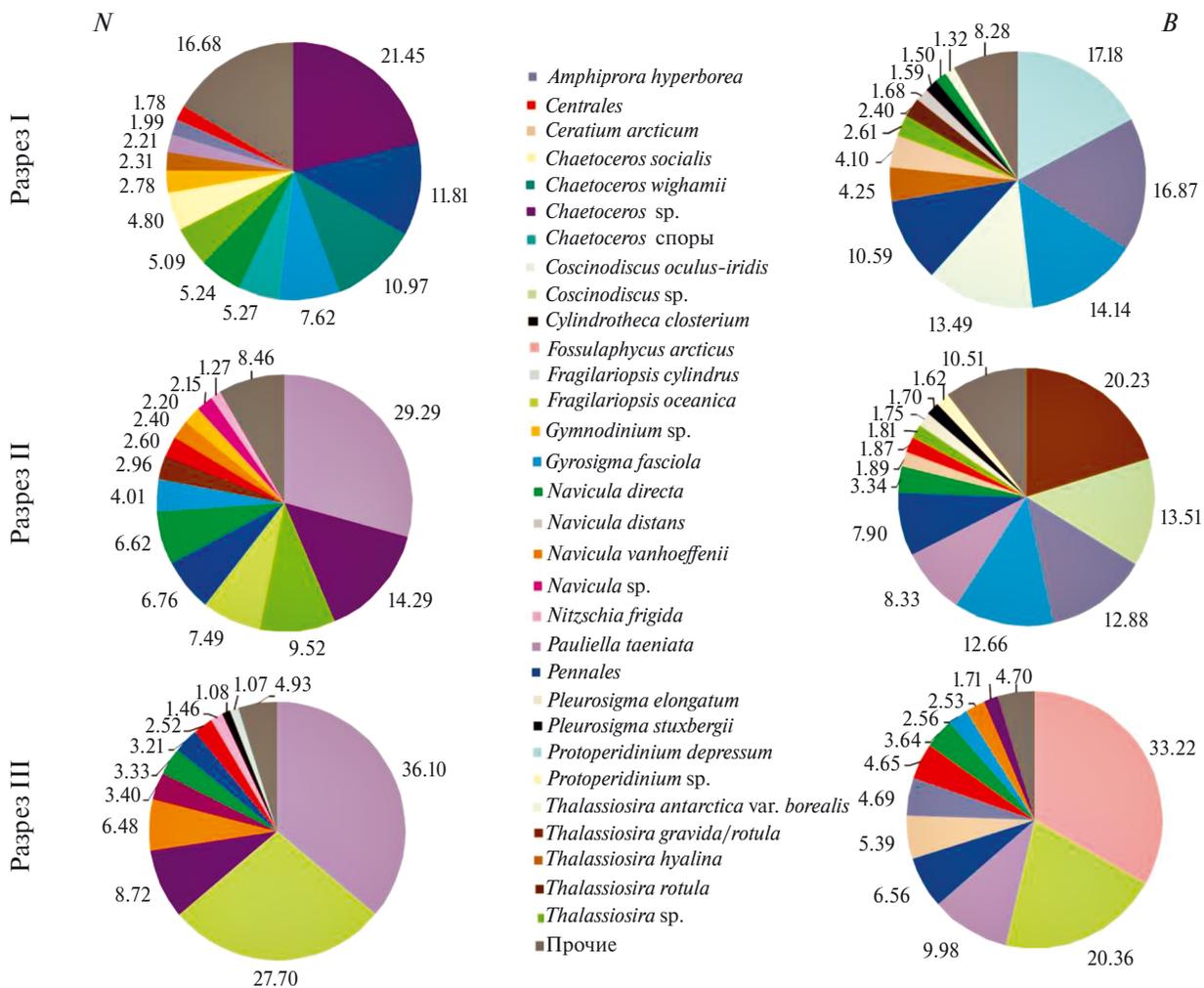


Рис. 2. Доля отдельных видов (в процентах, в среднем по всем станциям и горизонтам отбора) от общих значений численности (N) и биомассы (B) пелагических альгоценозов исследованного района.

Макаревич, 2007; Макаревич, Дружкова, 2010). Исключением оказывается только динофлагеллята *Protoperidinium depressum* – этот организм, как и большинство других встреченных форм данного класса (*P. monacanthum*, *P. ovatum*, роды *Ceratium*, *Gymnodinium*, *Gyrodinium*, *Oxytoxum*), приурочен к атлантическим водным массам и способен круглогодично поддерживать плотность популяций во всем баренцевоморском бассейне на достаточно высоком уровне. При этом каждый из представителей динофитовых был отмечен лишь на нескольких станциях изученной области акватории, и, как указывалось выше, их популяции нигде не характеризовались повышенными концентрациями клеток.

Сравнение альгофлоры различных разрезов по таксономическому составу демонстрирует

следующую картину. Из общего списка микроводорослей 12 идентифицированных видов регистрировались в пелагиали всех трех участков. У сообществ Разрезов I и II общими были 7 видов, Разрезов II и III – 5 видов, Разрезов I и III – 2. Количество форм, “эндемичных” для первого участка, составляло 15 видов, для второго – 11, для третьего – 8.

Приведенные показатели свидетельствуют о том, что наблюдаемое пространственное распределение организмов отличалось высокой степенью мозаичности, но в то же время в нем прослеживалась четкая закономерность. Сообщество Разреза III, наиболее удаленного от остальных в северо-восточном направлении, в целом обнаруживало самый низкий уровень видовой разнообразия и минимальное сходство

с таковым Разреза I в западной части исследованного района. А участки Разрезом I и II, расположенные недалеко друг от друга, были более близки и по качественному составу фитопланктона. Нужно отметить, однако, что между станциями внутри каждого участка также наблюдались значительные различия, как в наборе доминантов, так и видов с единичной встречаемостью.

Вертикальная структура альгоценозов тоже характеризовалась хорошо выраженной неоднородностью: абсолютное большинство форм на каждой станции было зарегистрировано только на одном-двух горизонтах. Причем эта особенность проявлялась в том числе и у видов, доминирующих по численности и биомассе — высоких значений они достигали лишь в отдельных точках наблюдений, а в остальных вообще отсутствовали. Таким образом, ни один представитель фитопланктона на исследованной акватории не формировал массового цветения, которое охватывало бы обширную область пелагиали.

Что касается общих уровней обилия микроводорослей, в целом в изученном районе их размах был очень широк: численность организмов варьировала от 140 до 83000 клеток в литре воды, а биомасса — в пределах от 0.04 до 118.65 мкг/л (табл. 3, рис. 3).

Однако при сравнении различных участков обнаруживается, что такой разброс величин имел место лишь между станциями Разреза III. На остальной акватории диапазоны изменчивости были намного скромнее: на Разрезе I — 0.23–16.33 тыс. кл./л и 0.44–52.11 мкг/л; на Разрезе II — 1.12–35.33 тыс. кл./л и 2.39–63.61 мкг/л соответственно.

Как видно из представленных диаграмм (рис. 3), общие уровни обоих показателей характеризовались значительными отличиями, как между различными участками исследованной акватории, так и между станциями внутри разрезов. Наиболее ярко была выражена разница в горизонтальном распределении организмов. На Разрезе I их повышенные концентрации обнаруживались в средней части, на Разрезе II — у ледовой кромки, на Разрезе III — в области, наиболее удаленной ото льда. Причем на акватории последнего участка резко выделялась точка, самая дальняя от кромки: здесь численность фитопланктона в 2 раза больше максимальных величин, зарегистрированных в остальной части исследованного района, а биомасса — в 1.5 раза.

Что касается вертикальной структуры сообществ, в ней какой-либо единой закономерности

не прослеживалось. Обращает на себя внимание лишь одна особенность: на всех станциях, на которых были отмечены значения количественных характеристик, намного превышавшие средний невысокий уровень, таковые обнаруживались только на каком-либо одном (редко двух) горизонте наблюдений.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Как было отмечено выше, на всей акватории исследованного района по гидрологическим параметрам можно выделить три типа водных масс: арктические, баренцевоморские и атлантические. Сравнение видового состава пелагических альгоценозов, локализованных в водах разного генезиса, позволяет выделить элементы их сходства и различия. Сходство проявляется в первую очередь в том, что доминантами во всех типах вод были организмы ранневесеннего сезонного комплекса. При этом два представителя пеннатных диатомовых — *Gyrosigma fasciola* и *Navicula directa* — в разных водных массах хоть и не являлись лидерами по численности и биомассе, но достигали примерно одинаковых относительно высоких значений обоих показателей. Также на всех станциях регистрировались один или несколько видов р. *Thalassiosira*. Отличия же между сообществами в разных типах вод были незначительными. Только в арктических водных массах встречались диатомеи *Fragilariopsis oceanica* и *Fossula arctica*, достигая высоких уровней обилия, специфика атлантических вод проявлялась лишь в большем видовом разнообразии динофлагеллят.

Представленные величины обоих показателей в целом характеризовались высокой вариабельностью, однако сравнение средних значений выявляет определенную закономерность. В атлантических водных массах численность фитопланктона была минимальна, а в баренцевоморских ее уровень оказывался выше в 2–3.5 раза. В арктических водах на горизонтах 0 и 10 м концентрация организмов была примерно в 10 раз выше, чем в баренцевоморских, а в нижележащих слоях — в 1.5–2 раза. В распределении биомассы микроводорослей обнаруживалось аналогичное соотношение, но при этом ее средние величины в сообществе арктических водных масс превышали таковые баренцевоморских в 4 раза на глубинах 0 и 10 м, на горизонте 25 м — менее чем в 1.5 раза, а на 50 м были в 4 раза ниже. Такое различие объяснялось присутствием

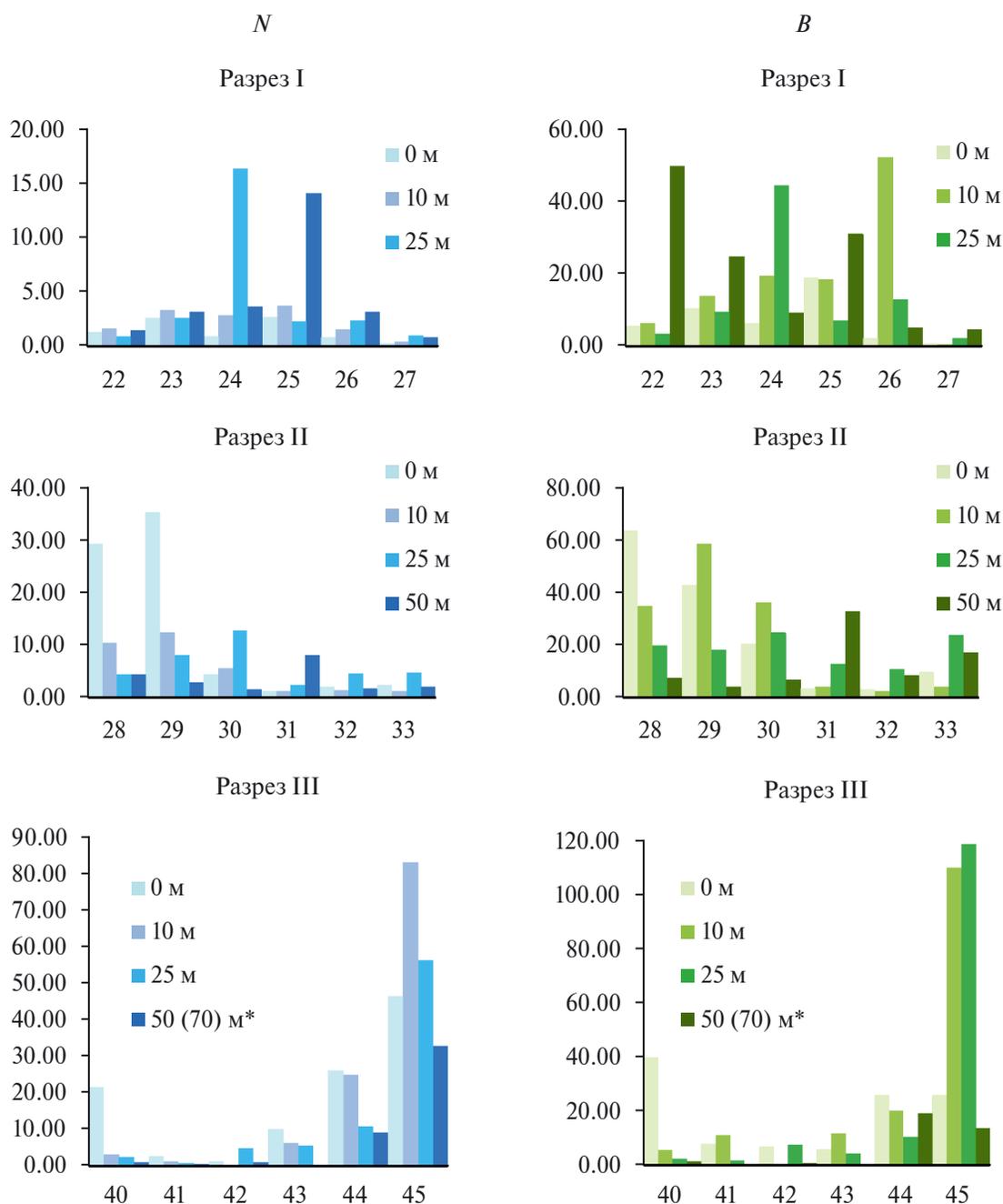


Рис. 3. Численность (N, тыс. кл./л) и биомасса (B, мкг/л) фитопланктона на изученном участке акватории Баренцева моря.

на Станциях 22 и 23 крупноклеточного представителя динофитовых – вида *Protoperidinium depressum*.

Примечательно, что у максимальных значений численности организмов распределение было сходным с таковым средних по участкам. Для биомассы данная закономерность несколько нарушалась. В баренцевоморских водах повышенные величины этого показателя на нижних

горизонтах отбора формировали *Protoperidinium depressum* и колониальная пеннатная диатомовая водоросль ледово-неритической группы *Amphiprora hyperborea* (Станция 24, глубина 25 м), а в атлантических (Станция 26, глубина 10 м) – крупная центрическая диатомея *Coscinodiscus oculus-iridis*.

Сравнение качественного состава пелагических альгоценозов в различных водных массах

дает следующие результаты. В целом показатель видового сходства (коэффициент Жаккара) микроводорослей достигал уровня чуть более 20%, а именно: для сообществ атлантических и баренцевоморских вод – 24.69%, баренцевоморских и арктических – 23.08%, арктических и атлантических – 20.24%. Столь низкие значения, безусловно, свидетельствуют о достоверном различии видовых комплексов фитопланктона в водных массах разного происхождения.

В то же время особый интерес представляет аналогичный анализ проб, отобранных непосредственно вблизи ледовой кромки, где теоретически должно быть особенно ощутимо постоянное внешнее влияние криофлоры молодого сезонного льда. Оказалось, что для всей исследованной акватории коэффициент Жаккара между станциями в прикромочной зоне (22, 28 и 40) и близлежащими к ним на разрезе (по мере отдаления от полей льда) станциями (23, 29 и 41) демонстрировал относительно высокие величины. В среднем в верхнем 50-метровом (фотическом) слое пелагиали он составлял более 40%, хотя на отдельных горизонтах был, как правило, гораздо ниже. Максимальный разброс во флористическом сходстве сообществ регистрировался на Станциях 40–41, для них же была характерна и самая низкая степень таксономического разнообразия. Что же касается уровней обилия микроводорослей в сравниваемых зонах, то на Разрезах I и II (Станции 22 и 23, 28 и 29 соответственно) они практически не отличались (рис. 2). Только на Разрезе III в нулевом горизонте Станции 40 было отмечено резкое повышение и численности, и биомассы организмов (рис. 2). Причинами являлись массовое развитие вида *Fragilariopsis oceanica* – его показатели были невелики на близлежащих Станциях 41 и 42, но достигали сравнимых значений в остальной части разреза, – а также высокая концентрация крупных неидентифицированных центрических диатомовых. Оба события, безусловно, носили локальный характер и на фоне общего низкого видового богатства на этом участке не могут считаться явными отличительными признаками прикромочной зоны.

Таким образом, в целом в изученной области Баренцева моря наблюдались неоднородность таксономического состава фитопланктона и мозаичное распределение (как горизонтальное, так и вертикальное) его количественных и качественных характеристик. При этом, однако, выявленные отличия были более значительными

в районах локализации водных масс разного типа, чем на станциях, расположенных как на различном расстоянии от ледовой кромки, так и на разных разрезах, т.е. удаленных друг от друга участках акватории. Может показаться, что этот результат противоречит большому объему данных, полученных в ходе многолетних исследований и свидетельствующих, что генезис водных масс не является фактором, определяющим структуру и ход развития арктических пелагических альгоценозов (Михайловский, 1992; Ларионов, 1997; Makarevich et al., 2012). Но дело в том, что почти все предыдущие наблюдения проводились в весенне-летний период, на стадии активной вегетации фитопланктона. Действительно, во время бурного весеннего цветения, охватывающего обширную часть водоема, во всех ее областях состав организмов практически однороден, и в нем абсолютно доминируют диатомеи *Thalassiosira* и *Chaetoceros* (Hansen et al., 1990; Макаревич, 2007; Makarevich et al., 2012). В настоящей работе описано сообщество микроводорослей, находящееся в более ранней фазе годового сукцессионного цикла. В это время указанные формы встречались лишь спорадически, а преобладали в пелагиали в основном колониальные пеннатные диатомовые: *Amphiprora hyperborea*, *Fossula arctica*, *Pauliella taeniata* – представители ледово-неритического комплекса высоких широт, которые в массе развиваются в ранневесенний сезон и как раз и формируют так называемое прикромочное цветение, но не являются представителями криофлоры (Sakshaug, 2004; Perrette et al., 2011; Oziel et al., 2019). Однако даже эти виды не создавали высоких уровней обилия, а общие величины численности и биомассы организмов достигали на максимуме 40 тыс. кл./л и 70 мкг/л соответственно. Лишь в одной точке – на Станции 45 – были зарегистрированы значения в несколько раз больше (образованные вышеперечисленными видами), но и они не позволяют говорить о массовой вегетации фитопланктона.

Следует также отметить, что из всего списка видов (61) 15 в равной мере обнаруживались во всех типах водных масс, причем большинство из них составляли типичные компоненты весеннего комплекса: *Amphiprora hyperborea*, *Chaetoceros socialis*, *Gyrosigma fasciola*, *Navicula directa*, *N. distans*, *Nitzschia longissima*, *Pleurosigma stuxbergii*, *Thalassiosira antarctica*, *T. nordenskiöldii*, а остальную часть – динофлагелляты с круглогодичной встречаемостью.

Гидрологическая структура водной толщи на всей исследованной акватории свидетельствует, что в период наблюдений таяния льда еще не происходило, либо имела место его самая начальная стадия. Можно с уверенностью утверждать, что на рассматриваемой стадии развития сообщества криофлора не принимает в этом процессе значимого участия – проявления такового отсутствуют в таксономическом составе и продукционных характеристиках подледного фитопланктона. В итоге ледовая и пелагическая группы организмов в данный сезон не составляют единого целостного альгоценоза.

В последнее время появились многочисленные публикации, посвященные климатическим изменениям в морях Арктического бассейна, приводящим к заметному сокращению площади ледяных полей и увеличению периода открытой воды (Årthun et al., 2012; Boitsov et al., 2012; Comiso, 2012; Oziel et al., 2017). Эта тенденция вызывает вполне обоснованную озабоченность потенциальными негативными последствиями (Parkinson, 2014; Meredith et al., 2019), в том числе и для сообществ пелагических микроводорослей – основы всех пищевых цепей в морских экосистемах (Horvat et al., 2017; Ardyna et al., 2020; Kinney et al., 2020). В подтверждение этому приводятся отдельные примеры воздействия на их размерную и видовую структуру таких факторов, как опреснение и потепление поверхностного слоя океана (Li et al., 2009; Neeley et al., 2018; Sugie et al., 2020), и делается заключение о возможных глобальных нарушениях трофических и биогеохимических циклов (Duncan, Petrou, 2022). Однако подобные прогнозы носят чисто гипотетический характер. Данные, представленные в настоящей работе, демонстрируют независимость альгоценозов пелагиали от представителей криофлоры и достаточно высокую стабильность их таксономического состава в прикромочной области Баренцева моря.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные результаты позволяют сделать несколько важных выводов.

1. Акватория баренцевоморского бассейна вблизи полей сезонного льда в ранневесенний период характеризовалась началом активизации развития первичных продуцентов. При этом на фоне общей неоднородности качественного состава и мозаичности пространственного распределения набор доминантов был

в значительной степени сходен во всей прикромочной зоне. В то же время в разных ее участках изменение численности и биомассы микроводорослей в направлении от ледовой кромки носило различный характер, не обнаруживая общей закономерности.

2. Не было выявлено никаких заметных признаков влияния компонентов ледовой флоры, попадающих в пелагиаль вследствие ледотаяния: список видов в сообществах узкой краевой зоны достоверно не отличался от такового в близлежащей области.

3. Количественные показатели развития и уровень таксономического разнообразия в большей мере отличались у сообществ в районах локализации водных масс разного происхождения. По-видимому, в период, предшествующий массовому цветению фитопланктона, альгоценозы прикромочной зоны более подвержены воздействию гидрологических факторов.

4. Происходящее в последние десятилетия в Арктических морях сокращение площади ледяного покрова и сдвиг сроков льдообразования и ледотаяния, безусловно, не могут не оказывать влияния на пространственно-временную структуру сообществ пелагических микроводорослей прикромочной зоны и прилегающей к ней части акватории. Тем не менее есть все основания предполагать, что эти процессы в минимальной степени отразятся на их качественном составе и распределении видовых комплексов. Но при этом, вследствие удлинения периода открытой воды и, соответственно, продолжительности вегетации, вполне можно ожидать повышения величин количественных характеристик фитопланктона, что, в свою очередь, приведет к увеличению продуктивности морских экосистем в целом.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне благодарят сотрудников лаборатории Планктона ММБИ РАН за помощь при сборе и обработке материала.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ

Настоящая работа выполнена при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов в финансовой или какой-либо другой области.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием животных в качестве объектов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ильяш Л.В., Житина Л.С., Кудрявцева В.А., Мельников И.А.*, 2012. Сезонная динамика видового состава и биомассы водорослей в прибрежных льдах Кандалакского залива Белого моря // Журн. общ. биологии. Т. 73. № 6. С. 461–472.
- Кудрявцева Е.А., Кравчишина М.Д., Паутова Л.А., Русанов И.И., Силкин В.А. и др.*, 2023. Размерная структура первичных продуцентов в маргинальной ледовой зоне морей Европейской Арктики в летний период // Докл. РАН: Науки о Земле. Т. 508. № 1. С. 108–114.
- Ларионов В.В.*, 1997. Общие закономерности пространственно-временной изменчивости фитопланктона Баренцева моря // Планктон морей Западной Арктики. Апатиты: Изд. КНЦ РАН. С. 65–127.
- Макаревич П.Р.*, 2007. Планктонные альгоценозы эстуарных экосистем. Баренцево, Карское и Азовское моря. М.: Наука. 224 с.
- Макаревич П.Р., Дружкова Е.И.*, 2010. Сезонные циклические процессы в прибрежных планктонных альгоценозах северных морей. Ростов-на-Дону: Изд. ЮНЦ РАН. 280 с.
- Мамаев О.И.*, 1987. Термохалинный анализ вод Мирового океана. Л.: Гидрометеиздат. 296 с.
- Михайловский Г.Е.*, 1992. Жизнь и ее организация в пелагиали Мирового океана. М.: Наука. 270 с.
- Ожигин В.К., Ившин В.А., Трофимов А.Г., Карсаков А.Л., Анциферов М.Ю.*, 2016. Воды Баренцева моря: структура, циркуляция, изменчивость. Мурманск: Изд. ПИПРО. 260 с.
- Паутова Л.А., Силкин В.А., Кравчишина М.Д., Якубенко В.Г., Кудрявцева Е.А. и др.*, 2021. Пелагическая экосистема котловины Нансена в условиях изменчивости притока атлантической воды: механизм формирования диатомового цветения в прикромочной зоне // Докл. РАН: Науки о Земле. Т. 499. № 1. С. 71–76.
- Паутова Л.А., Силкин В.А., Кравчишина М.Д., Якубенко В.Г., Чутьцова А.Л.*, 2019. Летний фитопланктон северной части Баренцева моря (75–80° N) // Экология гидросферы. № 2 (4). С. 8–19.
- Роухияйнен М.И.*, 1961. Весеннее цветение фитопланктона в 1955–1957 гг. // Гидрологические и биологические особенности прибрежных вод Восточного Мурмана. Мурманск: Книжное изд-во. С. 98–108.
- Роухияйнен М.И.*, 1962. Сезонность в развитии фитопланктона в прибрежных водах Восточного Мурмана // Тр. ММБИ. Т. 4. № 8. С. 11–18.
- Сажин А.Ф., Ратькова Т.Н., Мошаров С.А., Романова Н.Д., Мошарова И.В., Портнова Д.А.*, 2012. Биологические компоненты сезонного льда // Биологические ресурсы Белого моря: изучение и использование. Исследования фауны морей. Т. 69 (77). СПб.: Изд. ЗИН РАН. С. 97–115.
- Суханова И.Н.*, 1983. Концентрирование фитопланктона в пробе // Современные методы количественной оценки распределения морского планктона. М.: Наука. С. 97–105.
- Ardyna M., Mundy C.J., Mayot N., Matthes L.C., Oziel L., et al.*, 2020. Under-ice Phytoplankton blooms: Shedding light on the “invisible” part of Arctic primary production // Front. Mar. Sci. V. 7. P. 1–25.
- Arrigo K.R., Worthen D., Schnell A., Lizotte M.P.*, 1998. Primary production in Southern Ocean waters // J. Geophys. Res. V. 103. № 15. P. 587–600.
- Årthun M., Eldevik T., Smedsrud L.H., Skagseth Ø., Ingvaldsen R.B.*, 2012. Quantifying the influence of Atlantic heat on Barents Sea ice variability and retreat // J. Climatol. V. 25. P. 4736–4743. <https://doi.org/10.1175/JCLI-D-11-00466.1>
- Barber D.G., Lukovich J.V., Keogak J., Baryluk S., Fortier L., Henry G.H.R.*, 2008. The changing climate of the Arctic // Arctic. V. 61. № 5. P. 7–26. <https://doi.org/10.14430/arctic98>
- Bestion E., Haegeman B., Codesal S.A., Garreau A., Huet M., et al.*, 2021. Phytoplankton biodiversity is more important for ecosystem functioning in highly variable thermal environments // Proc. Natl Acad. Sci. USA. V. 118. Art. e2019591118.
- Biological Atlas of the Arctic Seas, 2000. Plankton of the Barents and Kara Seas. <https://www.nodc.noaa.gov/OC5/BARPLANK/start.html>
- Boitsov V.D., Karsakov A.L., Trofimov A.G.*, 2012. Atlantic water temperature and climate in the Barents Sea, 2000–2009 // ICES J. Mar. Sci. V. 69. P. 833–840. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fss075>
- Bunt J.S.*, 1975. Primary productivity of marine ecosystems // Primary Productivity of the Biosphere. Ecological Studies. V. 14. Berlin; Heidelberg: Springer. P. 169–183. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-80913-2\\_8](https://doi.org/10.1007/978-3-642-80913-2_8)
- Comiso J.C.*, 2012. Large decadal decline of the Arctic multiyear ice cover // J. Climatol. V. 25. P. 1176–1193. <https://doi.org/10.1175/JCLI-D-11-00113.1>
- Comiso J.C., Hall D.K.*, 2014. Climate trends in the Arctic as observed from space // Climate Change. V. 5. P. 389–409. <https://doi.org/10.1002/wcc.277>
- Dodson A.N., Thomas W.H.*, 1964. Concentrating plankton in a gentle fashion // Limnol. Oceanogr. V. 9. P. 455–456.
- Druzhkov N.V., Makarevich P.R.*, 1992. Structural characteristic of the microphytoplankton seasonal development in the coastal ecosystem // Phytoplankton of the Barents Sea. Apatity: KSC RAN Publ. P. 83–96.

- Duncan R.J., Petrou K.*, 2022. Biomolecular composition of sea ice microalgae and its influence on marine biogeochemical cycling and carbon transfer through Polar marine food webs // *Geosciences*. V. 12. Art. 38. <https://doi.org/10.3390/geosciences12010038>
- Edler L.*, 1979. Recommendations on methods for marine biological studies in the Baltic Sea: Phytoplankton and chlorophyll // *Baltic Mar. Biol. Publ.* V. 3. P. 1–38.
- Fernández-Méndez M., Katlein C., Rabe B., Nicolaus M., Peeken I., et al.*, 2015. Photosynthetic production in the central Arctic Ocean during the record sea-ice minimum in 2012 // *Biogeosciences*. V. 12. P. 3525–3549.
- Fitch D.T., Moore J.K.*, 2007. Wind speed influence on phytoplankton bloom dynamics in the Southern Ocean Marginal Ice Zone // *J. Geophys. Res.* V. 112. Art. C08006. <https://doi.org/10.1029/2006JC004061>
- Hansen B., Berggreen U.C., Tande K.S., Eilertsen H.C.*, 1990. Post-bloom grazing by *Calanus glacialis*, *C. finmarchicus* and *C. hyperboreus* in the region of Polar Front, Barents Sea // *Mar. Biol.* V. 104. P. 5–14.
- Hopes A., Mock T.*, 2015. Evolution of microalgae and their adaptations in different marine ecosystems // eLS. Chichester: John Wiley & Sons. P. 1–9. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0023744>
- Horvat C., Jones D.R., Iams S., Schroeder D., Flocco D., Feltham D.*, 2017. The frequency and extent of sub-ice phytoplankton blooms in the Arctic Ocean // *Sci. Adv.* V. 3. Art. e1601191. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1601191>
- IPCC, 2019. IPCC Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate. <https://www.ipcc.ch/srocc/>
- Johnsen G., Norli M., Moline M., Robbins I., Quillfeldt C., von, et al.*, 2018. The advective origin of an under-ice spring bloom in the Arctic Ocean using multiple observational platforms // *Pol. Biol.* V. 41. P. 1197–1216.
- Karlsen B., Cusack C., Beensen E.*, 2010. Microscopic and Molecular Methods for Quantitative Phytoplankton Analysis. Paris: UNESCO Press. 110 p.
- Kinney J.C., Maslowski W., Osinski R., Jin M., Frants M., et al.*, 2020. Hidden production: On the importance of pelagic phytoplankton blooms beneath Arctic Sea ice // *J. Geophys. Res. Oceans*. V. 125. Art. e2020JC016211. <https://doi.org/10.1029/2020JC016211>
- Lewis K.M., Dijken G.L., van, Arrigo K.R.*, 2020. Changes in phytoplankton concentration now drive increased Arctic Ocean primary production // *Science*. V. 369. P. 198–202.
- Li W.K.W., McLaughlin F.A., Lovejoy C., Carmack E.C.*, 2009. Smallest algae thrive as the Arctic Ocean freshens // *Science*. V. 326. P. 539. <https://doi.org/10.1126/science.117979>
- Lizotte M.P.*, 2001. The contributions of sea ice algae to Antarctic marine primary production // *Am. Zool.* V. 41. P. 57–73.
- Makarevich P.R., Druzhkova E.I., Larionov V.V.*, 2012. Primary producers of the Barents Sea // *Diversity of Ecosystems*. Rijeka: InTech Publ. P. 367–392. <http://www.intechopen.com/books/diversity-of-ecosystems/primary-producers-of-the-barents-sea>
- Makarevich P.R., Larionov V.V., Druzhkov N.V.*, 1993. Mean weights of dominant phytoplankton of the Barents Sea // *Algology*. V. 13. P. 103–106.
- Makarevich P.R., Vodopianova V.V., Bulavina A.S.*, 2022. Dynamics of the spatial chlorophyll-*a* distribution at the Polar Front in the Marginal Ice Zone of the Barents sea during spring // *Wate*. V. 14. Art. 101. <https://doi.org/10.3390/w14010101>
- Mallett R.D.C., Stroeve J.C., Tsamados M., Landy J.C., Willatt R., et al.*, 2021. Faster decline and higher variability in the sea ice thickness of the marginal Arctic seas when accounting for dynamic snow cover // *Cryosphere*. V. 15. P. 2429–2450.
- Meredith M., Sommerkorn M., Cassotta S., Derksen C., Ekaykin A., et al.*, 2019. Polar regions // IPCC Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 203–320.
- Moore J.K., Abbott M.R.*, 2000. Phytoplankton chlorophyll distributions and primary production in the Southern Ocean // *J. Geophys. Res.* V. 105. № 28. P. 709–722.
- Neeley A.R., Harris L.A., Frey K.E.*, 2018. Unraveling phytoplankton community dynamics in the Northern Chukchi sea under sea-ice-covered and sea-ice-free conditions // *Geophys. Res. Lett.* V. 45. P. 7663–7671.
- Oziel L., Massicotte P., Randelhoff A., Ferland J., Vladoiu A., et al.*, 2019. Environmental factors influencing the seasonal dynamics of spring algal blooms in and beneath sea ice in western Baffin Bay // *Elementa: Sci. Anthropocene*. V. 7. Art. 34. <https://doi.org/10.1525/elementa.372>
- Oziel L., Neukermans G., Ardyna M., Lancelot C., Tison J.-L., et al.*, 2017. Role for Atlantic inflows and sea ice loss on shifting phytoplankton blooms in the Barents Sea // *J. Geophys. Res. Oceans*. V. 122. № 6. P. 5121–5139. <https://doi.org/10.1002/2016JC012582L>
- Parkinson C.L.*, 2014. Global sea ice coverage from satellite data: Annual cycle and 35-yr trends // *J. Climatol.* V. 27. P. 9377–9382.
- Perrette M., Yool A., Quartly G.D., Popova E.E.*, 2011. Near-ubiquity of ice-edge blooms in the Arctic // *Biogeosciences*. V. 8. P. 515–524. <https://doi.org/10.5194/bg-8-515-2011>
- Qu B., Gabric A.J., Matrai P.A.*, 2006. The satellite-derived distribution of chlorophyll-*a* and its relation to ice cover, radiation and sea surface temperature in the Barents Sea // *Polar Biol.* V. 29. P. 196–210. <https://doi.org/10.1007/s00300-005-0040-2>
- Sakshaug E.*, 2004. Primary and secondary production in the Arctic Seas // *The Organic Carbon Cycle in the Arctic Ocean*. Berlin; Heidelberg: Springer. P. 57–81.

- Schandelmeier L., Alexander V.*, 1981. An analysis of the influence of ice on spring phytoplankton population structure in the southeast Bering Sea // *Limnol. Oceanogr.* V. 26. P. 935–943.
- Serreze M.C., Holland M.M., Stroeve J.*, 2007. Perspectives on the Arctic's shrinking sea-ice cover // *Science.* V. 315. P. 1533–1536.  
<https://doi.org/10.1126/science.1139426>
- Silva E., Counillon F., Brajard J., Korosov A., Pettersson L.H., et al.*, 2021. Twenty-one years of phytoplankton bloom phenology in the Barents, Norwegian, and North Seas // *Front. Mar. Sci.* V. 8. Art. 746327.  
<https://doi.org/10.3389/fmars.2021.746327>
- Smedsrud L.H., Esau I., Ingvaldsen R.B., Eldevik T., Haugan P.M., et al.*, 2013. The role of the Barents Sea in the Arctic climate system // *Rev. Geophys.* V. 51. № 3. P. 415–449.  
<https://doi.org/10.1002/rog.20017>
- Smith W.O., Jr., Nelson D.M.*, 1986. Importance of ice edge phytoplankton production in the Southern Ocean // *BioScience.* V. 36. P. 251–257.
- Sugie K., Fujiwara A., Nishino S., Kameyama S., Harada N.*, 2020. Impacts of temperature, CO<sub>2</sub>, and salinity on phytoplankton community composition in the Western Arctic Ocean // *Front. Mar. Sci.* V. 6. Art. 821.
- Sun J., Liu D.*, 2003. Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton // *J. Plankt. Res.* V. 11. № 25. P. 1331–1346.
- Syvertsen E.E.*, 1991. Ice algae in the Barents Sea: Types of assemblages, origin, fate and role in the ice-edge phytoplankton bloom // *Polar Res.* V. 10. P. 277–287.
- Wang Y., Xiang P., Kang J., Ye Y.Y., Lin G.M., et al.*, 2018. Microphytoplankton community structure in the western Arctic Ocean: Surface layer variability of geographic and temporal considerations in summer // *Hydrobiologia.* V. 811. P. 295–312.  
<https://doi.org/10.1007/s10750-017-3500-0>

## Pelagic algalenoses of the Barents Sea in the area of the ice edge in the spring

P. R. Makarevich, E. I. Druzhkova, V. V. Larionov\*

*Murmansk Marine Biological Institute, RAS  
Vladimirskaia str., 17, Murmansk, 183010 Russia  
\*E-mail: larionov@mmbi.info*

In April 2019, comprehensive studies of phytoplankton were carried out in the northeast of the Barents Sea simultaneously with the determination of hydrological characteristics. The purpose of the work was to identify the structural features of the marginal bloom of pelagic microalgae in the spring. The taxonomic list of organisms found in the studied water area included 61 representatives identified to the species level. The indicator of species similarity (Jaccard coefficient) of algalenoses in various water masses reached a level of just over 20%, namely: for communities of the Atlantic and the Barents Sea waters 24.69%; the Barents Sea and Arctic 23.08%; Arctic and Atlantic – 20.24%. At the same time, between stations in the edge zone and those nearby on the section it was more than 40%. It can be argued that during the observation period there was no influence of ice flora components on pelagic communities.