

УДК 574.583 (268.45)

ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ НЕКОТОРЫХ КОМПОНЕНТОВ ПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВ БАРЕНЦЕВА МОРЯ В УСЛОВИЯХ СЕЗОННОГО ПИКНОКЛИНА

© 2025 г. В. В. Водопьянова[®], А. С. Булавина, Е. И. Дружкова,
И. А. Пастухов, И. В. Берченко, А. В. Ващенко, М. П. Венгер

Мурманский морской биологический институт РАН, ул. Владимирская, 17, Мурманск, 183010 Россия

[®]e-mail: vodopyanova@mtbi.info

Поступила в редакцию 19.02.2024 г.

После доработки 20.05.2024 г.

Принята к публикации 21.05.2024 г.

В апреле 2023 г. в северной части Баренцева моря исследованы основные компоненты пелагических планктонных сообществ. В районе исследований были хорошо сформированы сезонный (СП) и основной (ОП) пикноклины. СП отделял слой поверхностных опресненных вод (ПОС) и оказывал заметное влияние на вертикальное распределение хлорофилла-а (Хл-а). Главным барьером на пути свободного перемещения фитопланктона являлась линия максимального градиента плотности СП (МГП-СП). Максимальные концентрации Хл-а были сосредоточены в ПОС (6.84 ± 1.16 мг/м³) и верхней части СП (выше МГП-СП) (7.29 ± 0.26 мг/м³), а ниже линии МГП-СП резко снижались. При отсутствии СП роль основного барьера выполнял ОП. Зоопланктон, бактерии и вирусы на фоне “цветения” фитопланктона характеризовались низкими показателями обилия и не оказывали выраженного влияния на его развитие.

Ключевые слова: хлорофилл, пикноклин, планктон, Баренцево море

DOI: 10.31857/S1026347025010071

Структурные и количественные характеристики фитопланктона Баренцева моря зависят от многих факторов: освещенности, принадлежности к типу водных масс, скорости образования и разрушения сезонного пикноклина (СП), обеспеченности биогенными элементами, выедания зоопланктонными организмами. Выявление реакции фитопланктона на действие того или иного предиктора в природных сообществах затруднено совокупностью условий среды в конкретный период времени.

Вертикальное распределение плотности морской воды играет важную роль в функционировании фитопланктонных сообществ. В Баренцево море с севера поступают воды из Арктического бассейна. Они менее плотные, чем воды Баренцева моря. Арктические воды (АркВ) распространяются поверх баренцевоморских (БВ) и атлантических вод (АВ), формируя на глубине 50–100 м основной пикноклин (ОП), прослеживающийся в северных районах моря в течение всего года (Гидрометеорология..., 1990). Одним из пусковых механизмов для начала вегетации фитопланктона в Баренцевом море может служить установление СП в слое фотосинтеза (Fischer *et al.*, 2014). Сезонный слой скачка плотности формируется не одновременно на всей акватории моря. В южной и центральной частях

моря возникновение СП связано с прогревом поверхности моря. На прогрев требуется значительное количество солнечной энергии и времени, поэтому устойчивая стратификация в этих частях моря формируется лишь в июне–июле. В северных районах моря СП начинает формироваться гораздо раньше, так как связан не с прогревом поверхности воды, а с опреснением при таянии льда. Сезонная стратификация проявляется наиболее ярко в верхнем 10-метровом слое (Воды..., 2016).

Основной и сезонный пикноклины могут существовать одновременно один под другим. Затрудняя вертикальный обмен с нижележащими слоями, они ограничивают развитие фитопланктона трофогенным слоем определенной толщины, являясь своеобразной границей фитоценоза. Над слоем пикноклина на какое-то время создаются благоприятные условия для функционирования фитопланктона, но отсутствие поступления биогенов из нижележащих слоев приводит к постепенному исчерпанию ресурсов. Это ограничивает развитие фитопланктона, а последующее выедание зоопланктоном и включение в микробиологические процессы приводит к значительному спаду численности.

Исследования планктонных сообществ в прикромочных районах Баренцева моря в весенние

месяцы (март–апрель) немногочисленны ввиду сложной ледовой обстановки (Biological..., 2000; Reigstad *et al.*, 2002; Hodal, Kristiansen, 2008; Makarevich *et al.*, 2021, 2022). Планктонные исследования в весенний период представляют значительный интерес, так как в арктических морях основная часть годовой первичной продукции формируется во время весеннего сукцессионного цикла фитопланктона. Начиная с мая и в летние месяцы прикромочная область более изучена (Wassman *et al.*, 1999; Biological..., 2000; Reigstad *et al.*, 2002; Wassman *et al.*, 2008; Sturluson *et al.*, 2008; Hodal, Kristiansen, 2008; Паутова и др., 2021; Кудрявцева и др., 2023). Отдельно необходимо выделить прикромочное “цветение” фитопланктона – универсальное явление, описанное для всех районов распространения сезонного льда (Alexander, Niebauer, 1981; Niebauer *et al.*, 1995; Luchetta *et al.*, 2000; Klein *et al.*, 2002; Hill *et al.*, 2005; Tremblay *et al.*, 2006; Hegseth, Sundfjord, 2008; Sukhanova *et al.*, 2009). Однако при таком пространственном масштабе этот процесс очень ограничен по времени: по данным спутникового зондирования, его активная фаза длится не более 5–6 суток в каждой конкретной точке (Perrette *et al.*, 2011). Со временем ядро сообщества пелагических микроводорослей опускается на слой СП, где формируется глубокий максимум Хл и продуцирование продолжается в течение всего летнего периода (Hodal, 2011). Сложная пространственно-временная организация прикромочного “цветения” затрудняет сравнение между собой данных, даже полученных во время одного сукцессионного цикла. Более того, при таких сжатых сроках и значительной межгодовой изменчивости процесс трудно зафиксировать, и до настоящего времени нет единого мнения о сроках и условиях его начала.

Измерения хлорофилла-а (Хл-а) *in situ* вблизи кромки ограничены отдельными станциями, меридиональными или широтными разрезами. Масштабные исследования Хл-а в данных районах проводят с помощью спутниковых данных, ограниченных поверхностным слоем (Kogeler, Rey, 1999; Qu *et al.*, 2006; Signorini, McClain, 2009; Oziel *et al.*, 2017; Dong *et al.*, 2020). Влияние СП на вертикальное распределение Хл-а и другие компоненты пигментного комплекса в прикромочных областях Баренцева моря в настоящее время мало изучено. Концентрация Хл-а отражает обилие фотосинтезирующих организмов в водной толще и в общем повторяет ход биомассы и первичной продукции фитопланктона. Изучение концентрации Хл-а позволяет оценивать колебания фитопланктонных сообществ в ответ на многообразие гидробиологических факторов.

Задачей нашего исследования было изучить распределение концентрации Хл-а фитопланктона в прикромочной ледовой зоне Баренцева моря в весенний период (апрель) в условиях основного и сезонного пикноклинов в комплексе с важнейшими

компонентами пелагических планктонных сообществ (зоопланктоном, пелагическими бактериями и вирусами), гидрологическими и гидрохимическими характеристиками.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования были проведены в ходе рейса НИС “Дальние Зеленцы” в апреле 2023 г. Был выполнен меридиональный разрез вблизи кромки льда. Разрез включал 10 гидрологических станций, на 6 из которых были выполнены гидробиологические работы (рис. 1). Нумерация станций приведена в соответствии с рейсовыми записями.

На всех станциях разреза был выполнен комплекс гидрологических работ. Температуру и соленость воды определяли с помощью СТД-зонда SEACAT SBE 19 plus V2 (Sea-Bird Scientific, США). Для определения границ распространения водных масс (ВМ) строились разрезы температуры, солености и плотности воды, а также их градиентов в программе Golden Software Surfer. Расчет горизонтальных и вертикальных градиентов этих характеристик производился с помощью программы RStudio. В качестве критерия наличия фронтальной зоны на поверхности моря принимались значения температуры и солености, в пять раз превышающие климатические градиенты для Баренцева моря (0.01°C/км и 0.001 PSU/км) (Родионов, Костяной, 1998; Воды..., 2016), то есть рассматривались величины 0.05°C/км и 0.005 PSU/км. В качестве верхней и нижней границ пикноклина были приняты значения вертикального градиента условной плотности 0.002 ед. усл. плотн./м.

Концентрации пигментов определяли спектрофотометрическим методом (Вода..., 2001). Пробы воды объемом 5 л для каждого горизонта фильтровали на вакуумной установке в судовой лаборатории. Использовали мембранные фильтры “Владивосток” диаметром 47 мм и размером пор 0.6 мкм. После фильтрации фильтры, сложенные пополам осадком внутрь, хранились в морозильной камере при температуре -20°C . Дальнейшая обработка образцов проводилась в стационарной гидрохимической лаборатории. Осадок экстрагировали 90%-ным ацетоном. Измерения оптических плотностей в экстракте проводили на спектрофотометре Nicolet Evolution 500 (Spectronic Unicam, Великобритания). В соответствии с применяемой методикой помимо концентрации Хл-а определяли концентрации хлорофиллов-б (Хл-б) и с (Хл-с₁+с₂), феофитина-а (Ф-а), суммарную концентрацию каротиноидов (Кар) и пигментный индекс сообщества (I_{430/664}).

Пробы воды для исследования микрофитопланктона (объемом 1 л) были отобраны параллельно с пробами на фотопигменты, зафиксированы 40%-ным раствором нейтрального формалина

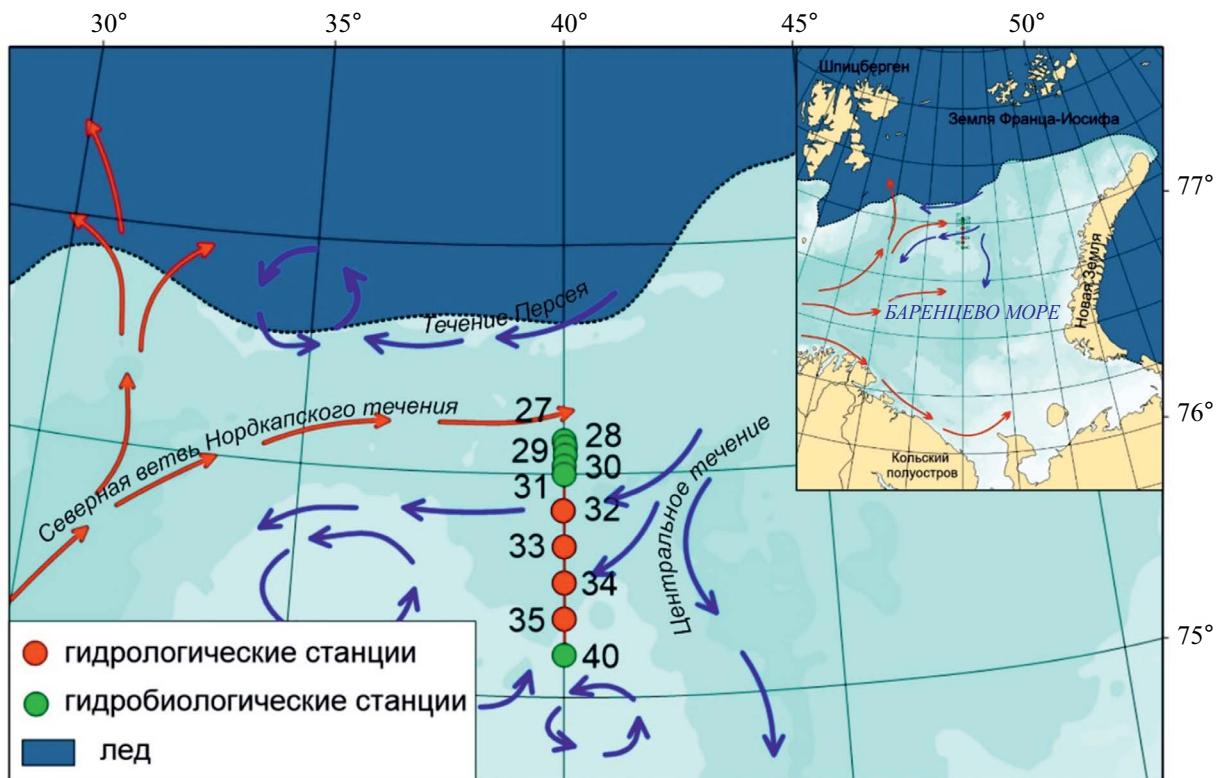


Рис. 1. Расположение станций на акватории Баренцева моря, апрель 2023 г. (при использовании (Матищов и др., 2011; Обзорные..., 2023)).

(конечная концентрация – 1–2 %), сконцентрированы методом обратной фильтрации (Суханова, 1983). Таксономическое определение микроводорослей проводилось под световым микроскопом IxioImager D1 при увеличении $\times 400$ в камере Нажотта. Расчет численности проводился по стандартной методике (Федоров, 1979). Объем клеток рассчитывали методом геометрического подобия (Кольцова, 1970), пересчет в сырую биомассу проводили исходя из принятой плотности клеточного содержимого, равной 1, биомасса микроводорослей в углеродном эквиваленте рассчитана по общепринятым формулам (Menden–Deuer, Lessard, 2000).

Отбор проб зоопланктона производился с использованием планктонной сети WP-2 (диаметр входного отверстия – 50 см, размер ячей фильтрующего полотна – 180 мкм) путем облова верхнего слоя 0–50 м. Отобранный материал фиксировали 40%-ным раствором формалина (конечная концентрация в пробе – 4%). Камеральная обработка проводилась с использованием стереомикроскопа Olympus SZ61 и камеры Богорова.

Для учета микробиологических показателей пробы воды фиксировали 40%-ным безбактериальным раствором формальдегида (конечная концентрация в пробе – 2%). Подсчет вирусных частиц и бактериальных клеток осуществляли стандартным методом

эпифлуоресцентной микроскопии. Численность бактериопланктона (N_{bac}) определяли с помощью флуорохрома DAPI (Porter, Feig, 1980) и ядерных фильтров (г. Дубна) с диаметром пор 0.2 мкм, численность вирусов (N_{vir}) – с помощью флуорохрома SYBR Green I и фильтров Anodisc "Wathman" с диаметром пор 0.02 мкм (Noble, Fuhrman, 1998). Бактериальную биомассу в углеродных единицах (B_{bac}) рассчитывали в соответствии с объемами бактериальных клеток, основываясь на формуле: $\text{фгС/кл} = 133.754 \times V0.438$, где фгС/кл – содержание углерода (фемтограммы) в клетке, а V – объем клетки, мкм³ (Романова, Сажин, 2010). Препараты просматривали под микроскопом Olympus BX 53 при увеличении 1000 с системой анализа изображения CellSensStandart (Япония).

Определение концентрации растворенного кислорода O_2 (мг/л) выполняли с помощью метода Винклера на полуавтоматической биуретке Continuous E (Vitalab, США). Показатель кислотно-щелочного равновесия (pH) измеряли в нефильтрованных пробах воды на иономере "И-500" ("Аквилон", Россия) с приведением к значению *in situ*. Нитратный азот ($N-NO_3$, мкМ) определяли методом Бендшнейдера и Робинсона (Руководство..., 2003). Измерение показателей проводили на спектрофотометре PE-5300VI ("Экохим", Россия).

Описательная статистика, тест Шапиро–Уилка, анализ ранговой корреляции Спирмена и анализ сходства ANOSIM были выполнены в программе PAST 4.13 (Hammer *et al.*, 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Выполненный разрез захватывал область взаимодействия арктических и баренцевоморских вод на поверхности моря (рис. 2). Между ст. 35 и 40 располагался термохалинnyй фронт. Ст. 27–35 были расположены в АркВ, ст. 40 – в БВ водах. Градиенты температуры воды на поверхности моря во фронтальной зоне достигали $0.06^{\circ}\text{C}/\text{км}$,

градиенты солености – $0.008 \text{ PSU}/\text{км}$. На станциях 27–31 на поверхности располагался опресненный слой (ПОС). Возникновение этого слоя связано с поверхностным опреснением при таянии льда. Граница ПОС проходила между ст. 31 и 32. Горизонтальный градиент солености на поверхности моря между этими станциями достигал $0.006 \text{ PSU}/\text{км}$.

В области распространения ПОС присутствовали два пикноклина, расположенных один под другим. Первый от поверхности воды пикноклин (сезонный) сформировался в связи с поверхностным опреснением при таянии льда. Второй от поверхности воды пикноклин (основной) был связан с взаимодействием поверхностных АркВ

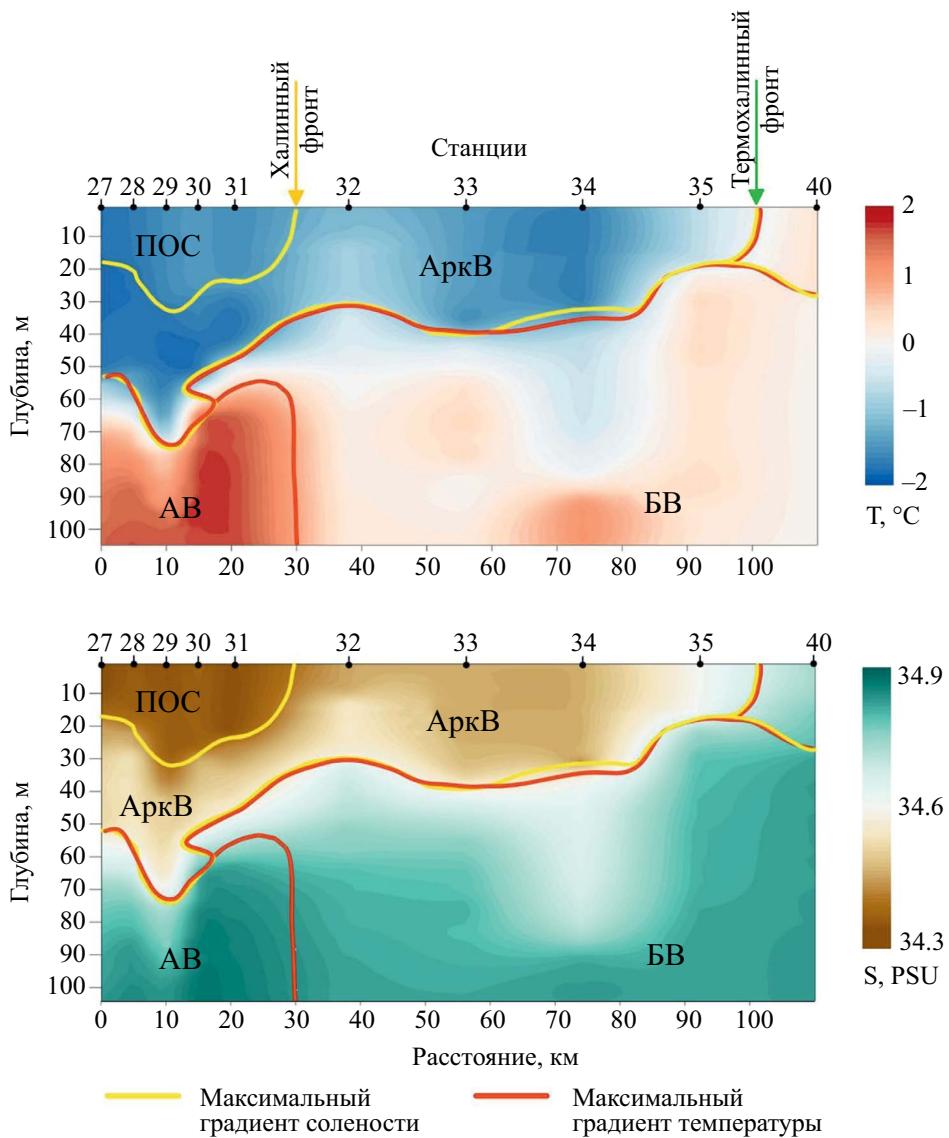


Рис. 2. Структура водной толщи на выполненном разрезе: ПОС – поверхностный опресненный слой, АркВ – арктическая водная масса, АВ – атлантическая водная масса, БВ – баренцевоморская водная масса.

с подстилающими АВ. На ст. 31 ОП и СП оказались расположены так близко, что образовали широкий слой изменения плотности с несколькими локальными максимумами.

На станциях 32–40 СП отсутствовал. ОП на этих станциях залегал ближе к поверхности воды, чем на станциях, где СП был сформирован. На ст. 40, расположенной во фронтальной области, ОП был связан с контактом смеси арктической и баренцевоморской воды с собственно баренцевоморской.

Распределение концентрации Хл-а на разрезе характеризовалось значительной неоднородностью по вертикали: максимальные концентрации на ст. 27, 28, 29, 30, 31 соответствовали слою ПОС и СП выше линии МГП-СП. Глубже линии МГП-СП концентрации снижались (рис. 3, 4). При отсутствии СП на ст. 40 концентрации Хл-а значительно снижались при прохождении МГП-ОП (рис. 4).

Были рассмотрены корреляционные связи между основными компонентами пигментного комплекса и параметрами морской воды для станций, где был сформирован СП. Не все коррелируемые параметры, согласно тесту Шапиро–Уилка, имеют нормальное распределение. Поэтому был использован коэффициент ранговой корреляции

Спирмена. Чтобы отследить влияние пикноклинов на фитопланктон, был использован параметр:

$(\delta\rho/\delta z)_{\max}$ – максимальный вертикальный градиент плотности воды, который был преодолен клетками, достигшими глубины отбора пробы на пигменты, где ρ – плотности воды, ед. усл. пл., z – глубина, м.

Была выявлена сильная значимая обратная корреляция между компонентами пигментного комплекса и такими параметрами, как соленость воды, ее плотность и $(\delta\rho/\delta z)_{\max}$. Между содержанием пигментов и температурой воды значимой корреляции обнаружено не было (табл. 1). Сильная обратная связь наблюдалась между пигментным комплексом и $N\text{-NO}_3$, прямая – между пигментным комплексом и растворенным кислородом, за исключением пигментного индекса ($I_{430/664}$).

Как было показано выше (табл. 1, рис. 3, 4), обострения вертикальных градиентов плотности отделяют участки водного столба с разным количеством фитопигментов. Содержание фитопигментов отражает вклад всех размерных групп фитопланктона (микро-,nano- и пикопланктона) и может служить надежным показателем пространственного распределения фитопланктона. Особое значение имеют нарастающие

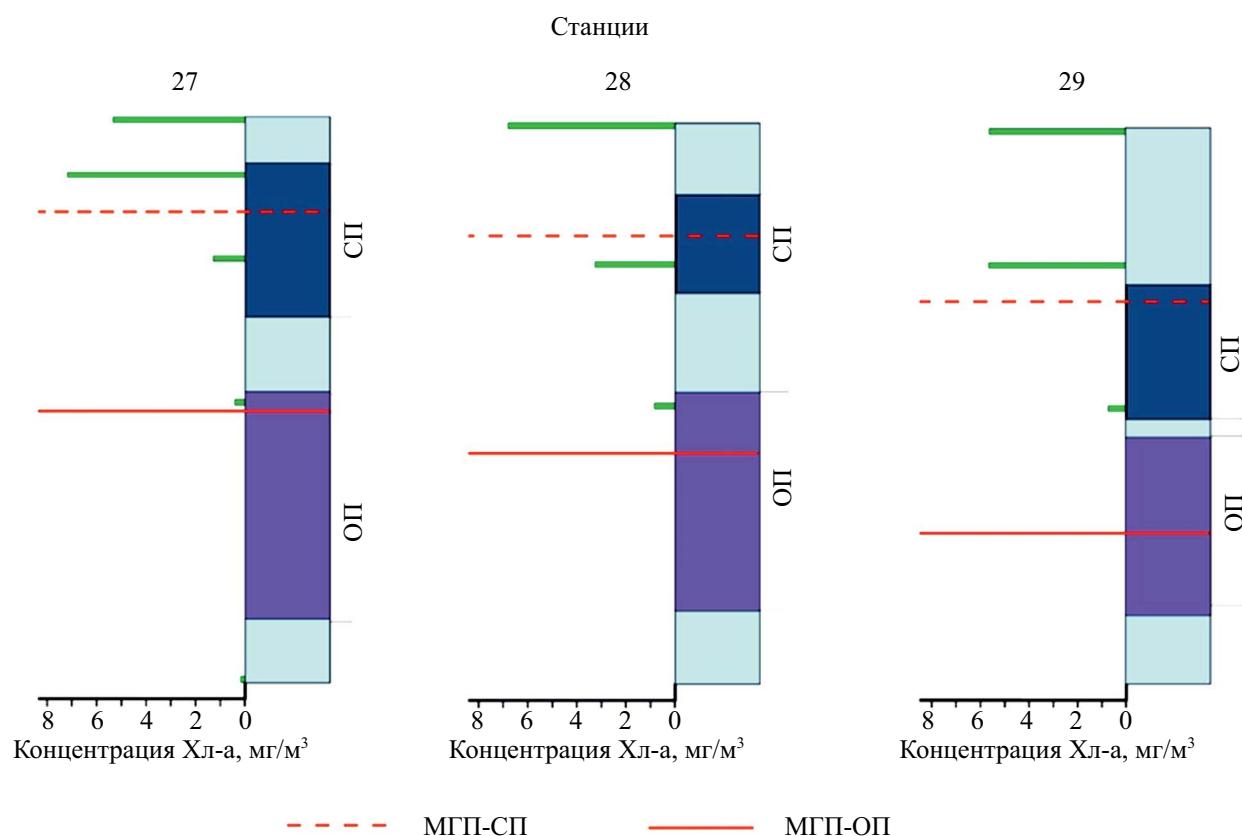


Рис. 3. Концентрация хлорофилла-а (Хл-а, $\text{мг}/\text{м}^3$) на ст. 27, 28, 29.

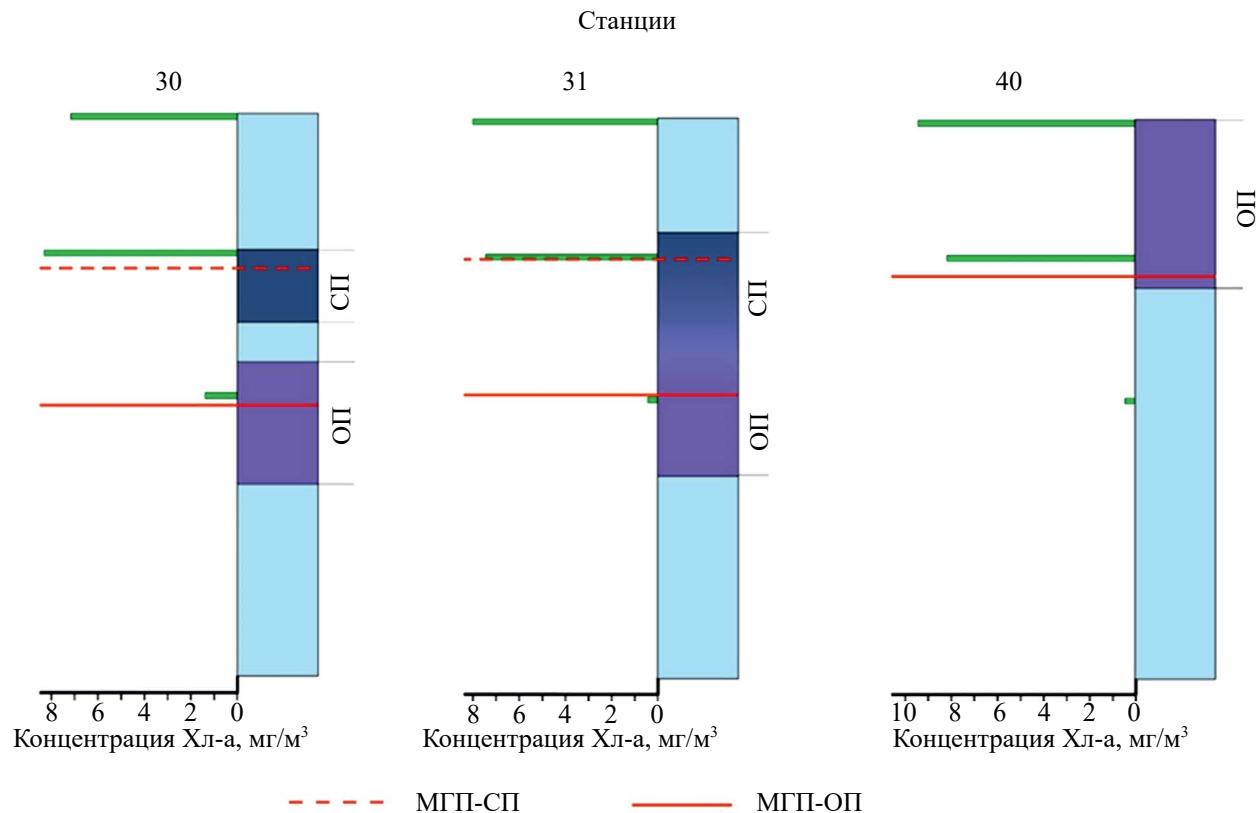


Рис. 4. Концентрация хлорофилла-а (Хл-а, $\text{мг}/\text{м}^3$) на ст. 30, 31, 40.

градиенты плотности в верхней части пикноклинов вплоть до достижения максимального градиента плотности. На основании этого были выделены 4 гидробиологических слоя (ГБС) (рис. 5).

Односторонний анализ сходств ANOSIM подтвердил различия между выделенными ГБС

по характеристикам пигментного комплекса (табл. 2). Прослеживаются различия в характеристиках пигментного комплекса слоев, расположенных выше линии МГП-СП и ниже нее. Между слоями 1 и 2, а также 3 и 4 значимых различий в концентрациях пигментов не наблюдалось. Слой 1

Таблица 1. Матрица корреляций основных компонентов пигментного комплекса и параметров морской воды в условиях сезонного пикноклина; количественных показателей бактерий и параметров морской воды в условиях сезонного пикноклина

	Хл-а	Ф-а	Хл-б	Хл-с ₁ +с ₂	Кар	I _{430/664}	N _{bac}	B _{bac}
T	0.36	0.29	0.37	0.29	0.18	-0.34	0.52	0.33
S	-0.68	-0.73	-0.57	-0.72	-0.77	0.38	-0.37	-0.21
ρ	-0.70	-0.78	-0.67	-0.73	-0.75	0.42	-0.52	-0.31
($\delta\rho/\delta z$) _{max}	-0.61	-0.56	-0.45	-0.61	-0.65	0.31	-0.56	0.18
N-NO ₃	-0.61	-0.81	-0.55	-0.66	-0.65	0.40	-0.34	-0.16
O ₂	0.82	0.80	0.68	0.86	0.89	-0.60	0.52	0.35
pH	-0.01	0.02	0.04	-0.02	-0.07	-0.06	0.06	0.46

Примечание. Т – температура, S – соленость, ρ – плотность, $(\delta\rho/\delta z)_{\text{max}}$ – максимальное значение вертикального градиента плотности выше отбора пробы на содержание пигментов, N-NO₃ – нитратный азот, O₂ – растворенный кислород, pH – водородный показатель, Хл-а – хлорофилл-а; Ф-а – феофитин-а; Хл-б – хлорофилл-б; Хл-с₁+с₂ – хлорофилл-с₁+с₂; Кар – каротиноиды; I_{430/664} – пигментный индекс сообщества; N_{bac} – численность бактерий; B_{bac} – биомасса бактерий; значимые коэффициенты ($p < 0.05$) показаны полужирным шрифтом.

значимо отличался по концентрациям основных фотосинтетических пигментов от слоев 3 и 4, расположенных глубже МГП-СП. Различия в характеристиках пигментного комплекса между слоями 2 и 3 присутствовали на уровне тенденции ($p = 0.10$), различия между слоями 2 и 4 подтвердить не удалось. Это может быть связано с малым количеством измерений в слое 2.

Основные показатели пигментного комплекса фитопланктона были рассчитаны в соответствии с их распределением в выделенных ГБС (табл. 3).

Диапазон колебаний численности планктонных микроводорослей на исследованном участке акватории составил от 90 тыс. кл./л до 4.8 млн кл./л при биомассе 12 мкгС/л – 299 мкгС/л. В пространственном отношении необходимо отметить выраженную однородность распределения показателей количественного развития в горизонтальной плоскости вдоль меридионального разреза на фоне резкого вертикального градиента. Ядро сообщества было зафиксировано в границах ПОС и СП, где численность планктонных микроводорослей стабильно превышала 2.5 млн кл./л при биомассах более 2.6 мг/л (0.2 мгС/л). Ниже линии МГП-СП показатели количественного развития микрофитопланктона резко падали на 1–2 порядка. Структурную основу сообщества на всей исследованной акватории составляли диатомовые водоросли, на долю которых приходилось 99–100 % общей численности и 95–100 % общей биомассы. В составе последних стабильно доминировал комплекс, характерный для стадии весеннего “цветения”: *Pauliella taeniata*, *Fragilaropsis oceanica*, *Navicula*

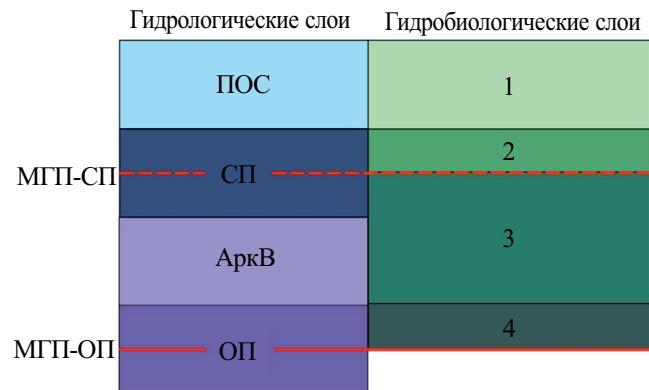


Рис. 5. Схематичное изображение гидробиологических слоев в условиях сезонного и основного пикноклинов на выполненном разрезе: ПОС – поверхностный опресненный слой, СП – сезонный пикноклин, АркВ – слой арктических вод, ОП – основной пикноклин, МГП-СП – максимальный градиент плотности в слое сезонного пикноклина, МГП-ОП – максимальный градиент плотности в слое основного пикноклина.

Таблица 2. Результаты анализа (ANOSIM) сходств характеристик пигментного комплекса гидробиологических слоев 1, 2, 3, 4 (p -values)

	2	3	4
1	0.87	0.01	0.03
2		0.10	0.32
3			0.89

Таблица 3. Концентрация хлорофилла-а (Хл-а), относительное содержание феофитина-а (Φ -а), относительное содержание хлорофиллов а, б, c_1+c_2 (Хл-а, Хл-б, Хл- c_1+c_2), пигментный индекс ($I_{430/664}$), отношение концентрации каротиноидов к концентрации хлорофилла-а (Кар/Хл-а)

	Гидробиологические слои			
	1	2	3	4
Хл-а, мг/м ³	5.49–8.27 6.84±1.16	7.10–7.48 7.29±0.26	0.76–3.62 1.89±1.52	0.43–1.47 0.81±0.48
Φ -а, %	34.12–88.55 68.23±18.18	64.99–86.07 75.53±14.90	37.61–84.15 59.35±23.42	67.23–98.57 77.80±14.10
Хл-а, %	78.33–81.50 80.29±1.14	79.39–81.82 80.61±1.72	76.25–79.48 77.85±1.62	63.73–83.97 76.36±9.28
Хл-б, %	1.30–4.14 2.62±1.01	1.94–2.54 2.24±0.42	2.04–3.39 2.67±0.68	0.61–11.69 5.82±4.69
Хл- c_1+c_2 , %	16.55–17.53 17.09±0.34	16.24–18.07 17.15±1.30	17.94–20.36 19.49±1.34	13.34–24.58 17.82±4.88
$I_{430/664}$	2.27–2.37 2.31±0.03	2.29–2.32 2.31±0.02	2.36–2.61 2.50±0.13	2.24–3.04 2.64±0.34
Кар/Хл-а	0.63–0.69 0.66±0.02	0.65–0.70 0.68±0.03	0.74–0.87 0.81±0.07	0.72–1.07 0.92±0.14

Примечание. Диапазоны параметров указаны над чертой; среднее значение ± его стандартное отклонение – под чертой.

pelagica, мелкоклеточные распавшиеся колонии р. *Chaetoceros* (70–90 % от численности диатомовых) и представители р. *Thalassiosira* (в основном *T. antarctica* var. *borealis*, *T. gravida/rotula*, *T. hyalina* – 40–76 % от биомассы диатомовых). Отдельно следует отметить зафиксированное на ст. 31 (на линии МГП–СП) скопление криопелагической центрической колониальной диатомовой *Porosira glacialis*, биомасса которой составила 28% от общей биомассы микрофитопланктона.

В состав зоопланктонного сообщества на выполненному разрезе входило 20 представителей различных таксономических групп (11 определены до вида, остальные – до более высокого таксономического ранга). По численности на всех станциях доминировали копеподы *Oithona similis* и *Pseudocalanus* sp. В качестве субдоминант выступали наутилии копепод (предположительно тех же *O. similis* и *Pseudocalanus* sp.) и аппендикулярия *Fritillaria borealis*. Общая численность зоопланктона на станциях варьировала в пределах 1000–2800 экз./м³.

Показатели N_{bac} и B_{bac} на разрезе изменялись в диапазоне соответственно $(0.09–0.29) \times 10^6$ кл/мл (среднее $0.19 \pm 0.01) \times 10^6$ кл/мл и $1.55–4.45$ мг С/м³ (среднее 2.96 ± 0.88 мг С/м³). Значения N_{bac} и B_{bac} в АркВ [$(0.21 \pm 0.09) \times 10^6$ кл/мл и 3.30 ± 0.16 мг С/м³] и БВ [$(0.11 \pm 0.07) \times 10^6$ кл/мл и 1.73 ± 0.10 мг С/м³] достоверно различались. Обилие вириопланктона составляло $(2.82 \pm 0.65) \times 10^6$ частиц/мл, его значения варьировали (от 0.72 до 4.56) $\times 10^6$ частиц/мл. N_{vir} АркВ ($3.79 \pm 0.30) \times 10^6$ частиц/мл достоверно

превышала таковое БВ ($0.87 \pm 0.15) \times 10^6$ частиц/мл. Между N_{vir} и N_{bac} присутствовала значимая связь ($r_s = 0.92$).

Анализ ранговой корреляции Спирмена показал значимую обратную связь N_{bac} с плотностью морской воды и $(\delta\rho/\delta z)_{max}$ для станций, где был сформирован СП. Прямая корреляция была отмечена между растворенным кислородом и N_{bac} (табл. 1). Количественные показатели бактериопланктона тесно коррелировали с компонентами пигментного комплекса: прямая значимая связь была отмечена между пигментами и N_{bac} , обратная – между пигментным индексом и N_{bac} . С B_{bac} достоверно коррелировали не все компоненты пигментного комплекса (табл. 4).

Гидрохимические показатели были рассчитаны в соответствии с их распределением в выделенных ГБС (табл. 5).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Фотосинтез планктонных водорослей возможен лишь в верхней эвфотической зоне. Для Баренцева моря глубина фотического слоя, по данным разных авторов, несколько изменяется в зависимости от сезона и достигает в наиболее продуктивный период глубин 45–60 м (Титов, 1995; Несветова, 2002). Измерения гидробиологических параметров, представленные в работе, проведены в пределах фотического слоя. Помимо освещенности на распределение планктонных водорослей оказывает

Таблица 4. Матрица корреляций основных компонентов пигментного комплекса и количественных показателей бактерий в условиях сезонного пикноклина

	Хл-а	Ф-а	Хл-б	Хл-с ₁ +с ₂	Кар	$I_{430/664}$
N_{bac}	0.58	0.50	0.65	0.59	0.48	-0.62
B_{bac}	0.48	0.47	0.58	0.51	0.41	-0.62

Примечание. Хл-а – хлорофилл-а; Ф-а – феофитин-а; Хл-б – хлорофилл-б; Хл-с₁+с₂ – хлорофилл-с₁+с₂; Кар – каротиноиды; $I_{430/664}$ – пигментный индекс сообщества; N_{bac} – численность бактерий; B_{bac} – биомасса бактерий; значимые коэффициенты ($p < 0.05$) показаны полужирным шрифтом.

Таблица 5. Концентрация растворенного кислорода (O_2), нитратного азота ($N-NO_3$) и водородный показатель (рН)

	Гидробиологические слои			
	1	2	3	4
O_2 , мг/л	<u>8.09–8.58</u>	<u>8.00–8.32</u>	<u>7.26–7.75</u>	<u>7.19–7.54</u>
	8.25 ± 0.18	8.16 ± 0.23	7.53 ± 0.25	7.39 ± 0.17
$N-NO_3$, μM	<u>3.67–5.93</u>	<u>4.13–5.69</u>	<u>3.36–12.54</u>	<u>9.02–12.91</u>
	4.83 ± 0.77	4.91 ± 1.10	8.08 ± 4.59	10.37 ± 1.83
рН	<u>8.46–7.50</u>	<u>7.95–8.04</u>	<u>7.76–7.95</u>	<u>7.90–8.42</u>
	7.82 ± 0.36	8.00 ± 0.06	7.86 ± 0.10	8.17 ± 0.28

Примечание. Диапазоны параметров указаны над чертой; среднее значение \pm его стандартное отклонение – под чертой.

влияние масса иных факторов. Для микроводорослей существенна глубина верхнего перемешанного слоя, которая ограничена глубиной залегания ОП или СП. Планктонные водоросли обладают способностью “парить” в воде, при этом вертикальные движения воды увлекают их вверх и вниз внутри перемешанного слоя. В большом перемешанном слое, когда фотический слой меньше него, часть клеток может быть увлечена движениями воды за пределы освещенной зоны. В отсутствие СП глубина верхнего перемешанного слоя достигает глубины залегания ОП (до 100 м) (Воды..., 2016). ОП является нижней границей биотопа фитоцена.

Анализ данных, выполненный в соответствии с выделенными ГБС, показал, что максимальные концентрации Хл-а соответствовали слою 2 (в среднем 7.29 ± 0.26 мг/м³) (рис. 5, табл. 3). В слое 1, соответствующем ПОС, содержание пигмента было несколько ниже, составив в среднем 6.84 ± 1.16 мг/м³. Ниже МГП-СП концентрация пигмента существенно снижалась, однако диапазон варьирования концентраций был высок. Очевидно, что часть клеток фитопланктона проникала через границу МГП-СП и оставалась в слоях 3 и 4. На станции 40 СП отсутствовал. Здесь ОП выполнял ту же роль, что и СП на остальных станциях. Максимальные концентрации Хл-а на ст. 40 были отмечены в слое выше МГП-ОП и составляли $8.22\text{--}9.53$ мг/м³, ниже МГП-ОП концентрации снизились до 0.53 мг/м³.

Линии МГП-СП и МГП-ОП являлись значимыми барьерами для клеток фитопланктона. Величина максимальных градиентов оказывает влияние на способность клеток фитопланктона к “парению” и на миграцию клеток определенной фракции по вертикали. Чем больше градиент плотности в пикноклине, тем лучше условия для “парения” (Семина, 1974). Полученный результат соответствует литературным сведениям для арктических морей: пикноклин значительно ослабляет вертикальный поток углерода (Wassman *et al.*, 2008), а повышенные концентрации Хл и наибольшее развитие фитопланктона характерны для области максимальных градиентов плотности пикноклина (Wassman *et al.*, 1999; Sturluson *et al.*, 2008; Демидов и др., 2022).

В соотношении основных пигментов фотосинтеза ведущая роль принадлежала Хл-а (табл. 3). Абсолютное превалирование доли Хл-а является характерной чертой периода активного автотрофного продуцирования фитопланктонного сообщества: когда роль вспомогательных пигментов незначительна, их содержание увеличивается в условиях недостаточной освещенности в осенне-зимний период (Макаревич и др., 2015).

Феофитин-а является дериватом Хл-а, его присутствие в сообществе фотосинтетиков может изменяться в широком диапазоне. Известно, что для

морского фитопланктона характерно постоянное повышенное содержание феофитина – около 60% (Бульон, 1978). В нашем исследовании содержание Ф-а широко варьировало: самые высокие показатели были отмечены для слоев 2 и 4 (табл. 3). Вероятно, нежизнеспособные клетки фитопланктона накапливались в этих слоях, оседая на поверхностях высокой плотности воды, играющих роль “жидкого дна”. В слоях 1 и 3 его содержание было меньше. Распределение феофитина указывает на то, что нарастающие при приближении к линиям МГП-СП и МГП-ОП градиенты плотности препятствовали его дрейфу в нижележащие слои пелагиали. Этот аспект может являться важным лимитирующим фактором для развития организмов, находящихся за пределами фотической зоны: в глубоководных слоях и на дне – и зависящих от поступления растительного детрита в качестве источника пищи.

Отношение Кар/Хл-а во всех ГБС в среднем не превышало 1 (табл. 3), что характеризует сообщество микроводорослей как находящееся в стадии активной весенней вегетации. Повышение этого показателя свидетельствует об угнетенном состоянии водорослей либо о старении сообщества (Margaleff, 1960; Parsons *et al.*, 1961; Humphrey, 1963).

Средние показатели пигментного индекса сообщества (отношение гетеротрофного метаболизма к автотрофному) были наименьшими в слоях 1 и 2. Глубже линии МГП-СП показатели несколько увеличивались (табл. 3). Данный индекс не подвержен сильной изменчивости за короткий промежуток времени, полученные значения могут быть интерпретированы как показатель активного весеннего развития арктических планктонных сообществ в стадии “цветения” и хорошо согласуются с полученными в весенний период данными $2 < I_{430/664} < 3$ (Макаревич и др., 2015).

Близость станций разреза к прикромочной ледовой зоне – еще один фактор, который необходимо учесть при анализе концентраций Хл-а. Влияние кромки льда на фитопланктон и распределение концентраций Хл-а представляется наиболее значимым в весенний период. По данным разных авторов, локальные высокие концентрации Хл-а могут наблюдаться весной (в мае) непосредственно вблизи кромки (Wassmann *et al.*, 1999; Dong *et al.*, 2020; Makarevich *et al.*, 2022). По другим данным, интенсивное прикромочное “цветение” фитопланктона в северных районах Баренцева моря регистрируется в летний период и является продолжением весеннего “цветения” (Макаревич, 2012; Паутова и др., 2021; Кудрявцева и др., 2023). В нашем исследовании распределение Хл-а на станциях разреза не коррелировало с близостью к кромке льда, что может быть связано как со значительной удаленностью от кромки, так и с ранневесенним периодом наблюдений (апрель). Наблюдалось некоторое увеличение концентраций Хл-а в области

термохалинного фронта. Это соответствует устоявшимся представлениям о фронтальных областях как зонах повышенной продуктивности с наибольшими уровнями обилия микроводорослей и концентрациями Хл-а (Alexander, Niebauer, 1981; Rat'kova, Wassmann, 2002; Makarevich *et al.*, 2021).

Средние концентрации Хл-а в Баренцевом море достигают максимальных значений весной, снижаясь летом и осенью. Весной образуется около 46% общего годового количества хлорофилла, при этом на долю АркВ приходится до 20.4% (Vodopyanova *et al.*, 2024). Зарегистрированные нами высокие концентрации пигмента, количественные и видовые показатели фитопланктона, свидетельствуют о традиционной стадии весеннего “цветения” в сукцессионном цикле микроводорослей АркВ. В АркВ этот процесс связан с формированием ПОС и слоя СП, удерживающего фитопланктон в пределах фотического слоя, хорошо освещенного и богатого биогенными веществами.

Анализ количественных данных, пространственной и структурной организации сообщества планктонных микроводорослей позволяет определить последнее как находящееся в стадии весеннего “цветения”: высокие показатели обилия и доминирование в пелагическом фитоценозе диатомовых водорослей весеннего комплекса (*Pauliella taeniata*, *Fragilariopsis oceanica*, *Navicula pelagica*, *Chaetoceros spp.*, *Thalassiosira spp.*). Описанная картина является типичной для “цветения” микрофитопланктона (на протяжении всего вегетационного периода) на севере Баренцева моря (Wassmann *et al.*, 1999, Barber *et al.*, 2015, Falk-Petersen *et al.*, 2000, Hop *et al.*, 2019, Druzhkova *et al.*, 2020, Паутова и др., 2019, 2021; Кудрявцева и др., 2023). Интересно отметить появление центрической диатомовой водоросли *Porosira glacialis*, широко распространенной в Северной Атлантике. Ранее подобное явление было отмечено в марте–мае на северо-западе архипелага Шпицберген (Barber *et al.*, 2015), а при проведении исследований прикромочного “цветения” в котловине Нансена в августе 2020 г. впервые в высокой Арктике было зафиксировано массовое развитие этого вида (биомасса его достигала 30 мг/л), что может рассматриваться как свидетельство активного проникновения на север вод атлантических течений (Паутова и др., 2021).

Связь между биомассой микрофитопланктона и Хл-а прослеживалась на уровне тенденции ($r = 0.69$, $p = 0.08$). Как известно, автотрофный планктон включает три размерных класса: пико-фитопланктон (< 2 мкм), нанофитопланктон (2 – 20 мкм) и микрофитопланктон (> 20 мкм). Соотношение размерных групп в природных сообществах фотосинтетиков широко варьирует. Концентрация Хл-а отражала вклад всех размерных групп (размер пор фильтров для дальнейшего определения концентраций пигментов – 0.6 мкм), что, вероятно,

несколько снизило величину корреляции между Хл-а и биомассой микрофитопланктона. Можно заключить, что весенне “цветение” на выполненнем разрезе было обусловлено как развитием микрофитопланктона, так и вкладом не учтенных в данном исследовании мелких размерных форм.

Согласно литературным данным, в маргинальной ледовой зоне (МЛЗ) арктических морей существенная роль в производстве углерода принадлежит мелким размерным формам фитопланктона (Hodal, Kristiansen, 2008; Wassman *et al.*, 2008; Laney, Sosik, 2014; Дружкова, 2018; Демидов и др., 2022; Кудрявцева и др., 2023). На долю мелких клеток в МЛЗ Баренцева моря может приходиться до 46% от общего производства углерода (Hodal, Kristiansen, 2008), по другим сведениям – до 84% от общей биомассы Хл и 49% от общего производства первичной продукции (Wassman *et al.*, 2008). В раннем и позднем цветении преобладают мелкие клетки, в то время как при пиковом цветении – крупные (Hodal, Kristiansen, 2008; Wassman *et al.*, 2008; Кудрявцева и др., 2023).

Бактерии и вирусы традиционно причисляют к наиболее массовым компонентам микропланктона. Большая часть органического вещества, синтезируемого первичными продуцентами, превращается в растворенное органическое вещество и поглощается почти исключительно бактериями (Azam, Malfatti, 2007). Вирусы также являются важным компонентом микробной “петли”, оказывающим значительное влияние на процесс регулирования обилия и видового разнообразия своих хозяев (Weitz, Wilhelm, 2012). Увеличение количественных показателей бактериальных сообществ Баренцева моря следует за пиками развития фитопланктона (Müller–Niklas, Herndl, 1996; Байтаз, 1998). Максимум численности бактериопланктона может совпадать по времени с последней фазой или окончанием “цветения” фитопланктона.

Низкие количественные показатели бактериопланктона (численность $(0.19 \pm 0.01) \times 10^6$ кл/мл, биомасса 2.96 ± 0.88 мг С/м³) в период исследования позволяют заключить, что бактерии на фоне активной фотосинтетической активности фитопланктона еще не успели достигнуть значимых уровней, а фитопланктонное сообщество находилось в начале весеннего “цветения”. Для сравнения, на северо-востоке Баренцева моря, в зоне ледовой кромки, до наступления “цветения” фитопланктона диапазоны численности и биомассы бактерий изменились от 0.12 до 0.32×10^6 кл/мл и от 1.63 до 4.57 мг С/м³ соответственно (Широколобова и др., 2017). Показано, что в летний период численность бактериопланктона в открытой части Баренцева моря достигала 4.0×10^6 кл/мл (Венгер и др., 2016).

Вирусы являлись наиболее массовым компонентом микропланктона и превышали количество бактерий. Установлена положительная связь

вирусов с численностью бактериопланктона. Данная зависимость, по сведениям литературных источников, указывает на преобладание в вирусном сообществе бактериофагов (Cochlan *et al.*, 1993; Wommack, Colwell, 2000). Полученные нами значения ($\leq 4.56 \times 10^6$ частиц/мл) можно рассматривать как низкие. Согласно литературным данным, при локальном пике Хл-а (12.4 мг/м³) количество вирусных частиц в водах Баренцева моря достигало 64.1×10^6 в 1 мл (Венгер и др., 2012), до наступления “цветения” численность вирусов не превышала 3.76×10^6 частиц/мл (Широколобова и др., 2017).

Зоопланктон играет ключевую роль в трансформации и потоке вещества и энергии от водорослей к рыбам и морским млекопитающим Баренцева моря. Величина суммарного потребления фитопланктона зоопланктоном изменяется по мере развития и затухания весеннего цветения (Арашкевич, 2021). В период нашего исследования влияние зоопланктонного сообщества на показатели обилия фитопланктона представляется несущественным ввиду низкой численности видов-фитофагов и преобладания всеядных форм. Высокие концентрации Хл-а также свидетельствуют, что в период исследований не было интенсивного выедания копеподами и другими зоопланктонными организмами, пики численности которых наблюдаются через 10–35 суток после массового “цветения” фитопланктона (Eiane *et al.*, 2009; Дворецкий, Дворецкий, 2015).

Пространственно-временное распределение биогенов в Баренцевом море имеет выраженную сезонную изменчивость и определяется динамикой вод и продукционно-деструкционными процессами. Интенсивное потребление биогенов начинается в весенний период, по мере их включения в производственные процессы.

Нитраты характеризовались относительно низкими концентрациями (≤ 5.93 мМ) в тех слоях, где были отмечены наиболее высокие концентрации Хл-а (табл. 5). МГП-СП (а при его отсутствии – МГП-ОП) ограничивал вертикальный обмен с нижележащими слоями, где концентрации нитратов были в два раза выше (до 12.91 мМ). Низкие для нитратов показатели выше МГП-СП свидетельствуют об активном потреблении $N\text{-NO}_3$ фитопланктоном в процессе автотрофного производства, однако полного исчерпания биогена еще не наступило. Так, в марте–апреле 2021 г. (до стадии весеннего “цветения” фитопланктона) содержание нитратов в слое 0–50 м в БВ достигало значений 8.57 ± 0.33 мМ, в АркВ – до 7.18 ± 1.58 мМ (Макаревич и др., 2024). В период “цветения” фитопланктона в зоне полярного фронта в апреле 2018 г. в АркВ этот показатель в слое 0–50 м не превышал 2.71 ± 0.31 мМ (Makarevich *et al.*, 2021).

В распределении растворенного кислорода на разрезе была отмечена та же закономерность, что и в распределении концентраций Хл-а: максимальные значения соответствовали слоям 1 и 2 (табл. 5). Однако насыщенность вод кислородом превышала 100 % только на двух станциях – 31 (0 м) и 40 (0, 10 и 25 м), где отмечалось и некоторое увеличение концентраций Хл-а вблизи фронтальных областей. Таким образом, несмотря на то что фитопланктон на всех станциях разреза находился в состоянии “цветения”, этот процесс не везде соответствовал насыщенности вод кислородом более 100 %. Кислородному режиму Баренцева моря свойственна ярко выраженная сезонность. Существенные различия потоков кислорода воздух–вода и вода–воздух в течение года могут быть объяснены в том числе и биогенными факторами. При моделировании газообмена между водной поверхностью и атмосферой авторам (Надежина и др., 2014) удалось выделить поток кислорода с поверхности Баренцева моря, непосредственно связанный с жизнедеятельностью фитопланктона. Эвазия биогенного кислорода в атмосферу, по расчетам авторов, начинается в мае, а максимальное ее развитие приходится на июль.

По изменению водородного показателя морской воды можно охарактеризовать интенсивность фотосинтеза морских водорослей: чем выше жизнеспособность водорослей, тем значительней изменяется pH среды – происходит ее подщелачивание в результате фотосинтетической ассимиляции карбонатов. При ослаблении фотосинтеза происходит снижение потребления углекислоты и подкисление среды (Горюнова, 2014). В нашем исследовании pH морской воды достигал в среднем 7.82–8.17, что косвенно указывало на фотосинтетическую активность фитопланктона (табл. 5), точные значения pH в период до/после “цветения” для Баренцева моря не установлены. Известные значения pH для Баренцева моря зимой – в среднем 7.50, летом – в среднем 8.42 (Ишкулова, Пастухов, 2018).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В апреле 2023 г. в прикромочной ледовой зоне Баренцева моря фитопланктонное сообщество находилось в стадии активного автотрофного производства – весеннего “цветения”.

Распределение основных компонентов планкtonных сообществ находилось под влиянием гидрологической обстановки. Используя концентрацию Хл-а, отражающую обилие фотосинтезирующих организмов в морской воде, нам удалось изучить особенности вертикального распределения фитопланктона в ответ на изменения плотности морской воды. Концентрации Хл-а были максимальны в ПОС и верхней части СП

(выше МГП-СП), в среднем достигая 6.84 ± 1.16 и 7.29 ± 0.26 мг/м³ соответственно. Ниже линии МГП-СП концентрации значительно снижались несмотря на то, что находились в фотическом слое (в среднем 0.81 ± 0.48 – 1.89 ± 1.52 мг/м³). При отсутствии СП максимальные концентрации Хл-а были отмечены выше линии МГП-ОП (8.22–9.53 мг/м³). Таким образом, наиболее значимым фактором в вертикальном распределении Хл-а являлась линия МГП, а не весь слой пикноклина. Установление СП ограничивало основную массу микроводорослей слоем, расположенным выше линии МГП.

Фитопланктонное сообщество в процессе фотосинтеза оказывало влияние на гидрохимический режим вод, на что указывает значительное снижение концентрации нитратов и увеличение концентрации растворенного кислорода выше линии МГП-СП и МГП-ОП.

Микробное сообщество характеризовалось низкими количественными показателями на фоне повышенных концентраций Хл-а.

Зоопланктон не оказывал значимого влияния на обилие фитопланктонных форм, что позволило наблюдать не замаскированное этим предиктором влияние гидрологической обстановки на фитопланктонное сообщество.

Таким образом, проведенное исследование показало, что основное влияние на вертикальное распределение фитопланктона в период наблюдений оказывал сезонный пикноклин, а при его отсутствии – основной пикноклин. Являясь значимыми природными физическими барьерами, линии максимальных градиентов плотности сезонного и основного пикноклинов определяли вертикальные границы биотопов фитопланктонных сообществ.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают признательность заведующему Лабораторией зообентоса ММБИ, к.б.н. А.Г. Дворецкому за консультации по статистической обработке данных и структуре рукописи. Авторы благодарят членов научной группы за измерение гидрологических показателей и сбор материала в ходе рейсовых работ. Авторы благодарят рецензентов за ценные замечания и пожелания.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания ММБИ, тема “Структурно-динамические трансформации пелагических экосистем морских арктических бассейнов в условиях техногенных и естественных изменений среды” (№ госрегистрации 124013000709-9).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

БИОЭТИКА

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арашкевич Е.Г. Зоопланктон Баренцева моря / В кн.: Система Баренцева моря. М.: Геос, 2021. С. 331–351. DOI: 10.29006/978-5-6045110-0-8/(26)
- Байтаз О.Н. Пространственно-временная изменчивость бактериопланктона Баренцева моря: Автoref. дис. канд. биол. наук. М.: МГУ, 1998. 25 с.
- Бульон В.В. Содержание феопигментов в планктоне (обзор) // Гидробиол. журн. 1978. Т. 14. № 3. С. 62–69.
- Венгер М.П., Копылов А.И., Заботкина Е.А., Макаревич П.Р. Влияние вирусов на бактериопланктон открытой и прибрежной части Баренцева моря // Биология моря. 2016. Т. 42. № 1. С. 19–26.
- Венгер М.П., Широкоброва Т.И., Макаревич П.Р., Водопьянова В.В. Вирусы в пелагиали Баренцева моря // Докл. РАН. 2012. Т. 446. № 3. С. 345–349.
- Вода. Методика спектрофотометрического определения хлорофилла *a* (ГОСТ 17.1.4.02–90). М.: Изд-во Стандартов, 2001. 10 с.
- Воды Баренцева моря: структура, циркуляция, изменчивость. Мурманск: ПИНРО, 2016. 260 с.
- Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Т. 1. Баренцево море. Вып. 1. Гидрометеорологические условия. Л.: Гидрометеоиздат, 1990. 280 с.
- Горюнова С.В. Оценка функционального состояния водных растений при химическом загрязнении среды // Вестник РУДН. Сер. Экол. и безоп. жизн. 2014. № 2. С. 58–70.
- Дворецкий В.Г., Дворецкий А.Г. Экология зоопланктонных сообществ Баренцева моря и сопредельных вод. СПб.: Реноме, 2015. 736 с.
- Демидов А.Б., Сергеева В.М., Гагарин В.И., Еремеева Е.В., Воробьева О.В., Белевич Т.А., Артемьев В.А., Полухин А.А., Григорьев А.В., Храпко А.Н., Щука С.А., Флинт М.В. 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>
- Дружкова Е.И. Нанофитопланктон ледовой прикромочной зоны Баренцева моря в летний период 2017 года // Труды Кольского научного центра. Океанология. Выпуск 5. Апатиты, 2018. С. 29–44. <https://doi.org/10.25702/KSC.2307-5252.2018-9-4-29-44>

- Ишкулова Т.Г., Пастухов И.А.* Распределение параметров гидрохимического комплекса в северной части Баренцева моря в летний и зимний сезоны // Труды Кольского научного центра. Океанология. Выпуск 5. Апатиты, 2018. С. 14–22.
<https://doi.org/10.25702/KSC.2307-5252.2018-9-4-14-21>
- Кольцова Т.И.* Определение объема и поверхности клеток фитопланктона // Биол. науки. 1970. № 6. С. 114–120.
- Кудрявцева Е.А., Кравчишина М.Д., Паутова Л.А., Русланов И.И., Силкин В.А., Глуховец Д.И., Торгунова Н.И., Нецветаева О.П., Политова Н.В., Клювиткин А.А., Саввичев А.С.* Размерная структура первичных производителей в маргинальной ледовой зоне морей европейской Арктики в летний период // Доклады РАН. Науки о земле. 2023. Т. 508. № 1. С. 108–114.
<https://doi.org/10.31857/S2686739722601788>
- Макаревич П.Р.* Первичная продукция Баренцева моря // Вестник МГТУ. 2012. Т. 15. № 4. С. 786–793.
- Макаревич П.Р., Водопьянова В.В., Булавина А.С., Ващенко П.С., Намятов А.А., Пастухов И.А.* Локализация центров ранневесеннего “цветения” фитопланктона в пелагиали Баренцева моря // Морской биол. журн. 2024. Т. 9. № 1. С. 51–69.
<https://doi.org/10.21072/mbj.2024.09.1.04>
- Макаревич П.Р., Водопьянова В.В., Олейник А.А.* Фитоценозы пелагиали Кольского залива. Структура и функциональные характеристики. Ростов н/Д: Изд-во ЮНЦ РАН, 2015. 192 с.
- Матищов Г.Г., Мусеев Д.В., Любина О.С., Жичкин А.П., Джценюк С.Л., Макаревич П.Р., Фролова Е.А.* Гидробиологические индикаторы циклических изменений климата Западной Арктики в XX–XXI вв. // Вестник Южного научного центра РАН. 2011. С. 54–68.
- Надежина Е.Д., Стернзат А.В., Бортковский Р.С., Пикалева А.А., Егоров Б.Н., Школьник И.М.* Модельные оценки потоков кислорода через поверхность арктических морей // Тр. Глав. геофиз. обсерв. им. А.И. Войкова. 2014. № 572. С. 7–29.
- Несветова Г.И.* Гидрохимические условия функционирования экосистемы Баренцева моря. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2002. 295 с.
- Обзорные карты состояния ледяного покрова Северного Ледовитого Океана. http://old.aari.ru/odata/_d0015.php (дата обращения: 08.12.2023)
- Паутова Л.А., Силкин В.А., Кравчишина М.Д., Якубенко В.Г., Чульцова А.Л.* Летний фитопланктон северной части Баренцева моря (75–80° N) // Экология гидросфера. 2019. № 2(4). С. 8–19. EDN EIFCMW.
 DOI 10.33624/2587-9367-2019-2(4)-8-19
- Паутова Л.А., Силкин В.А., Кравчишина М.Д., Якубенко В.Г., Кудрявцева Е.А., Клювиткин А.А., Лобковский Л.И.* Пелагическая экосистема котловины Нансена в условиях изменчивости притока атлантической воды: механизм формирования диатомового цветения в прикромочной зоне // Доклады РАН. Науки о земле. 2021. Т. 499. № 1. С. 71–76.
<http://dx.doi.org/10.31857/S2686739721070136>
- Родионов В.Б., Костяной А.Г.* Океанические фронты морей Североевропейского бассейна. М.: ГЕОС, 1998. 290 с.
- Романова Н.Д., Сажин А.Ф.* Взаимосвязь между объемом бактериальных клеток и содержанием в них углерода // Океанология. 2010. Т. 50 № 4. С. 556–565.
- Руководство по химическому анализу морских и пресных вод при экологическом мониторинге рыбоводческих водоемов и перспективных для промысла районов Мирового океана. Москва: Изд-во ВНИРО, 2003. 202 с.
- Семина Г.И.* Фитопланктон Тихого океана. М: Изд-во Наука, 1974. 239 с.
- Суханова И.Н.* Концентрирование фитопланктона в пробе // Современные методы количественной оценки распределения морского планктона. М.: Наука, 1983. С. 97–108.
- Титов О.В.* Трансформация фосфатов и первичная продукция в Баренцевом море: Автореферат дис. канд. географ. наук. Санкт-Петербург: Гидрометеорологический ин-т, 1995. 19 с.
- Федоров В.Д.* О методах изучения фитопланктона и его активности. М.: Изд-во МГУ, 1979. 168 с.
- Широколобова Т.И., Венгер М.П., Бобров К.А.* Массовые компоненты микропланктона зоны ледовой кромки Баренцева моря // Тр. КНЦ РАН. 2017. Т. 2. № 8. С. 39–50.
- Alexander V., Niebauer H.J.* Oceanography of the Eastern Barents Sea Ice-Edge in Spring // Limnol. Oceanogr. 1981. V. 26. № 6. P. 1111–1125.
<https://doi.org/10.4319/lo.1981.26.6.1111>
- Azam F., Malfatti F.* Microbial structuring of marine ecosystems // Nat. Rev. Microbiol. 2007. № 5. P. 782–791.
<https://doi.org/10.1038/nrmicro1747>
- Barber D.G., Hop H., Mundy C.J., Else B., Dmitrenko I.A., Trembla, J. E., Rysgaard S.* Selected physical, biological and biogeochemical implications of a rapidly changing Arctic Marginal Ice Zone // Progress in Oceanography. 2015. V. 139. P. 122–150.
 DOI: 10.1016/j.pocean.2015.09.003
- Biological Atlas of the Arctic Seas 2000: Plankton of the Barents and Kara Seas, 2000. URL: <https://www.nodc.noaa.gov/OC5/BARPLANK/start.html> (дата обращения: 08.12.2023)
- Cochlan W.P., Wikner J., Steward G.F., Smith D.C., Azam F.* // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1993. V. 92. P. 77–87.
<http://dx.doi.org/10.3354/meps092077>
- Dong K., Kvile O.K., Stenseth N.C., Stige L.C.* Associations among temperature, sea ice and phytoplankton bloom dynamics in the Barents Sea // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2020. № 63. P. 25–36.
<http://dx.doi.org/10.3354/meps13218>
- Druzhkova E.I., Ishkulova T.G., Pastukhov I.A.* Features of summer ice-edge bloom in the Barents Sea //

- IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. 2020. № 539. Article 012186. P. 1–6.
<http://dx.doi.org/10.1088/1755-1315/539/1/012186>
- Eiane K., Tande K.S.* Meso and macrozooplankton. In Ecosystem Barents Sea; Sakshaug E., Johnsen G., Kovacs K. M. Eds.: Tapir Academic Press: Trondheim, Norway, 2009. P. 209–234.
- Falk-Petersen S., Hop H., Budgell W.P., Hegseth E.N., Korsnes R., Loyning T.B., Orbek J.B., Kawamura T., Shirasawa K.* Physical and ecological processes in the marginal ice zone of the northern Barents Sea during the summer melt period // Journal of Marine Systems. 2000. V. 27. P. 131–159.
[https://doi.org/10.1016/S0924-7963\(00\)00064-6](https://doi.org/10.1016/S0924-7963(00)00064-6)
- Fischer A.D., Moberg E.A., Alexander H., Brownlee E.F., Hunter-Cevera K.R., Pitz K.J., Rosengard S.Z., Sosik H.M.* 2014. Sixty years of Sverdrup: A retrospective of progress in the study of phytoplankton blooms. Oceanography 27(1):222–235.
<http://dx.doi.org/10.5670/oceanog.2014.26>
- Hammer O., Harper D.A. T., Ryan P.D.* PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. V. 4. P. 1–9.
- Hegseth E.N., Sundfjord A.* Intrusion and blooming of Atlantic phytoplankton species in the high Arctic // J. Marine Systems. 2008. V. 74. P. 108–119.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.jmarsys.2007.11.011>
- Hill V., Cota G.F., Stockwell D.* Spring and summer phytoplankton communities in the Chukchi and Eastern Beaufort Seas // Deep-Sea Res. Pt. II. 2005. № 52. P. 3369–3385.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.dsr2.2005.10.010>
- Hodal H.* Primary production and the relevance of small autotrophic and heterotrophic cells in marine arctic ecosystems: A dissertation for the degree of Philosophiae Doctor. University of Tromso, 2011. 65 p.
- Hodal H., Kristiansen S.* The importance of small-celled phytoplankton in spring blooms at the marginal ice zone in the northern Barents Sea // Deep-Sea Research. II. 2008. № 55 P. 2176–2185.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.dsr2.2008.05.012>
- Hop H., Assmy P., Wold A., Sundfjord A., Daase M., Duarte P., Kwasniewski S., Gluchowska M., Wiktor J.M., Tatarak A., Wiktor J. Jr., Kristiansen S., Fransson A., Chieric M., Vihtakari M.* Pelagic Ecosystem Characteristics Across the Atlantic Water Boundary Current from Rijpfjorden, Svalbard, to the Arctic Ocean During Summer (2010–2014) // Frontiers in Marine Science. 2019. V. 6:181. P. 1–21.
<https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00181>
- Humphrey G.F.* Seasonal variations in plankton pigments in waters off Sydney, Austral // J. Marine Freshwater Res. 1963. V. 14. № 1. P. 24–36.
- Klein B., LeBlanc B., Mei Z.-P., Zhi-Ping M., Beret R., Michaud J., Mundy C.-J., Quillfeldt C. H., Garneau M.È., Roy S., Gratton Y., Cochran J.K., Bélanger S., Laroche P., Pakulski J.D., Rivkin R.B., Legendre L.* Phytoplankton biomass, production and potential export in the north water // Deep-Sea Res. Pt. II. 2002. № 49. P. 4983–5002.
[http://dx.doi.org/10.1016/S0967-0645\(02\)00174-1](http://dx.doi.org/10.1016/S0967-0645(02)00174-1)
- Kogeler J., Rey F.* Ocean colour and the spatial and seasonal distribution of phytoplankton in the Barents Sea. International Journal of Remote Sensing. 1999. V. 20. № 7. P. 1303–1318.
<https://doi.org/10.1080/014311699212740>
- Laney S.R., Sosik H.M.* Phytoplankton assemblage structure in and around a massive under-ice bloom in the Chukchi Sea // Deep-Sea Research II. 2014. № 105. P. 30–41 <http://dx.doi.org/10.1016/j.dsr2.2014.03.012>
- Luchetta A., Lipizer M., Socal G.* Temporal evolution of primary production in the central Barents Sea // J. Marine Systems. 2000. V. 27. P. 177–193.
[http://dx.doi.org/10.1016/S0924-7963\(00\)00066-X](http://dx.doi.org/10.1016/S0924-7963(00)00066-X)
- Makarevich P.R., Larionov V.V., Vodopyanova V.V., Bulavina A.S., Ishkulova T.G., Venger M.P., Pastukhov I.A., Vashchenko A. V.* Phytoplankton of the Barents Sea at the Polar Front in Spring // Oceanology. 2021. V. 61. P. 930–943.
<http://dx.doi.org/10.1134/S0001437021060084>
- Makarevich P.R., Vodopyanova V.V., Bulavina A.S.* Dynamics of the Spatial Chlorophyll-A Distribution at the Polar Front in the Marginal Ice Zone of the Barents Sea during Spring // Water. 2022. Vol. 14. № 101.
<http://dx.doi.org/10.3390/w14010101>
- Margaleff R.* Valeur indicatrice de la composition des pigments du phytoplankton sur la productivité, composition taxonomique et propriétés dynamiques des populations // Comm. Int. Explor. Sci. Mer. Medit., Rapp. Proc. Verb. 1960. V. 15. № 2. P. 277–281.
- Menden-Deuer S., Lessard E.J.* Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms and other protest plankton // Limnol. Oceanogr. 2000. V. 45. № 3. P. 569–579.
<http://dx.doi.org/10.4319/lo.2000.45.3.00569>
- Müller-Niklas G., Herndl G.J.* Dynamics of bacterioplankton during a phytoplankton bloom in the high Arctic waters of the Franz-Joseph Land archipelago // Aquat. Microb. Ecol. 1996. V. 11. P. 111–118. h
<http://dx.doi.org/10.3354/ame011111>
- Niebauer H.J., Alexander V., Henrichs S.M.* A time-series study of the spring bloom at the Bering Sea ice edge I. Physical processes, chlorophyll and nutrient chemistry // Cont. Shelf Res. 1995. V. 15. P. 1859–1877.
- Noble R. T., Fuhrman J.A.* Use of SYBR Green I for rapid epifluorescence counts of marine viruses and bacteria // Aquat. Microb. Ecol. 1998. V. 14. № 2. P. 113–118.
- Oziel L., Neukermans G., Ardyna M., Lancelot C., Tison J.-L., Wassmann P., Sirven J., Ruiz-Pino D., Gascard J.-C.* Role for Atlantic inflows and sea ice loss on shifting phytoplankton blooms in the Barents Sea // Journal of Geophysical Research Oceans. 2017. V. 122 № 6. P. 5121–5139.
<https://doi.org/10.1002/2016JC012582>
- Parsons T.R., Stevens K., Strickland J.D. H.* On the chemical composition of eleven species of marine

- phytoplankters // *J. Fish. Res. Bd. Can.* 1961. V. 18. № 6. P. 1001–1016.
- Perrette M., Yool A., Quartly G.D., Popova E.E.* Near-ubiquity of ice-edge blooms in the Arctic // *Biogeosciences*. 2011. V. 8. № 2. P. 515–524.
<http://dx.doi.org/10.5194/bg-8-515-2011>
- Porter K.G., Feig Y.S.* The use of DAPI for identifying and counting of aquatic microflora // *Limnol. Oceanogr.* 1980 V. 25 P. 943–948.
<https://doi.org/10.4319/lo.1980.25.5.0943>
- Qu B., Gabric A.J.; Matrai P.A.* The satellite-derived distribution of chlorophyll-a and its relation to ice cover, radiation and sea surface temperature in the Barents Sea // *Polar Biology*. 2006. V. 29 P. 196–210.
<https://doi.org/10.1007/s00300-005-0040-2>.
- Rat'kova T. N., Wassmann P.* Seasonal variation and spatial distribution of phyto- and protozooplankton in the central Barents Sea // *J. Mar. Syst.* 2002. 38. P. 47–75.
[http://dx.doi.org/10.1016/S0924-7963\(02\)00169-0](http://dx.doi.org/10.1016/S0924-7963(02)00169-0)
- Reigstad M., Wassmann P., Riser C., Oygarden S., Rey F.* Variations in hydrography, nutrients and chlorophyll a in the marginal ice-zone and the central Barents Sea // *Journal of Marine Systems*. 2002. V. 38. № 1–2. P. 9–29.
[https://doi.org/10.1016/S0924-7963\(02\)00167-7](https://doi.org/10.1016/S0924-7963(02)00167-7).
- Signorini S.R., McClain C.R.* Environmental factors controlling the Barents Sea spring–summer phytoplankton blooms // *Geophysical Research Letters*. 2009. V. 36. № 10. P. 1–5.
<https://doi.org/10.1029/2009GL037695>.
- Sturluson M., Nielsen T.G., Wassmann P.* Bacterial abundance, biomass and production during spring blooms in the northern Barents Sea // *Deep-Sea Research II*. 2008. № 55. P. 2186–2198.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.dsr2.2008.05.001>
- Sukhanova I.N., Flint M.V., Pautova L.A., Stockwell D.A., Grebmeier J.M., Sergeeva V.M.* Phytoplankton of the western Arctic in the spring and summer of 2002: Structure and seasonal changes // *Deep-Sea Res. Pt. II*. 2009. № 56. P. 1223–1236.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.dsr2.2008.12.030>
- Tremblay J., Michel C., Hobson K., Gosselin M., Price N.M.* Bloom dynamics in early opening waters of the Arctic Ocean // *Limnol. Oceanogr.* 2006. Vol. 51. P. 900–912.
<http://dx.doi.org/10.4319/lo.2006.51.2.00900>
- Vodopyanova V.V., Dvoretsky V.G., Bulavina A.S.* Spatial and Seasonal Variability of the Chlorophyll a Concentration in the Barents Sea. *Biol. Bull. Russ. Acad. Sci.* 2024. Vol. 51. № 2. P. 410–420.
<https://doi.org/10.1134/S1062359023602744>
- Wassmann P., Rat'kova T. N., Andreassen I.J., Vernet M., Pedersen G., Rey F.* Spring bloom development in the marginal ice zone and the central Barents Sea // *P.S.Z.N. I. Mar. Ecol.* 1999. V. 20. № 3–4. P. 321–346.
<https://doi.org/10.1046/J.1439-0485.1999.2034081.X>
- Wassmann P., Reigstad M., Haug T., Rudels B., Carroll M.L., Hop H., Gabrielsen G.W., Falk-Petersen S., Denisenko S.G., Arashkevich E., Slagstad D., Pavlova O.* Food webs and carbon flux in the Barents Sea // *Progress in Oceanography*. 2006. V. 71. № 2–4. P. 232–287.
<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2006.10.003>.
- Weitz J.S., Wilhelm S. W.* Ocean viruses and their effects on microbial communities and biogeochemical cycles // *F1000 Biol. Rep.* 2012. V. 8. September. P. 2–9.
<http://dx.doi.org/10.3410/B4-17>
- Wommack K. E., Colwell R.* Virioplankton: Viruses in Aquatic Ecosystems // *Microbiology and molecular biology reviews: MMBR.* 2000. V. 64. P. 69–114.
<http://dx.doi.org/10.1128/MMBR.64.1.69-114.2000>

Vertical distribution of some components of the Barents Sea plankton communities under seasonal pycnocline conditions

**V. V. Vodopyanova[#], A. S. Bulavina, E. I. Druzhkova, I. A. Pastukhov,
I. V. Berchenko, A. V. Vashchenko, M. P. Venger**

Murmansk Marine Biological Institute, Russian Academy of Sciences, 17, Vladimirskaya str., Murmansk, 183010 Russia
[#]*e-mail: vodopyanova@mmbi.info*

In April 2023, the main components of pelagic plankton communities were studied in the northern part of the Barents Sea. The seasonal (SP) and the main (MP) pycnoclines were formed in the study area. Seasonal pycnocline separated the surface desalinated layer (SDL) and had a significant effect on the vertical distribution of chlorophyll-a (Cl-a). The main barrier to the free movement of phytoplankton was the line of maximum density gradient of SP (MDG-SP). The maximum concentrations of Cl-a were focused in the SDL ($6.84 \pm 1.16 \text{ mg/m}^3$) and in the top of SP (upper MDG-SP) ($7.29 \pm 0.26 \text{ mg/m}^3$). Below the MDG-SP, the concentration decreased sharply. In the absence of the SP, the main barrier served as the MP. Zooplankton, bacteria and viruses in the conditions of phytoplankton “blooming” were characterized by low abundance and did not have a notable effect on the phytoplankton development.

Keywords: chlorophyll, pycnocline, plankton, Barents Sea