

ГЛАВА 8. БИОРАЗНООБРАЗИЕ

8.1. Фитопланктон Баренцева моря

Л.А. Паутова

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

На основании анализа структуры летних планктонных фитоценов на акватории Баренцева моря выделены четыре района, представляющие различные стадии сукцессионного цикла. В наиболее продуктивных участках акватории уровень количественного развития фитопланктона соответствовал показателям мезотрофно-эвтрофных вод и был максимальным в северном районе. Основным регулятором цветения кокколитофориды *Emiliana huxleyi*, помимо температуры воды, была концентрация фосфатов. Присутствие в составе современных планктонных фитоценов северной части моря (80° с. ш.) атлантических видов, наряду с ежегодными цветениями *E. huxleyi* в юго-западной части моря, является показателем усиления «атлантификации» арктического региона.

Ключевые слова: фитопланктон, кокколитофоридное цветение, *Emiliana huxleyi*, атлантификация.

DOI: 10.29006/978-5-6045110-0-8/(25)

ВВЕДЕНИЕ

Трансформация структуры современных планктонных фитоценов Баренцева моря в последние годы вызывает большой интерес исследователей, поскольку может служить наиболее ярким примером усиления «атлантификации» (atlantification) Арктики. Речь идет, прежде всего, об уникальном явлении – ежегодных мощных цветениях кокколитофориды *Emiliana huxleyi*, которые начали фиксироваться около 20 лет назад благодаря информации, получаемой с искусственных спутников Земли [Smyth et al., 2004; Signorini, McClain, 2009; Burenkov et al., 2011; Novland et al., 2013].

Сокращение площади ледовых полей в арктическом регионе вследствие глобального потепления влечет за собой целый ряд радикальных изменений в морских экосистемах и, прежде всего, касается их важнейшего – автотрофного – звена [Baumann et al., 2000; Sambleten et al., 1995; Signorini, McClain, 2009; Smedsrud et al., 2013; Giraudeau et al., 2016; Oziel et al., 2017]. В этой связи регулярные полевые наблюдения за состоянием планктонных фитоценов различных широтных зон Арктики являются как никогда актуальными. Отклик фитопланктона на радикальное изменение климата может быть различным – от процессов деградации популяций, в наибольшей степени ответственных за качественные кормовые ресурсы (каковыми являются диатомовые водоросли), до усиления роли организмов, адаптированных к низким концентрациям элементов минерального питания – кокколитофорид [Silkin et al., 2014; Gerecht et al., 2018; Silkin et al., 2018]. Кокколитофоридам принадлежит важнейшая роль в круговороте углерода [Winter et al., 2014; Daniels et al., 2018; Gerecht et al., 2018; Walker

et al., 2018]. Поскольку оболочка этих клеток формируется из кальцита, кокколитофориды являются основными кальцификаторами в морских экосистемах. Благодаря постоянно функционирующей в поверхностных водах Мирового океана биологической карбонатной помпе, углекислый газ атмосферы в форме кальцита переносится в донные осадки. Одним из основных видов-кальцификаторов в Мировом океане является кокколитофорид *Emiliana huxleyi*.

Целью настоящего исследования был детальный анализ структуры планктонных фитоценов экологически разнородных районов Баренцева моря в период летнего цветения кокколитофориды *Emiliana huxleyi* летом 2017 года и выяснение механизмов его формирования. Особое внимание уделено районам максимального развития кокколитофорид и диатомовых водорослей, а также характерным особенностям структуры планктонных фитоценов в области Полярного фронта, установлению связи структуры планктонных фитоценов экологически разнородных районов Баренцева моря с модификациями основных типов водных масс.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Количественные и качественные характеристики фитопланктона Баренцева моря были изучены в 68 рейсе НИС «Академик Мстислав Келдыш» в июле–августе 2017 г. (рис. 8.1.1). Для регистрации температуры, солености и плотности использовался STD-зонд (Sea-Bird Electronics, Inc.). Пробы воды на фитопланктон отбирали с использованием 5-литровых батометров Нискина и фиксировали нейтрализованным формальдегидом (конечная концентрация 1%). При концентрировании проб использовался седиментаци-

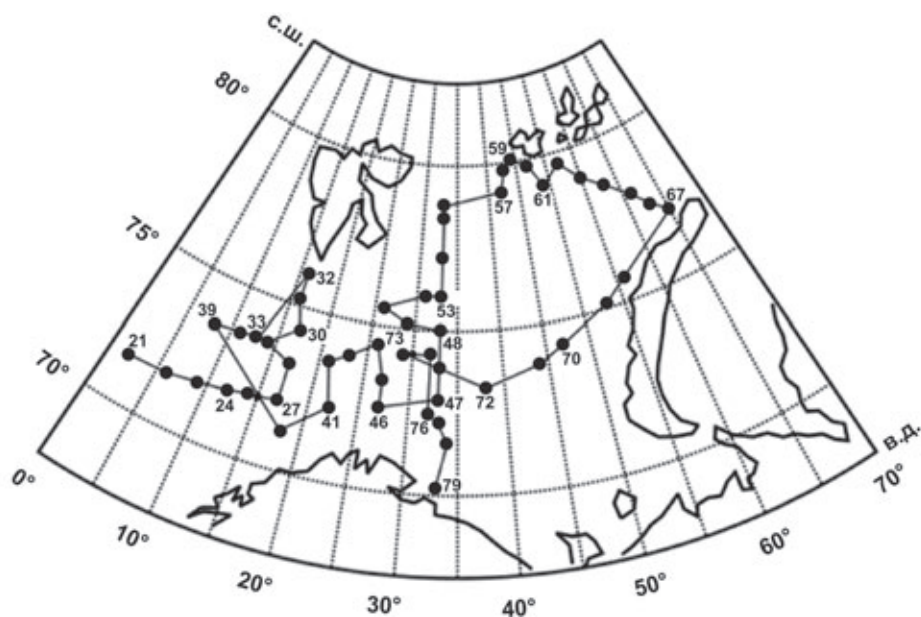


Рис. 8.1.1. Карта района исследований и расположения станций отбора проб

онный метод с последующим декантированием. Всего было собрано и обработано 134 пробы фитопланктона. Определение видов и подсчет числа клеток проводили на световом микроскопе «Эргавал» (Карл Цейс, Йена) в водном препарате при увеличении 16×20 и 16×40. Клетки с линейными размерами менее 20 мкм подсчитывали в камере Ножотта объемом 0.05 мл. Для подсчета более крупных клеток применялась камера Наумана объемом 1 мл. Биомассу определяли объемным методом, приравнивая клетку по конфигурации к какой-либо геометрической фигуре. При расчете общей биомассы фитопланктона клетки с линейными размерами менее 2 мкм не учитывались. Клетки с неизвестной таксономической принадлежностью размером от 4 до 10 мкм были классифицированы как «мелкие жгутиковые». Идентификация видов основывалась на морфологии и проводилась с использованием источников [Tomas, 1997; World Register..., 2019].

Эколого-географические характеристики динофлагеллят даны по [Коновалова, 1998].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Видовая структура фитопланктона

Летний фитопланктон Баренцева моря характеризуется высоким видовым разнообразием, пестротой состава и сложностью происхождения. В июле–августе 2017 года в исследованном районе обнаружено 148 видов планктонных водорослей, относящихся к 8 систематическим группам (табл. 8.1.1). Был представлен практически весь спектр фитогеографических характеристик фитопланктона – от арктических и бореально-арктических до бореально-тропических. Среди основных видов, формирующих структурно-функциональные показатели сообщества (виды лидирующего комплекса), был высок процент океанических (панталассных) форм (64%).

Таблица 8.1.1. Таксономическая структура летнего фитопланктона Баренцева моря

Систематическая группа	Число родов	Число видов	% от общего числа видов
Bacillariophyta	23	52	35.1
Dinoflagellata	22	81	54.7
Haptophyta	3	3	2.0
Dictyochophyceae	4	5	3.4
Euglenophyta	1	1	0.7
Cryptophyta	2	2	1.45
Chlorophyta	1	1	0.7
Cyanophyta	3	3	2.0
всего	59	148	100

Наибольшим видовым разнообразием отличались динофлагелляты (22 рода, 81 вид, 54.7% от общего числа видов). По числу видов лидировали рода *Protoperidinium* (16 видов), *Gymnodinium* и *Ceratium* (по 9 видов). В составе родов *Dinophysis*, *Prorocentrum*, *Gyrodinium* и *Alexandrium* насчитывалось по 5 видов, в родах *Gonyaulax* и *Oxytoxum* – по 4 вида. В составе остальных 13 родов было по 1–2 вида в каждом.

Диатомовые водоросли были представлены 23 родами и 53 видами (35.1% от общего числа видов). На первом месте по числу видов были рода *Chaetoceros* и *Thalassiosira* (10 и 9 видов соответственно), четырьмя видами был представлен род *Navicula*, в состав остальных родов входило по 1–2 вида. В летнем фитопланктоне Баренцева моря зафиксировано 3 вида кокколитофорид – *Emiliana huxleyi*, *Coccolithus pelagicus* и *Rhabdosphaera sp.* Представители осталь-

ных системообразующих групп (*Cryptophyta*, *Euglenophyta*, *Cyanophyta*, *Chlorophyta*) в составе фитоценов были представлены 1–3 видами, золотистые – 5 видами. Анализ видового состава современного баренцевоморского фитопланктона характеризует его как типично морской, соответствующий зоне смешения флор, что согласуется с данными, полученными другими исследователями [Биология и океанография..., 2007; Wassmann et al., 1999; Rat'kova, Wassmann, 2002].

Состав доминант современного баренцевоморского фитопланктона в летний период разнообразен – от бореально-арктических диатомей в северном районе моря до космополитичных форм в центральной и юго-западной его части (динофлагеллята *Scrippsiella trochoidea*, кокколитофориды *Emiliana huxleyi*) (табл. 8.1.2).

Таблица 8.1.2. Доминанты и субдоминанты летнего фитопланктона Баренцева моря

Название вида	Максимальная численность (кл/л)	Фитогеографическая и экологическая характеристика	Район, станция, горизонт
Доминанты			
Мелкие флагелляты	8×10^5		Северный, ст. 5558, гор. 45 м
Пикопланктон	7×10^5		Северный, ст. 5558, гор. 45 м
<i>Emiliana huxleyi</i>	6.6×10^6	космополит	Юго-западный, ст. 5576, гор. 5 м
<i>Scrippsiella trochoidea</i>	2.8×10^5	космополит	Область Полярного фронта, ст. 5551, гор. 5 м
<i>Thalassiosira gravida</i>	6.1×10^5	бореально-арктический неритический	Северный, ст. 5556, гор. 22 м
<i>Eucampia groenlandica</i>	9.7×10^5	бореально-арктический неритический	Северный, ст. 5558, гор. 45 м
<i>Thalassiosira hyalina</i>	1.3×10^5	бореально-арктический неритический	Северный, ст. 5561, гор. 30 м
Субдоминанты			
<i>Prorocentrum minimum</i>	5.8×10^4	космополит	Область Полярного фронта, ст. 5544, гор. 5 м
<i>Pseudo-nitzschia delicatissima</i>	3.8×10^4	Бореальный панталассный	Западный, ст. 5527, гор. 5 м
<i>Proboscia alata</i>	2.9×10^4	бореально-тропический океанический	Западный, ст. 5527, гор. 5 м
<i>Rhizosolenia hebetata f. semispina</i>	1.0×10^4	бореально-тропический океанический	Юго-западный, ст. 5579, гор. 5 м
<i>Protoperidinium depressum</i> (по биомассе)	8.3×10^2	бореально-арктический панталассный	Область Полярного фронта, ст. 5548-А, гор. 35 м
<i>Dinophysis acuta</i> (по биомассе)	8.6×10^3	бореально-арктический неритический	Область Полярного фронта, ст. 5548-А, гор. 5 м
<i>Dinophysis norvegica</i> (по биомассе)	2.6×10^3	бореально-арктический неритический	Область Полярного фронта, ст. 5575, гор. 20 м
<i>Protoperidinium brevipes</i> (по биомассе)	4.8×10^3	бореально-арктический панталассный	Область Полярного фронта, ст. 5531, гор. 5–10 м

В лидирующем комплексе летнего фитопланктона Баренцева моря в июле–августе 2017 г. доля холодноводных видов составила немногим более 50%, при этом вклад океанических (панталассных) форм был достаточно высок (57%). Для западной части моря, находящейся под непосредственным воздействием атлантических вод, эти показатели составляли 50 и 67% соответственно. Особенно широким фитогеографическим спектром характеризовались субдоминанты, среди которых присутствовали как местные неритические холодноводные формы (*Dinophysis acuta*, *Dinophysis norvegica*), так и широко распространенные в бореальной и северной Атлантике [Околдов, 1996а, 1996б; Hegseth et al., 1995; Sambleten et al., 1995; Okolodkov, 1999; Hegseth, Sandfjord, 2008] океанические (панталассные) виды: бореально-арктические динофлагелляты *Protoperidinium brevipes* и *Protoperidinium depressum*, бореальная диатомея *Pseudo-nitzschia delicatissima*, бореально-тропические диатомовые *Proboscia alata* и *Rhizosolenia hebetata* f. *semispina*, космополит *Prorocentrum minimum*. Тепловодные диатомовые субдоминанты концентрировались в западной и юго-западной части моря, где в южной прибрежной ветви Нордкапского течения отмечалась самая высокая для поверхностного слоя температура воды (до 11°C) и повышенные (по сравнению с центральным и северным районами) концентрации основных биогенных элементов в поверхностном слое воды. В то же время холодноводные и широко распространенные формы миксо- и гетеротрофных динофлагеллят предпочитали центральный район моря в области Полярного фронта.

Лидирующий комплекс фитопланктона северного района Баренцева моря формируется исключительно за счет холодноводных арктических видов [Макаревич, Олейник, 2017; Hegseth et al., 1995; Markowski, Wiktor, 1998; Owrid et al., 2000; Oziel et al., 2017] как ассоциированных со льдами (бореально-арктические диатомовые *Thalassiosira gravida* и *Thalassiosira hyalina*), так и дающих мощные вспышки численности при открытой воде (*Eucampia groenlandica*). Здесь динофлагелляты не входили в состав лидирующего комплекса видов. В небольших количествах встречались холодноводные океанические (панталассные) виды *Dinophysis punctata*, *Dinophysis acuminata*, *Gyrodinium lachryma*, разнообразные крупно- и мелкоклеточные представители рода *Gymnodinium*. На арктической стороне Полярного фронта (ст. 5553, 5554) отмечен холодноводный *Alexandrium tamarense*. В целом, видовой состав динофлагеллят данного района был сходен с таковым западной части Норвежского моря и определялся воздействием арктических вод.

Напротив, лидирующий комплекс фитопланктона западной и центральной частей моря формировался в равной степени за счет холодноводных и умеренно-тепловодных видов с преобладанием панталассных форм, характерных для бореальной и северной Атлантики. Доминирующие виды этих районов моря – космополиты кокколитофорида *E. huxleyi* и динофлагеллята *S. trochoidea* также широко распространены в Атлантике. В данной части моря в зависимости от структуры лидирующего комплекса фитопланктона можно выделить 4 отдельных участка: 1 – зона дивергенции течений у западной границы баренцевоморского шельфа (ст. 5525, 5527, 5527А) с доминированием кокколитофорида *E. huxleyi* и умеренно-тепловодными диатомовыми *P. alata* и *P. delicatissima* в качестве субдоминант; 2 – фронтальная зона с доминированием миксотрофной динофлагелляты *S. trochoidea* (ст. 5551, 5531) и мелкой миксотрофной *P. minimum* в качестве субдоминанты (ст. 5531); 3 – область умеренного цветения *E. huxleyi* ($<2.0 \times 10^6$ кл/л) вблизи Полярного фронта (ст. 5544, 5548, 5548-А, 5550) с крупными холодноводными неритическими и панталассными динофлагеллятами *P. depressum*, *D. acuta*, *D. acuminata* и *P. brevipes* в составе субдоминант; 4 – район максимально высокого уровня цветения кокколитофорида *E. huxleyi* в юго-западной части моря (ст. 5576–5581, южная ветвь Нордкапского течения) с субдоминантами – диатомовыми *P. alata*, *R. hebetata* f. *semispina* (прибрежные воды, ст. 5579) и динофлагеллятой *D. acuta* (ст. 5578, область вклинивания холодных баренцевоморских вод).

Помимо видов, максимально ответственных за формирование продукционных показателей фитопланктона, в современном фитопланктоне Баренцева моря большой интерес представляют водоросли, которые могут служить индикаторами распространения атлантических вод как по его акватории, так и в высокие широты Арктики [Макаревич, Олейник, 2017; Barnard et al., 2004; Hegseth, Sandfjord, 2008; Dylmer et al., 2013]. Помимо кокколитофорида *E. huxleyi* это, прежде всего, группа тепловодных видов – океанические тепловодные динофлагелляты из рода *Ceratium* (*C. trichoceros*, *C. bucephalum*, *C. horridum*, *C. fusus*, *C. furca*, *C. tripos*), присутствие которых летом 2017 года было характерно для южной, наиболее теплой ветви Нордкапского течения. Экспансия данных видов на северо-восток – еще одно убедительное свидетельство усиления «атлантификации» арктических морей [Barnard et al., 2004]. В то же время в более холодных водах над Медвежинским желобом видовая структура фитопланктона была сходна с центральными районами Норвежского моря, характеризующимися низкими

количественными показателями фитопланктона, отсутствием диатомовой компоненты, преобладанием кокколитофорид и мелких миксотрофных динофлагеллят, главным образом *P. minimum*. Подобное сходство вполне объяснимо, поскольку и центральная часть Норвежского моря, и акватория Баренцева моря в районе Медвежинского желоба находятся в зоне действия Северо-Атлантического течения. В этом районе Баренцева моря влияние вод более теплого поверхностного Нордкапского (Норвежского) течения минимально – виды, характерные для него (*C. horridum*, *R. hebetata f. semispina*, *P. alata*), фиксируются здесь лишь единично и только на поверхности воды, их присутствие в фитопланктоне объясняется, по-видимому, дрейфовыми течениями под влиянием ветров с устойчивой западной и юго-западной составляющей. Таким образом, северная ветвь Нордкапского течения здесь проявляет себя слабо, лишь в поверхностном слое воды (0–5 м). Начиная с глубины залегания пикноклина, воды Баренцева моря в Медвежинском желобе по структуре своих планктонных фитоценов являются водами Северо-Атлантического течения. Видом-индикатором этого течения в Баренцевом море может служить крупноклеточная (диаметр клетки 14–16 мкм) холодноводная кокколитофориды *Coccolithus pelagicus*. Основным ареалом этого арктического вида является Гренландское море [Dymler et al., 2013]. С водами Северо-Атлантического течения из зоны Арктического фронта, расположенного над подводным хребтом Мона, разделяющего Гренландское и Норвежское моря, вид распространяется по акватории Норвежского моря, что подтверждается наблюдениями на широтном разрезе через центральную глубоководную часть моря (ст. 5516–5525). В Баренцевом море вид может служить индикатором проникновения вод Северо-Атлантического течения на северо-восток, вплоть до ст. 5553 и 5554, располагавшихся на арктической стороне Полярного фронта. Кроме того, вместе с другими атлантическими видами, характерными, в том числе, для Норвежского течения (*C. horridum*, *E. huxleyi*, *R. hebetata f. semispina*) и единично встреченными нами на самых северных станциях у берегов архипелага Земля Франца-Иосифа, вид может служить индикатором распространения атлантических вод в высокую Арктику (вплоть до 80° с. ш.) со Шпицбергенским течением. Воды этого течения, обгибая Шпицберген с севера, через глубоководный желоб Франц-Виктория заходят в северную часть Баренцева моря и фиксируются на глубинах свыше 50 м под более холодными и менее солеными арктическими водами. Присутствие *C. pelagicus* в составе

современных планктонных фитоценов северной части Баренцева моря отмечено и другими исследователями [Макаревич, Олейник, 2017].

За исключением кокколитофорид, способных сохранять жизнеспособность при отрицательных температурах воды, для остальных индикаторных видов (характерных для тепловодных комплексов), высокие широты, несомненно, являются стерильными областями выселения [Семина, 1974], куда клетки этих водорослей заносятся течениями и развиваться не могут.

Численность фитопланктона

Кокколитофориды. Количественные характеристики летнего фитопланктона Баренцева моря находились в прямой зависимости от гидрофизических и гидрохимических факторов среды. На фоне максимального прогрева верхнего слоя воды и низких (иногда вплоть до лимитирующих) концентраций основных биогенных элементов (Si, N, P) фитопланктон находился на поздних стадиях сукцессии. В западной половине моря при минимальном развитии диатомовой компоненты в сообществах верхнего продуцирующего 50-метрового слоя воды доминировали кокколитофориды, составляя до 98–99% от общей численности фитопланктона. Максимально высокая численность кокколитофорид, представленных единственным видом – *E. huxleyi*, отмечена в верхнем 5-метровом слое воды в пятне цветения, располагавшемся в юго-западной части моря в южной ветви Нордкапского течения при солености 33.9–34.66 епс и температуре 9.3–10.7°C ($1.6\text{--}6.6 \times 10^6$ кл/л, ст. 5576–5581). Абсолютный максимум численности *E. huxleyi* зафиксирован при температуре 9.3°C и солености 34.5 епс на ст. 5576. Существует устойчивое мнение, что уровень количественного развития *E. huxleyi* в Баренцевом море, как и в других районах Северной Атлантики, определяется температурой поверхностного слоя воды и максимален при максимально высоких ее значениях. Наши наблюдения подтверждают достоверность этой связи, однако это происходит не всегда. Так, летом 2017 года в Норвежском море при столь же высокой температуре поверхностного слоя воды (9.0–10.4°C, ст. 5519, 5523) уровень количественного развития *E. huxleyi* был очень низким, не превышая 10^4 кл/л. Очевидно, что существует еще один важный фактор, которому в современной литературе уделяется не столь большое внимание, – концентрация основных биогенных элементов и, прежде всего, азота и фосфора. По материалам 2017 года нами детально проанализированы структура фитопланктона и уровень количественного развития *E. huxleyi* в западной половине моря

в зависимости от концентраций минеральных форм азота и фосфора ($N-NO_3$, $P-PO_4$). Полученные данные, подкрепленные статистическим анализом, свидетельствуют о том, что для достижения максимальной численности *E. huxleyi* (способной развиваться при низких концентрациях питательных веществ благодаря уникальной ферментной системе ее клетки), помимо оптимальной температуры требуется еще одно условие – низкое соотношение N:P, исключая конкуренцию со стороны представителей других систематических групп фитопланктона. Так, в пятне максимального цветения кокколитофориды *E. huxleyi* концентрация нитратов (основной формы минерального азота в поверхностном слое воды летом 2017 г.) составляла 1.0–2.6 мкг-ат/л, фосфатов 0.04–0.12 мкг-ат/л при N:P = 1.1–5.2. Оптимальными для развития *E. huxleyi* были концентрации нитратов 0.15 мкг-ат/л и фосфатов 0.12 мкг-ат/л при N:P = 1.25. Эти данные хорошо согласуются с результатами, полученными для черноморской популяции *E. huxleyi* в ходе 10-летних судовых мониторинговых наблюдений и экспериментальных лабораторных исследований [Silkin et al., 2014; Silkin et al., 2018].

Еще одно пятно цветения *E. huxleyi*, но гораздо меньшей интенсивности ($1.2-1.8 \times 10^6$ кл/л), располагалось севернее, близ области Полярного фронта над выходом из Медвежинского желоба (ст. 5544, 5548, 5548-A, 5550, 5574). В конце июля максимальная численность вида на всех станциях наблюдений фиксировалась в верхнем 5-метровом слое воды, опускаясь через 2 недели до глубины 20 м, характеризующей нижнюю границу поверхностных вод (ст. 5548-A). Судя по показателям температуры (7.1–8.3°C) и солености (34.93–35.0 епс), данный участок акватории в наименьшей степени испытывал влияние теплых вод поверхностного Норвежского течения, а находился под воздействием более холодных и соленых вод Северо-Атлантического течения, входящих в Баренцево море по Медвежинскому желобу. При несомненной связи понижения температуры со снижением численности *E. huxleyi* сравнительный анализ вновь выделяет дополнительный фактор – концентрацию биогенных элементов, которая для N и P в северном пятне цветения была еще ниже, чем на ст. 5576–5581, а концентрация фосфатов в поверхностном слое воды, будучи повсеместно ниже лимитирующей, ограничивала рост популяции *E. huxleyi*. Еще одним примером, подтверждающим связь уровня количественного развития *E. huxleyi* с концентрацией биогенных элементов, является сравнение ситуации в северном пятне цветения со структурой фитоцена на ст. 5528–5528-A, располагавшихся в атлантических водах у западного края баренцевоморского шельфа

при входе в Медвежинский желоб. На ст. 5528–5528-A при значениях температуры (8.5–8.8°C) и солености (34.84–35.1 епс), сходных с этими параметрами в северном пятне цветения, численность *E. huxleyi* была крайне низкой и не превышала 5.0×10^4 кл/л во всем 100-метровом слое воды. Здесь концентрации азота и фосфора были выше лимитирующих, однако в данном случае развитие кокколитофорид блокировалось высокими концентрациями азота в поверхностном слое воды (0.9 мкг-ат/л, ст. 5545; 1.25 мкг-ат/л, ст. 5528; 2.8 мкг-ат/л, ст. 5528-A). Соотношение N:P, достигавшее 12.5 (ст. 5528), было в пользу диатомовой компоненты, а достаточно высокая концентрация кремния (до 1.32 мкг-ат/л) не лимитировала их рост. Таким образом, концентрация основных биогенных элементов является важным фактором регуляции численности кокколитофориды *E. huxleyi* – основного вида-кальцификатора в Баренцевом море [Паутова и др., 2020]. Вышеизложенное позволяет также объяснить незначительные модификации, принципиально не влияющие на общую структуру фитопланктона при абсолютном доминировании кокколитофорид в период их цветения и касающиеся степени участия тепловодных океанических диатомей *P. alata* и *R. hebetata* f. *semispina* в формировании структуры. Роль этих видов повышалась при увеличении концентрации нитратов в поверхностном слое воды в прибрежных участках (ст. 5579) за счет берегового стока, а также в зоне активного воздействия прибрежной южной ветви Нордкапского течения (ст. 5578). Что касается численности другого вида кокколитофорид – *C. pelagicus*, то она была невысока и не превышала 1.4×10^4 кл/л в водах Северо-Атлантического течения, входящего в Баренцево море через Медвежинский желоб (ст. 5543, 5944).

Диатомовые. Второй по значимости группой планктонных водорослей, достигавших наибольшей численности в летнем фитопланктоне Баренцева моря, были диатомовые водоросли. В отличие от кокколитофорид, цветение которых происходило в поверхностных слоях воды юго-западной части моря в атлантических водах, диатомовые достигали максимальной численности в арктических водах в северной части Баренцева моря. Скопления этих водорослей, как ассоциированных со льдами (ст. 5556), так и в массе развивавшихся в водах, свободных от ледового покрова (ст. 5557-A; 5558; 5561), во всех случаях представляли собой осевшее в нижние слои воды весеннее цветение, которое в высокой Арктике наблюдается в июне–начале июля. Обычно такие цветения связаны с процессом ледотаяния и формированием обогащенной биогенными элементами прикромочной зоны. Существует особая группа холодноводных

диатомовых водорослей, жизненный цикл которых связан со льдами. Такие организмы прикрепляются к нижней поверхности льда или же заполняют каналы и поры в самом льду. Так на ст. 5556, располагавшейся в зоне ледовых полей в области действия холодного течения Персея, видами, ответственными за цветение, были холодноводные арктические диатомеи из рода *Thalassiosira* (*T. gravida*, *T. nordenskiöldii*, *T. rotula*). Численность этих водорослей на горизонте подповерхностного максимума (22 м) составила 5.9×10^5 кл/л (88% от общей численности фитопланктона). На ст. 5561, находившейся в области Центрального холодного течения, поступающего из высокой Арктики, цветение формировалось другой ассоциированной со льдами центрической диатомеей – *Thalassiosira hyalina*. Скопления этой водоросли (до 1.3×10^5 кл/л, 50% от общей численности) зафиксированы на глубине 30 м. В обоих случаях основная масса водорослей находилась в подповерхностном слое арктических вод с характерной для них соленостью (34.4–34.5 епс) и температурой (–0.6–1.44°C). На ст. 5556 диатомовые заканчивали вегетацию в связи с истощением запаса биогенных элементов. Здесь концентрации всех без исключения биогенных элементов были лимитирующими (Si – 0.28 мкг-ат/л; N-NO₃ – 0.06 мкг-ат/л; P-PO₄ – 0.09 мкг-ат/л). На ст. 5561 на горизонте скопления диатомовых, напротив, располагался нутриклин; концентрации кремния, азота и фосфора были велики (1.13 мкг-ат/л; 3.37 мкг-ат/л; 0.31 мкг-ат/л соответственно) и не могли ограничивать дальнейший рост популяции *T. hyalina*.

На ст. 5557-А и 5558 глубинные максимумы численности еще одной бореально-арктической диатомеи – *Eucampia groenlandica* – располагались у нижней границы фотической зоны на глубине 52 и 45 м соответственно (1.4×10^5 кл/л, 44% от общей численности фитопланктона, ст. 5557-А; 9.7×10^5 кл/л, 37% от общей численности фитопланктона, ст. 5558). В обоих случаях клетки этой диатомеи находились в стадии деградациии, что объясняется как исчерпанием биогенных элементов и, прежде всего, кремния, так и недостатком освещенности. Поскольку повторный отбор проб не выявил скоплений *E. groenlandica* на ст. 5557, можно полагать, что популяция в данный район могла заноситься течениями. Наиболее мощное скопление диатомей, представленное *E. groenlandica*, было на ст. 5558, располагавшейся на выходе из глубоководного желоба Франц-Виктория и характеризовавшейся наличием вод атлантического генезиса (более теплых и соленых) на глубинах 100–200 м. Этим объясняется присутствие на данных глубинах единичных представителей холодноводного атлантического комплекса – золотистой водоросли *Phaeocystis*

pouchetii и динофлагелляты *P. minimum*, которые могут служить индикаторами атлантических вод. Таким образом, различия в составе диатомовых доминант на северных станциях обусловлены особенностями гидрологии и объясняются воздействием вод атлантического генезиса в области вхождения в северную часть Баренцева моря.

Что касается численности диатомовых в западной половине моря в атлантических водах, то наибольшая не превышала 1.2×10^5 кл/л (35% от общей численности фитопланктона) и была максимальной в зоне конвергенции течений (ст. 5527-А). Максимальных величин здесь достигала бореально-арктическая диатомея весеннего цветения – *E. groenlandica*, скопление которой фиксировалось у нижней границы фотической зоны на глубине 45 м. В верхнем 5–35-метровом слое воды, напротив, были сосредоточены виды атлантического тепловодного комплекса – широко распространенная в бореальной и северной Атлантике мелкая пеннатная диатомея *P. delicatissima* (4.0×10^4 кл/л) и бореально-тропическая *P. alata* (3.0×10^4 кл/л), единично были представлены виды холодноводного атлантического комплекса (*Rhizosolenia styliformis*, *Corethron criophilum*, *Pseudo-nitzschia seriata*). Развитие диатомовой компоненты в этом районе моря в верхнем продуцирующем слое воды ограничивалось лимитирующими концентрациями всех без исключения биогенных элементов, потребленных во время весеннего цветения неритических диатомей холодноводного комплекса.

В северной части Полярного фронта отмечено небольшое увеличение численности холодноводных атлантических видов *R. styliformis* (7.2×10^3 кл/л), *P. seriata* (9.8×10^3 кл/л), *Chaetoceros socialis* (3.0×10^3 кл/л), тепловодной, характерной для Норвежского течения *P. alata*, а также бореально-арктической, характерной для арктических вод, диатомеи *T. gravida* на горизонте 45 м в зоне контакта холодных вод Медвежинского течения и атлантических вод Шпицбергенского течения.

Кроме этого, небольшое увеличение численности бореальных и бореально-тропических видов диатомовых атлантического океанического комплекса (*P. delicatissima*, 2.3×10^3 кл/л, ст. 5573, гор. 5 м; *P. alata*, 2.2×10^4 кл/л, ст. 5578, гор. 5 м; *R. hebetata f. semispina*, 9.6×10^3 кл/л, ст. 5579, гор. 5 м) наблюдалось в юго-западной части моря в пятнах цветения кокколитофориды *E. huxleyi* и объяснялось локальным повышением концентрации нитратов. Небольшое скопление холодноводной *E. groenlandica* на глубине 48 м ст. 5578 у нижней границы фотической зоны свидетельствует о том, что данный вид ответственен за формирование весенних цветений и в этом районе моря.

Мелкие флагелляты и пикопланктон. Следующей по значимости группой фитопланктонных водорослей, достигавших наиболее высокой численности в атлантических водах к западу от Полярного фронта, являются мелкие флагелляты размером 4–10 мкм и пикопланктон (2–3 мкм). По сравнению с кокколитофоридами численность этих групп фитопланктона в верхнем продуцирующем слое воды была меньше на порядок. Наибольшая численность мелких флагеллят была отмечена у поверхности воды в зоне дивергенции течений у края западного шельфа Баренцева моря (6.0×10^5 кл/л, 45% от общей численности фитопланктона, ст. 5527, гор. 5 м). Кроме того, повышенная численность водорослей этой группы была характерна для южной части зоны Полярного фронта ($3-4 \times 10^5$ кл/л, 16% от общей численности, ст. 5548, гор. 5 м и ст. 5575, гор. 20 м). На остальной акватории западной части моря численность мелких флагеллят в верхнем 20-метровом слое воды находилась в пределах $6.0 \times 10^3-2.0 \times 10^5$ кл/л и была минимальной на входе в Медвежинский желоб в водах Северо-Атлантического течения (ст. 5528, 5528-А). Эти величины были сопоставимы с таковыми для центральной глубоководной части Норвежского моря ($3.0 \times 10^2-1.5 \times 10^4$ кл/л, ст. 5521, 5523). В арктических водах к северу от Полярного фронта максимальная численность представителей этой группы фитопланктона была обнаружена у нижней границы фотической зоны ст. 5558 на глубине 45 м (8.0×10^5 кл/л). В верхнем 20-метровом слое мелкие флагелляты характеризовались повышенной численностью в поверхностном 5-метровом слое воды ст. 5559 (1.0×10^5 кл/л), а также на участке, прилегающем к Полярному фронту с его арктической стороны (1.5×10^5 кл/л, ст. 5553, гор. 24 м). На остальных станциях наблюдения численность мелких флагеллят была низкой и не превышала $6.0 \times 10^3-6.0 \times 10^4$ кл/л (ст. 5557-А и ст. 5561, гор. 5 м соответственно). На всех станциях наблюдения численность мелких флагеллят уменьшалась с глубиной. Исключение составила ст. 5557 (5557-А), где максимумы численности, отмеченные на глубинах 45–52 м ($5-7 \cdot 10^4$ кл/л) были приурочены к термоклину между арктическими и располагавшимися ниже более солеными и теплыми водами атлантического генезиса (температура $+3.2^\circ\text{C}$ на глубине 80 м), поступающими, по-видимому, в этот район по глубоководному желобу Франц-Виктория).

Распределение численности водорослей пикопланктона в целом было аналогично таковому мелких флагеллят. Наиболее высокие концентрации клеток этих водорослей зарегистрированы в арктических водах (7×10^5 кл/л, ст. 5558, гор. 45 м) в зоне дивергенции течений (6×10^5 кл/л, ст. 5527, 5527-А,

гор. 5 м), а также в области Полярного фронта с атлантической его стороны (5×10^5 кл/л, ст. 5548, 5550, 5551, гор. 5–16 м). Кроме того, высокая численность пикопланктона сопутствовала цветению кокколитофорид ($4-7 \times 10^5$ кл/л, ст. 5574, 5577, 5578, 5580, 5581, гор. 5–48 м). В вертикальном распределении пикопланктона прослеживалось два максимума численности – у поверхности воды и у нижней границы фотической зоны.

Динофлагелляты. В западной части моря, несмотря на высокое видовое разнообразие, численность динофлагеллят была невелика и не превышала 1.0×10^4 кл/л в зоне конвергенции течений. Повсеместно эти водоросли были представлены крупными миксотрофными и гетеротрофными формами, что обусловило их достаточно весомый вклад в общую биомассу фитопланктона. По направлению на северо-восток численность динофлагеллят увеличивалась, достигая максимума ($1.0-2.8 \times 10^5$ кл/л) в зоне Полярного фронта и резко снижалась (менее 1.0×10^3 кл/л) в арктических водах северной части моря. По своим фитогеографическим и экологическим характеристикам динофлагелляты летнего фитопланктона представляют собой весьма сложную группу. Те из них, чья численность достигала наибольших величин, можно объединить в 4 комплекса (табл. 8.1.3).

Атлантический тепловодный океанический комплекс был представлен исключительно океаническими и панталассными видами рода *Ceratium* в зоне конвергенции и юго-западной части моря в области цветения кокколитофориды *E. huxleyi*. Атлантический холодноводный океанический комплекс, был представлен основными доминантами *S. trochoidea* и *P. minimum*, в массе развивавшимися в поверхностном слое воды в зоне Полярного фронта и достигавшими абсолютного максимума численности (2.8×10^5 кл/л, ст. 5551) в центральной его части. Атлантический холодноводный неритический комплекс состоял из крупных миксотрофов *D. acuta*, *A. tamarense*, гетеротрофа *P. depressum*, дающих наибольшую численность в южной части Полярного фронта на его атлантической стороне (ст. 5548, 5548-А). В то же время на арктической стороне фронта (ст. 5553) наибольшей численности достигали другие виды крупных холодноводных динофлагеллят – миксотрофный неритический *D. norvegica* и океанический *G. lachryma*. По мере удаления от Полярного фронта на север численность видов атлантического комплекса (*P. granii*, *P. brevipes*, *G. lachryma*) резко снижалась и на ст. 5554 была уже минимальной. Представители четвертого, арктического, комплекса были характерны для северных станций 5557–5560. Здесь обнаружен набор

крупноклеточных (диаметр клеток 60–90 мкм) эндемичных видов из родов *Gymnodinium* и *Gyrodinium*, а также мелкоклеточный *D. punctata*, по данным наших наблюдений входящий также в состав летних планктонных фитоценов открытых вод западной глубоководной части Норвежского моря.

Таблица 8.1.3. Основные эколого-географические комплексы динофлагеллят летом 2017 года (приведены максимальные значения численности, кл/л)

Виды	Максимальная численность, кл/л				
	Западная часть	Юго-западная часть	Фронтальная зона	Околофронтальная зона	Северный регион 80° с. ш.
<i>Атлантический тепловодный комплекс (океанический)</i>					
<i>Ceratium bucephalum</i>	24	12	6	6	0
<i>Ceratium furca</i>	24	12	0	0	0
<i>Ceratium fusus</i>	800	468	108	42	6
<i>Ceratium horridum</i>	318	270	30	72	6
<i>Ceratium trichoceros</i>	36	18	0	0	0
<i>Ceratium tripos</i>	60	84	18	18	0
<i>Атлантический холодноводный комплекс (океанический)</i>					
<i>Ceratium longipes</i>	42	138	222	54	132
<i>Gyrodinium lachryma</i>	12	18	300	228	500
<i>Prorocentrum minimum</i>	12	120	48000	57600	0
<i>Protoperidinium brevipes</i>	24	1872	4800	2600	84
<i>Protoperidinium granii</i>	120	324	600	1200	160
<i>Scrippsiella trochoidea</i>	6	3700	278400	86400	32
<i>Атлантический холодноводный комплекс (неритический)</i>					
<i>Alexandrium tamarense</i>	18	84	888	400	24
<i>Dinophysis acuta</i>	30	150	4300	350	0
<i>Dinophysis norvegica</i>	0	1300	4300	552	6
<i>Protoperidinium depressum</i>	6	84	828	600	48
<i>Арктический комплекс</i>					
<i>Ceratium arcticum</i>	0	12	42	0	120
<i>Dinophysis punctata</i>	0	0	0	0	108
<i>Gymnodinium sp¹, d = 80 мкм</i>	0	0	0	0	240
<i>Gymnodinium sp², d = 70 мкм</i>	0	0	0	0	132
<i>Gymnodinium sp³, d = 40 мкм</i>	0	0	0	0	120

За исключением гетеротрофа *P. depressum* все максимумы численности динофлагеллят в области Полярного фронта отмечались в поверхностном слое воды. Та же закономерность прослеживалась и в зоне дивергенции, где представители тепловодного комплекса были отмечены лишь в поверхностных водах Норвежского течения. В юго-западной части моря на ст. 5580 наибольшая численность *D. norvegica* фиксировалась в слое пикноклина на глубине 22 м и была связана с интрузией арктических вод. На северных станциях максимальная численность крупных энде-

мичных форм (за исключением ст. 5556 и 5561, где они отсутствовали) была приурочена к верхнему 15-метровому слою распресненных арктических вод с соленостью 32.4–33.9 епс.

Биомасса фитопланктона

Основная биомасса фитопланктона была сосредоточена в верхнем 50-метровом продуцирующем слое воды в фотической зоне. Показатели средневзвешенной биомассы были максимальными в северном районе моря на тех станциях, где в

нижних горизонтах у границы фотической зоны (глубина 45–52 м) концентрировалось осевшее весеннее диатомовое цветение (рис. 8.1.2). Наибольшая для моря средневзвешенная биомасса (2.1 г/м³, 109.2 мгС/м³) была зарегистрирована на ст. 5556, располагавшейся в прикромочной зоне, 99.2% ее составляли диатомовые водоросли арктического комплекса – *T. gravida*, *T. nordenskioldii*, *T. rotula*. Столь же высокий уровень средневзвешенной биомассы был отмечен на ст. 5558 (1.7 г/м³, 62.9 мгС/м³), где

на 96% она была сформирована другой холодно-водной диатомеей – *E. groenlandica*. Для ст. 5561, где доминировала еще одна диатомовая водоросль арктического комплекса – *T. hyalina*, и ст. 5557-А с доминированием *E. groenlandica* уровень биомассы фитопланктона был ниже и составил 0.44 г/м³ (16.2 мгС/м³) и 0.23 г/м³ (8.6 мгС/м³) соответственно. На остальных станциях северного района (ст. 5557, 5559, 5560) биомасса фитопланктона верхнего продуцирующего слоя была крайне низкой и не превы-

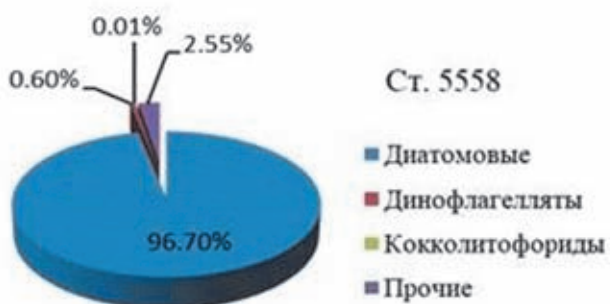
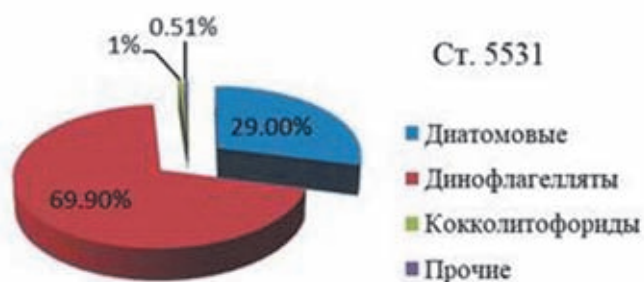


Рис. 8.1.2. Вклад водорослей различных систематических групп в биомассу фитопланктона в летний период 2017 года на ст. 5556, 5558, 5561

Рис. 8.1.3. Вклад водорослей различных систематических групп в биомассу фитопланктона в летний период 2017 года на ст. 5531, 5548А, 5551

шла 0.03 г/м³ при преимущественном вкладе динофлагеллят (от 62 до 76%).

В области Полярного фронта средневзвешенная биомасса в верхнем продуцирующем слое достигала 0.74 г/м³ и была максимальной в северной его части (ст. 5531). Здесь основу биомассы создавали динофлагелляты (70% от общей) при доминировании *S. trochoidea*, существенный вклад (25% от общей биомассы) вносили диатомовые как атлантического (*R. styliformis*, *P. alata*), так и арктического комплекса (*T. gravida*) (рис. 8.1.3). В центральной части Полярного фронта (ст. 5551) биомасса фитопланктона (0.62 г/м³, 81.9 мгС/м³) также формировалась динофлагеллятами при абсолютном доминировании *S. trochoidea*. В южной части Полярного фронта (ст. 5548, 5548-А) при столь же высокой биомассе (0.62 г/м³, 66.8 мгС/м³) и в прилежащем районе (ст. 5575), где общая биомасса в верхнем продуцирующем слое воды составила 0.2 г/м³ (21.0 мгС/м³), основу ее, в отличие от ст. 5531 и 5551, формировали крупные холодноводные неритические виды динофлагеллят атлантического происхождения – *D. acuta*, *D. norvegica*, *A. tamarense*, *G. lachryma*, *P. depressum*, представлявшие местный баренцевоморский комплекс. Вклад крупноклеточных динофлагеллят в средневзвешенную биомассу достигал 81–85%. Здесь же 11–18% от общей биомассы давала кокколитофориды *E. huxleyi*.

В юго-западной части моря, в пятне цветения *E. huxleyi*, средневзвешенная биомасса находилась в пределах 0.28–0.54 г/м³ (36.2–71.3 мгС/м³) (ст. 5581 и 5576 соответственно). Вклад *E. huxleyi* в общую биомассу составлял 58–91% и был максимален на ст. 5576, где наблюдалась максимально высокая (6.6×10^6 кл/л) численность данного вида (рис. 8.1.4). В случае сколь-либо существенного развития диатомовой компоненты (ст. 5578, 5579, 20–30% от общей биомассы сообщества) или увеличения вклада динофлагеллят (ст. 5578, 5580, 19–20% от общей биомассы), доля *E. huxleyi* снижалась до 58–80%.

В зоне конвергенции течений у западного края баренцевоморского шельфа (ст. 5527, 5527-А) средневзвешенная биомасса фитопланктона была существенно ниже (0.16–0.26 г/м³) и формировалась в большей или меньшей степени за счет атлантических диатомей как холодноводного, так и тепловодного комплекса. Наибольшую роль здесь играла холодноводная *E. groenlandica*, скопление которой было обнаружено на ст. 5527-А у нижней границы фотической зоны. Вклад этого вида в общую биомассу фитопланктона продуцирующего слоя воды достигал 85%. В это же время в верхнем 20–24-метровом слое воды ст. 5527 и 5527-А доминировали атлантические бореальные и тепловодные диатомеи *P. delicatissima*

и *P. alata*; вклад этих видов в общую биомассу на ст. 5527 достигал 56%.

Минимальный для моря уровень средневзвешенной биомассы для верхнего продуцирующего слоя зафиксирован на ст. 5528 и 5528-А (6.9–3.7 мг/м³, 0.6–0.2 мгС/м³) в западной глубоководной части моря на входе в Медвежинский желоб вод Северо-Атлан-

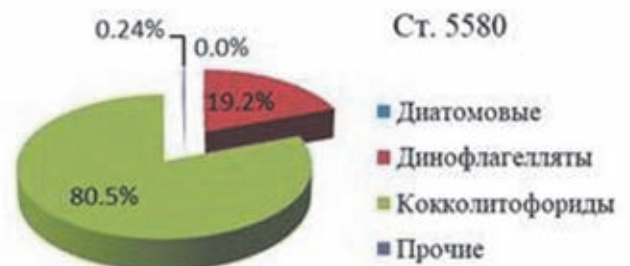
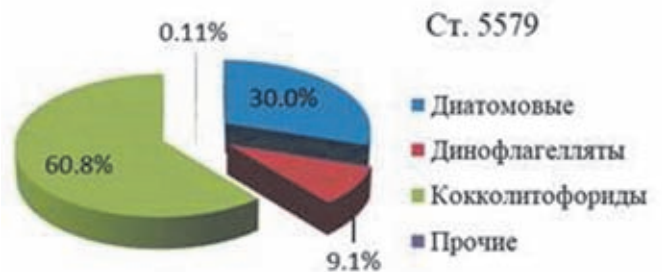


Рис. 8.1.4. Вклад водорослей различных систематических групп в биомассу фитопланктона в летний период 2017 года на ст. 5576, 5579, 5580

тического течения. При минимальном уровне развития *E. huxleyi* основной вклад в общую биомассу здесь вносили динофлагелляты (54–40%) и диатомовые водоросли (32%) атлантического комплекса, при этом на ст. 5528, где пробы были отобраны на 5 дней раньше, чем на ст. 5528-А, в поверхностном слое воды в значительном количестве обнаружена тепловодная диатомея *P. alata* (1.1×10^3 кл/л) и динофлагелляты *S. horridum* и *S. tripos*, характерные для южной прибрежной ветви Нордкапского (Норвежского) течения. Отсутствие данных видов в фитопланктоне ст. 5528-А свидетельствует о том, что влияние поверхностного Нордкапского течения в этом районе является эпизодическим, что, возможно, объясняется существованием здесь крупного антициклонального круговорота, который может захватывать поверхностные воды близлежащих акваторий.

Вертикальное распределение биомассы фитопланктона

Вертикальное распределение биомассы фитопланктона полностью соответствовало распределению общей численности и в высокопродуктивных районах практически повсеместно (за исключением южной половины Полярного фронта) определялось распределением доминирующих видов.

Наибольшие величины общей биомассы отмечены в северном районе моря в глубинных максимумах на горизонтах 45 м ст. 5558 и 22 м ст. 5556 (5.0 г/м^3 , 186.95 мгС/м^3 и 4.6 г/м^3 , 243.0 мгС/м^3 соответственно), что совпадало с максимальными концентрациями хлорофилла-*a* (5.06 и 3.4 мг/м^3) (рис. 8.1.5).

Вклад холодноводных диатомей арктического комплекса (*E. groenlandica* на ст. 5558, *T. gravida* +

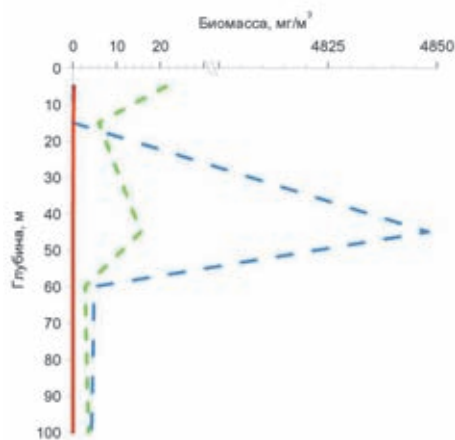


Рис. 8.1.5. Вертикальное распределение биомассы представителей основных систематических групп в летний период 2017 года на ст. 5558.

Диатомовые — синий цвет, динофлагелляты — зеленый, кокколитофорида — красный

T. nordenskiöldii + *T. rotula* на ст. 5556) в общую биомассу здесь составлял, соответственно, 97–99%.

На станциях 5557-А и 5561 глубинные максимумы биомассы располагались на горизонтах 52 и 30 м и были значительно меньше (0.74 г/м^3 , 27.6 мгС/м^3 и 0.96 г/м^3 , 16.2 мгС/м^3). Вклад бореально-арктических диатомей *E. groenlandica* и *T. hyalina* в общую сырую биомассу составил 97.7 и 98.4% соответственно.

В то же время в верхнем продуцирующем слое воды на всех северных станциях общая биомасса фитопланктона не превышала 23 мг/м^3 (2.23 мгС/м^3) и была максимальной на горизонте 5 м ст. 5558 при определяющей роли динофлагеллят арктического комплекса из рода *Gymnodinium* (93%). Глубже 50 м, в афотической зоне до 100-метровой глубины биомасса фитопланктона не превышала 10 мг/м^3 , а на горизонте 200 м составляла только 1.5 мг/м^3 . Здесь ее формировали мелкие динофлагелляты (до 60% от общей сырой биомассы) и диатомовые из рода *Thalassiosira* (22% от общей сырой биомассы), клетки которых сохраняли хроматофоры (данные приведены для ст. 5558).

В юго-западном районе моря в пятне цветения кокколитофорида *E. huxleyi* максимумы общей биомассы фиксировались в верхнем 20-метровом слое воды и находились в пределах 0.42 – 1.24 г/м^3 (ст. 5581, гор. 22 м и ст. 5576, гор. 5 м) при вкладе *E. huxleyi* в общую биомассу, достигавшем 90–91% (рис. 8.1.6). С увеличением доли диатомовых (ст. 5579, гор. 5–17 м; ст. 5578, гор. 5 м) вклад *E. huxleyi* в общую биомассу фитопланктона верхнего 20-метрового слоя воды снижался до 57% и резко падал в слое пикноклина на ст. 5578, где на горизонте 35 м вследствие интрузии холодных арктических вод в биомассе преобладали динофлагелляты *D. norvegica* и *D. acuta*, создавая до 79% общей биомассы фитопланктона. В афотической зоне на глубине 75 м биомасса фитопланктона была низкой, не превышая 4.7 мг/м^3 (0.39 мгС/м^3), и на 90% была сформирована динофлагеллятами.

В области Полярного фронта, где определяющую роль в формировании общей биомассы сообщества играли динофлагелляты, картина усложнялась. Максимальная общая биомасса была зафиксирована в центральной части фронта (ст. 5551) в поверхностном 5-метровом слое воды (1.54 г/м^3) за счет массового развития доминирующего вида — мелкоклеточной динофлагелляты *S. trochoidea* (до 97% от общей биомассы) (рис. 8.1.7). Вертикальное распределение общей биомассы в фотической зоне до глубины 38 м здесь определялось распределением этого вида, вклад которого в общую биомассу на всех горизонтах превышал 90%. В нижней части фотической зоны биомасса фитопланктона резко снижалась до 0.08 г/м^3 (7.1 мгС/м^3).

В северной части Полярного фронта (ст. 5531) биомасса фитопланктона достаточно равномерно распределялась в верхнем продуцирующем слое, немного увеличиваясь у нижней границы фотической зоны. Пределы колебаний общей биомассы в слое 5–45 м составили 0.6–0.89 г/м³ (37.3–47.2 мгС/м³). В верхнем 10-метровом слое воды она на 87–94% была сформирована динофлагеллятами при доминировании *S. trochoidea*. На горизонте 45 м половину биомассы фитоплена (50.5%) составляли диатомовые атлантического холодноводного (*R. styliformis*, *C. socialis*), атлантического тепловодного (*P. alata*) и арктического (*T. gravida*) комплексов. Вспышка численности этих видов ассоциировалась с очень высокими концентрациями основных биогенных элементов минерального питания (Si – 1.08 мкг-ат/л; N – 5.73 мкг-ат/л; P – 0.39 мкг-ат/л) и, прежде всего, нитратного азота за счет интрузии арктических вод в зоне контакта идущего из Арктики холодного Медвежинского течения с атлантическим Шпицбергенским течением. Глубже 45 м в афотической зоне биомасса фитоплена резко снижалась и на глубине 187 м составляла только 0.005 г/м³ (0.42 мгС/м³). Вклад динофлагеллят в общую биомассу здесь был определяющим.

В отличие от северного и центрального участков Полярного фронта, где биомасса фитопланктона формировалась за счет доминирующего вида – мелкой динофлагелляты *S. trochoidea*, на ст. 5548 и 5548-А, располагавшихся в южной его части, основу биомассы создавали крупные миксо- и гетеротрофные динофлагелляты, достигавшие в этом районе Баренцева моря в летний период 2017 года своего максимального развития. В продуцирующем слое

общая биомасса изменялась в пределах 0.52–1.23 г/м³ (77.7–127.8 мгС/м³) с максимумом на горизонте 35 м. В верхнем 20-метровом слое воды вклад динофлагеллят в общую биомассу был в пределах 73–75%; до 26% от общей биомассы здесь создавала кокколитофориды *E. huxleyi*, концентрируясь на глубине 20 м. В поверхностном 5-метровом слое воды при пониженной солености получали преимущественное развитие динофлагелляты баренцевоморского комплекса – *D. acuta*, *A. tamarensis*, *G. lachryma*. В нижних горизонтах на глубине 35–50 м при солености выше 35 епс, характерной для атлантических вод, в массе развивался крупный гетеротроф *P. depressum*, создавая до 98% от общей биомассы фитопланктона. С глубиной биомасса фитоплена резко снижалась и на горизонте 80 м составляла только 0.014 г/м³ (1.85 мгС/м³), на 80% формируясь за счет *E. huxleyi*.

У края баренцевоморского шельфа в западной части моря (ст. 5527, 5527-А) общая биомасса фитопланктона находилась в пределах 0.08–0.62 г/м³ (3.48–38.18 мгС/м³) и была максимальной на глубине 45 м ст. 5527-А у нижней границы фотической зоны, где на 93% была сформирована бореально-арктической диатомеей *E. groenlandica*. В то же время в поверхностном 5-метровом слое воды биомассу сообщества формировали кокколитофориды *E. huxleyi* (42%) и атлантические диатомеи *P. alata* и *P. delicatissima* (33% от общей биомассы сообщества). На горизонте 20 м у верхней границы пикноклина, отделяющего воды поверхностного теплого Нордкапского течения от холодных глубинных атлантических вод, доля кокколитофориды снижалась, и в биомассе преобладали диатомовые водоросли.

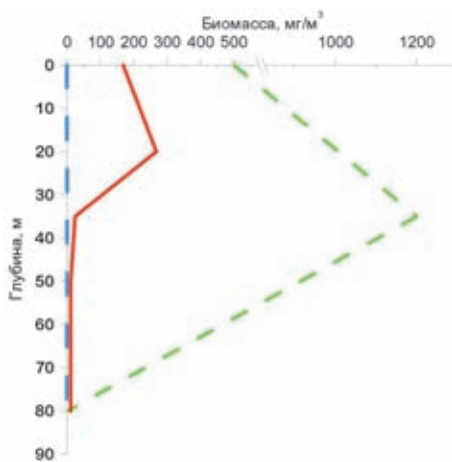


Рис. 8.1.6. Вертикальное распределение биомассы представителей основных систематических групп в летний период 2017 года на ст. 5548А.

Диатомовые – синий цвет, динофлагелляты – зеленый, кокколитофориды – красный

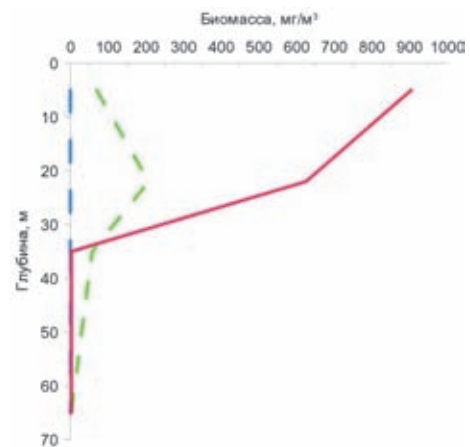


Рис. 8.1.7. Вертикальное распределение биомассы представителей основных систематических групп в летний период 2017 года на ст. 5580.

Диатомовые – синий цвет, динофлагелляты – зеленый, кокколитофориды – красный

На входе в глубоководный Медвежинский желоб (ст. 5528–5528-А) биомасса фитопланктона не превышала 0.03 г/м^3 (2.85 мгС/м^3) в верхнем 5-метровом слое воды, уменьшаясь до $0.004\text{--}0.002 \text{ г/м}^3$ к нижней границе фотической зоны и слегка возрастая на горизонте 100 м ($0.005\text{--}0.008 \text{ г/м}^3$) за счет динофлагеллят (ст. 5528, 89% от общей биомассы) или диатомовых (ст. 5528-А, 71% от общей биомассы сообщества).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ полученных данных позволяет выделить на исследованной акватории четыре района, имеющие принципиальные различия по структуре летних планктонных фитоценов: 1 – северный (ст. 5556–5561) с доминированием бореально-арктических диатомей из родов *Thalassiosira* и *Eucampia*; 2 – юго-западный, характеризующийся мощным (до 6.6×10^6 кл/л) цветением кокколитофориды *E. huxleyi*; 3 – область Полярного фронта с доминированием миксо- и гетеротрофных холодноводных динофлагеллят атлантического (ст. 5531 и 5551) и местного баренцевоморского неритического комплексов (ст. 5548–5548-А); 4 – зона дивергенции течений в западной части моря (ст. 5540, 5527, 5527-А) с доминированием кокколитофориды *E. huxleyi* и диатомовых бореального и тепловодного атлантического комплекса.

По показателю средневзвешенной биомассы, рассчитанной для верхнего продуцирующего 50-метрового слоя воды, вышеуказанные районы являются высокопродуктивными, имеющими характеристики мезотрофно-эвтрофных вод (до 2.1 г/м^3 сырой биомассы). Максимально высокий уровень общей биомассы фитопланктона отмечен для северного района (ст. 5556 и 5558).

Анализ вертикальной структуры свидетельствует о наличии глубинных максимумов численности и биомассы фитопланктона (совпадающих с максимумами концентрации хлорофилла-*a*) в северном районе, что объясняется оседанием в нижние слои воды весеннего диатомового цветения. В юго-западной части моря на акватории, охваченной цветением *E. huxleyi*, а также в области Полярного фронта, где доминировали динофлагелляты, максимумы численности и биомассы фитопланктона были приурочены к поверхностному слою воды. Большая глубина залегания скоплений диатомовых водорослей в северном районе моря и отсутствие хлорофилла в клетках крупных гетеро-

трофных динофлагеллят, достигавших максимального развития в южной части Полярного фронта, требуют коррекции данных о количественных характеристиках фитопланктона, основанных на спутниковых наблюдениях.

Цветение кокколитофориды *E. huxleyi* в юго-западной части моря достигало максимальных величин в наиболее теплых водах южной ветви Нордкапского течения. Наряду с температурой, основным фактором увеличения численности этого вида на фоне предельно низких концентраций основных минеральных форм биогенных элементов (N и P) в поверхностных слоях воды было повышение концентрации минерального фосфора при оптимальном соотношении N:P, равном 1.25. Цветению *E. huxleyi* сопутствовало развитие представителей тепловодного атлантического комплекса – динофлагеллят из рода *Ceratium* (*C. trichoceros*, *C. bucephalum*, *C. horridum*, *C. fusus*, *C. tripos*) и диатомовых *P. alata* и *R. hebetata* f. *semispina*, достигавших максимальной численности на участках акватории, находящихся под наибольшим воздействием теплых вод Нордкапского течения (ст. 5527-А, ст. 5576–5581).

В Баренцевом море основным видом-кальцификатором является *E. huxleyi*. Количественное развитие другого вида кокколитофорид – крупноклеточного холодноводного *C. pelagicus*, являющегося основным кальцификатором в фитопланктоне холодных вод Северной Атлантики (Гренландское море, Исландский регион), в Баренцевом море было незначительным. Клетки этого вида в небольшом количестве отмечались лишь в водах Северо-Атлантического течения, входящего в Баренцево море через Медвежинский желоб. Присутствие *C. pelagicus* в составе планктонных фитоценов 80-х широт в северном районе моря, наряду с единично встречаемыми здесь *E. huxleyi*, *C. horridum*, *R. hebetata* f. *semispina*, свидетельствует о глубине проникновения атлантических вод в высокую Арктику.

Источники финансирования. Работа выполнена в рамках госзадания Минобрнауки России (тема № 0149-2019-0009). Экспедиционные исследования проводились при поддержке госбюджета (финансирование морских экспедиций) и Российского научного фонда (проект № 14-50-00095). Отдельные этапы работы выполнены при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 19-05-50090).