

УДК 581.132:574.583

СЕЗОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ФИТОПЛАНКТОНА КАРСКОГО МОРЯ ПО СПУТНИКОВЫМ ДАННЫМ

© 2017 г. А. Б. Демидов, С. В. Шеберстов, В. И. Гагарин, П. В. Хлебопашев

*Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва, Россия**e-mail: demspa@rambler.ru*

Поступила в редакцию 31.05.2016 г.

После доработки 21.09.2016 г.

По спутниковым данным сканера цвета океана MODIS-Aqua, осредненным за 2003–2015 гг., исследованы сезонные изменения интегральной первичной продукции и поверхностного хлорофилла в различных районах Карского моря. Минимальная изменчивость концентрации поверхностного хлорофилла в течение вегетационного сезона (апрель–октябрь) составила 1.5 раза в Юго-западном районе, а максимальная – 2 раза в Северном районе. При этом отмечена слабая тенденция к возрастанию величин этого показателя к концу вегетационного сезона во всех районах моря. Максимум интегральной первичной продукции, зарегистрированный в июне, совпал с пиком фотосинтетически активной радиации и максимальными величинами речного стока. Интегральная первичная продукция варьировала в более широких пределах, чем концентрация поверхностного хлорофилла. Отношение максимальных среднемесячных величин интегральной первичной продукции к минимальным изменялось от 8.9 раз в Юго-западном до 11.7 раз в Северном районах. В среднем по морю содержание поверхностного хлорофилла изменялось в 1.7 раза, от 0.78 в апреле до 1.29 мг/м³ в октябре. Изменчивость интегральной первичной продукции составила 10.7 раза, от 26 в октябре до 279 мгС/м² в день в июне. Обсуждается влияние стратификации водного столба, содержания биогенных элементов, фотосинтетически активной радиации и интенсивности речного стока на сезонную динамику интегральной первичной продукции Карского моря.

DOI: 10.7868/S0030157417010026

ВВЕДЕНИЕ

Сезонные изменения первичной продукции (ПП) являются определяющими в режиме передачи вещества и энергии по трофической цепи в течение года [53]. Поэтому, изучение сезонного цикла этого параметра лежит в основе исследований трофодинамики экосистем. Другим аспектом сезонного цикла ПП является изучение влияния на него долговременных трендов. Так, происходящие в последние десятилетия глобальные климатические изменения неизбежно должны отразиться на характере сезонной динамики продукционных показателей фитопланктона [20, 33, 41, 44, 76]. Наконец, знания о сезонных изменениях в региональном и глобальном аспектах позволяют решать фундаментальную проблему современной биогеохимии океана – определение годовых величин интегральной первичной продукции (ИПП) [15, 18, 54, 78].

Сезонный цикл развития фитопланктона отличается в экосистемах разных широтных зон [29, 53, 55, 79, 80]. Главным его элементом является “цветение” фитопланктона, время наступления, интенсивность и продолжительность которого во многом определяет трофический статус того или

иного водоема [19, 28, 69]. В замерзающих зимой арктических морях “цветение” в пелагиали, характеризующееся повышенными значениями биомассы и ПП, происходит вскоре после освобождения акватории ото льда. Благоприятными условиями для этого являются устойчивая стратификация водного столба, а также отсутствие лимитирования светом (фотосинтетически активной радиацией (ФАР)) и биогенными элементами [24, 49, 67, 71, 73]. “Цветение” может начинаться в широком временном диапазоне, с апреля по сентябрь. Его начало, схематично, сдвигается ближе к концу вегетационного сезона в направлении с юга на север, а продолжительность, как правило, не превышает одного месяца [81].

На фоне общей для арктических морей тенденции, каждая акватория должна, по всей видимости, обладать спецификой сезонных изменений ПП в силу особенностей ее гидролого-гидрохимического режима. Можно предположить, что в Карском море интенсивное воздействие материка, в частности речной сток, и мелководный характер водоема, должны существенно определять особенности сезонного цикла продукционных показателей фитопланктона [22, 58].

Экспедиционные исследования ПП Карского моря были проведены в период с августа по октябрь [1, 2, 11, 12, 30]. Таким образом, отсутствуют прямые измерения первичной продукции для всего вегетационного сезона, который в Карском море продолжается, приблизительно, с апреля по октябрь (214 дней). Сложные климатические условия, препятствующие проведению экспедиционных работ большую часть года, делают в настоящее время исследования сезонного цикла первичной продукции Карского моря возможным исключительно по спутниковым данным. Ранее, с использованием такого подхода были проведены исследования сезонной изменчивости ИПП этого региона с целью определения ее годовых величин [3, 4, 17, 46]. Результаты этих работ были получены с использованием простых, основанных исключительно на концентрации хлорофилла “а” (хл “а”), либо не адаптированных для Карского моря алгоритмов. В тоже время, модели ИПП могут быть улучшены на основе регионального подхода к их разработке, а также при использовании параметров фотоадаптации и ФАР [48, 52].

Результатами последних исследований стали разработанные региональные алгоритмы ИПП и хл “а” Карского моря [7, 10], которые можно применить для исследования сезонных изменений первичной продукции различных его районов по спутниковым данным. Можно предположить также, что наиболее контрастные районы Карского моря, например, эстуарии Оби и Енисея и северные районы желобов Св. Анны и Воронина, могут отличаться как по характеру, так и по амплитуде сезонных изменений ПП. Поэтому, представляет интерес их отдельное рассмотрение.

Таким образом, целями настоящей работы являлись: (1) описание сезонных изменений ИПП и хл “а” различных районов Карского моря с использованием региональных моделей и спутниковых данных и (2) оценка влияния абиотических факторов на сезонную изменчивость ИПП.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Экспедиционные данные. Разработка и верификация региональных моделей ИПП и Хл была выполнена на основе базы данных, собранных в экспедициях в Карское море в конце августа–начале октября [2, 7, 10–12, 30]. Для этих месяцев использовались гидрологические и гидрохимические характеристики, полученные в этих экспедициях. Для других сезонов года были использованы различные базы данных, собранные, начиная с 30-х годов XX в. по 2016 г. XXI в. [6, 16]. На основе интегрированной базы данных были прослежены сезонные изменения поверхностных температуры (T_0) и солености (S_0), а

также концентрации основных биогенных элементов.

Районирование Карского моря. Границы Карского моря были определены, исходя из предыдущих работ по оценке ИПП Арктического океана [46]. Опираясь на разработанную ранее классификацию водных масс (ВМ) [64] и подходы к районированию Карского моря [30] на исследованной акватории мы выделили Юго-западный район (I), эстуарии Оби (II) и Енисея (III), Район речного выноса (IV) и Северный район, включающий желоба Св. Анны и Воронина (V) (рис. 1). По сравнению с предыдущей работой [30] южная граница Района речного выноса, ориентированная на среднесезонное положение изогалины 25 psu на поверхности [64], была скорректирована, исходя из данных о положении квазистационарной распресненной линзы в районе Новой Земли [8].

Спутниковые данные. Данные сканера цвета Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer (MODIS-Aqua) L2 уровня за период с 2003 по 2015 гг., получены с сайта NASA (National Aeronautics and Space Administration) www.oceancolor.gsfc.nasa.gov/ и обработаны с помощью программного обеспечения, разработанного в ИО РАН [70]. Значения коэффициента яркости моря $R_{rs}(\lambda_i)$ были пересчитаны в величины концентрации хлорофилла на поверхности (X_{l_0}) по региональному алгоритму [10].

Данные ФАР использовались как стандартный продукт сканера MODIS-Aqua [35]. Как было отмечено в этой работе, модельные величины ФАР превышали измеренные. Анализ данных ФАР Карского моря также показал систематическое завышение спутниковых значений этого показателя. В среднем отношение измеренных и спутниковых величин оказалось равным 0.64 ($N = 30$; $cv = 20\%$). Основываясь на этом эмпирическом отношении, мы использовали полученное значение как поправочный коэффициент для спутниковой ФАР.

Температурные файлы OI SST (Optimum Interpolation Sea Surface Temperature) с пространственным разрешением $0.25^\circ \times 0.25^\circ$ и усредненные за 1 день скачивались с сайта <ftp://ftp.solab.rshu.ru/data/allData/OISST-AVHRR-AMSR-V2>. При создании этих файлов использовались данные датчиков AVHRR (Advanced Very High Resolution Radiometer) на спутниках NOAA (National Oceanic and Atmospheric Administration), а также судовые данные и данные метеорологических буев [66].

Площадь акватории, покрытой льдом, рассчитывалась с помощью программного обеспечения [70] по первичным данным, полученным из National Snow and Ice Data Center с сайта ftp://sidacs.colorado.edu/pub/DATASETS/NOAA/G02202_v2/north/daily [27].

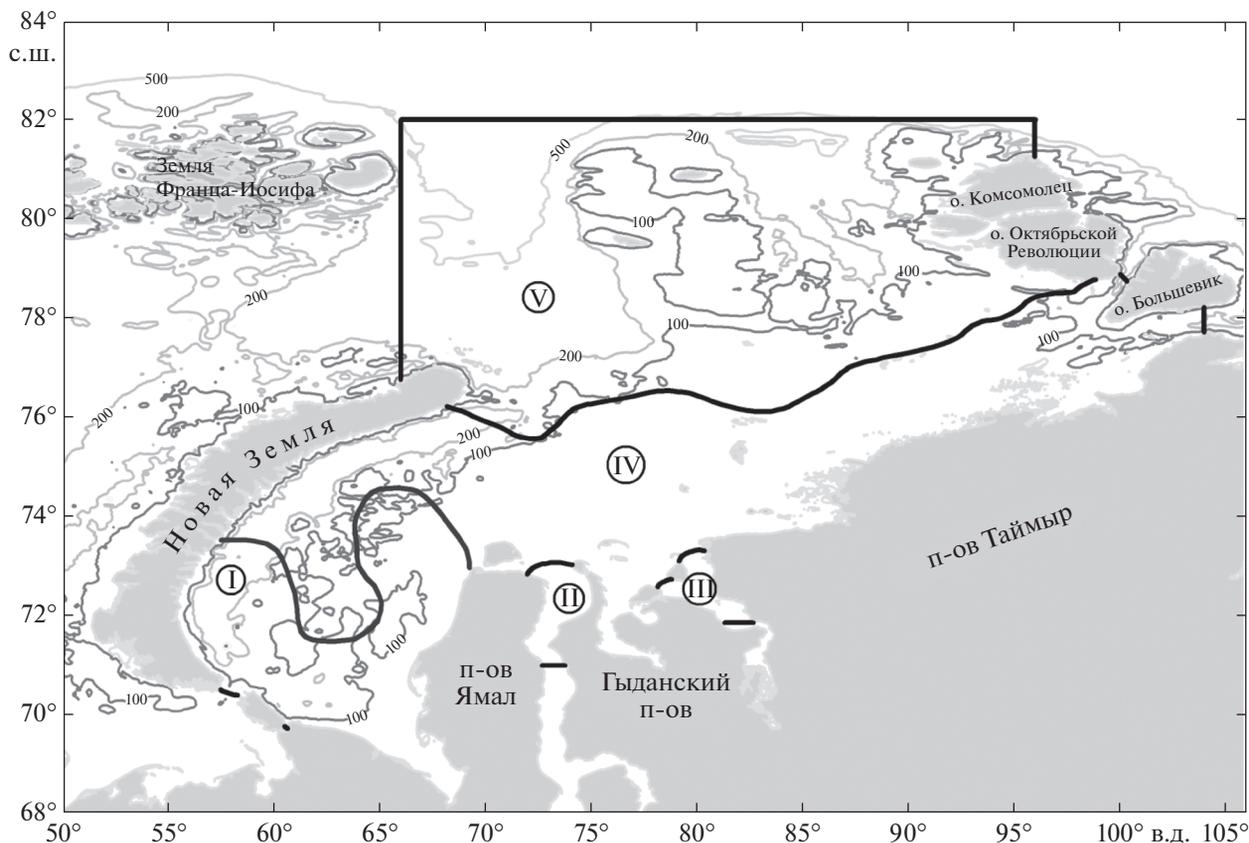


Рис. 1. Карта, представляющая результаты районирования Карского моря для изучения сезонных изменений первичной продукции. I – Юго-западный район; II – Эстуарий Оби; III – Эстуарий Енисея; IV – Район речного выноса; V – Северный район. Границы Карского моря установлены согласно [46]. Внутренние границы районов I, IV и V проведены по среднегодовому положению изогалины 25 psu [30, 64] с модификациями, согласно [8]. Северные границы эстуариев соответствуют среднегодовому положению изогалины 10 psu [30], южные границы приблизительно совпадают с распространением пресных вод.

Региональные модели первичной продукции и хлорофилла. В разработанном нами региональном алгоритме ИПП Карского моря [7] в качестве коэффициентов модели использованы средние для всей акватории величины эффективности утилизации солнечной энергии в столбе воды

$$\psi = \text{ДАЧ}_c / I_0, \tag{1}$$

где ДАЧ_c – среднее в слое фотосинтеза дневное ассимиляционное число (мгС/мг хл “а”), а I₀ – величина дневной подповерхностной ФАР (Ein/m²) [34] и индекса вертикального распределения хл “а”

$$k = \text{Хл}_{\text{фс}} / \text{Хл}_0, \tag{2}$$

где Хл_{фс} – интегральное значение хлорофилла в слое фотосинтеза, а Хл₀ – его концентрация на поверхности [21]. Средняя геометрическая величина произведения k × ψ для акватории Карского моря равняется 8.27 [7].

Входящими в модель параметрами являются величины содержания Хл₀ и дневной приходящей ФАР (I₀). Эти показатели сравнительно легко

определяются в полевых условиях. Таким образом, при использовании формул (1), (2), а также Хл₀ и I₀ итоговое уравнение принимает вид

$$\text{ИПП}_m = 8.27 \text{Хл}_0 I_0. \tag{3}$$

Известно, что стандартный алгоритм MODIS завывает величины концентрации Хл₀ в водах второго оптического типа (Case II) [например, 47]. Для того, чтобы избежать больших ошибок в определении ИПП, мы использовали региональный алгоритм расчета Хл₀ [10], где наилучшая корреляция измеренных и расчетных величин хл “а” (R² = 0.47; N = 185) была получена при использовании отношения R_{rs}(531)/R_{rs}(547):

$$\ln(\text{Хл}_0) = -3.66 \ln(R_{rs}(531)/R_{rs}(547)) + 0.116. \tag{4}$$

РЕЗУЛЬТАТЫ

Концентрация Хл₀ в течение вегетационного периода (апрель–октябрь) в различных районах Карского моря менялась от 1.5 в Юго-западном до 2 раз в Северном районе. При этом отмечена

Таблица 1. Сезонные изменения первичной продукции и хлорофилла в различных районах Карского моря

Месяц	Район											
	юго-западный		эстуарий Оби		эстуарий Енисея		район речного выноса		северный район		все море	
	Хл ₀	ИПП	Хл ₀	ИПП	Хл ₀	ИПП	Хл ₀	ИПП	Хл ₀	ИПП	Хл ₀	ИПП
Апрель	0.74	94	1.12	–	0.86	–	0.90	212	0.67	100	0.78	109
Май	0.83	234	1.17	–	0.91	237	0.83	297	0.72	221	0.80	251
Июнь	0.93	268	1.58	471	1.49	421	0.98	305	0.75	246	0.89	279
Июль	0.94	237	1.87	471	1.58	364	1.08	276	0.74	185	0.93	235
Август	0.89	164	1.89	340	1.68	310	1.10	185	0.77	118	0.94	156
Сентябрь	0.92	85	1.77	153	1.68	146	1.10	83	0.90	47	1.00	69
Октябрь	1.11	30	1.65	47	1.44	41	1.29	27	1.40	21	1.29	26

Примечание. Представлены средние многолетние (2003–2015 гг.) значения концентрации хл “а” на поверхности (Хл₀, мг/м³) и интегральной первичной продукции (ИПП, мгС/м² в день).

слабая тенденция к возрастанию концентрации Хл₀ к концу вегетационного сезона во всех районах моря (табл. 1). ИПП варьировала в более широких пределах. Отношение максимальных среднемесячных величин ИПП к минимальным изменялось от 8.9 раз в Юго-западном до 11.7 раз в Северном районах. В целом в Карском море содержание Хл₀ изменялось в 1.7 раза, от 0.78 мг/м³ в апреле до 1.29 мг/м³ в октябре. При этом изменчивость ИПП составила 10.7 раза, от 26 мгС/м² в день в октябре до 279 мгС/м² в день в июне (табл. 1).

Минимальные среднемесячные значения Хл₀ зарегистрированы в апреле в Северном районе (0.67 мг/м³), а максимальные – в августе в эстуарии Оби (1.89 мг/м³). Среднемесячные величины ИПП возрастали с апреля, достигали максимума преимущественно в июне и постепенно снижались к концу вегетационного сезона во всех районах Карского моря (рис. 2). Максимальные среднемесячные значения ИПП варьировали от 185 мгС/м² в день в Северном районе до 471 мгС/м² в день в эстуарии Оби (табл. 1). Наиболее резкий максимум ИПП в июне был отмечен в Юго-западном и Северном районах, а также в эстуарии Енисея (рис. 2а, 2в, 2д). В эстуарии Оби (рис. 2б) в июне и июле зарегистрированы одинаковые величины среднемесячной ИПП (471 мгС/м² в день), а в Районе речного выноса (рис. 2г) отмечены незначительные отличия в мае, июне и июле (табл. 1).

На рис. 3 представлена сезонная динамика ФАР, температуры воды на поверхности (Т₀) и площади ледового покрытия (S) в различных районах Карского моря. В целом годовой ход ФАР и Т₀ повторялся на всех акваториях. Максимум ФАР зафиксирован в июне, а минимальные значения отмечались в октябре. Температурный максимум следовал со сдвигом относительно

ФАР. Так, для всех районов Карского моря он отмечался в августе, за исключением эстуария Енисея, где сентябрьские значения Т₀ незначительно превысили августовские величины. Площадь ледового покрытия закономерно уменьшалась во всех районах с апреля по сентябрь и начинала возрастать в октябре (рис. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Картина сезонных изменений ИПП в Карском море, полученная на основе осредненных спутниковых данных за период с 2003 по 2015 гг., похожа в целом на изменчивость этого показателя в других районах Арктического океана [24, 49, 67, 71, 73]. Известно, что сезонную динамику продукционных показателей определяют время освобождения акватории ото льда, а также изменения в течение года уровня ФАР, концентрации биогенных элементов и стратификация водного столба [72]. В морях, подверженных влиянию речного стока, к этим факторам добавляется режим поступления аллохтонных биогенов, а также взвешенного (ВОВ) и растворенного (РОВ) органического вещества, который определяется временем начала паводка и его интенсивностью [42, 51]. Ниже приводится анализ влияния различных абиотических факторов на формирование картины сезонных изменений ИПП Карского моря.

Из рис. 3 следует, что большая часть акватории Карского моря покрыта льдом приблизительно с конца октября до середины апреля. По этой причине и вследствие большого количества дней со сплошной облачностью в октябре и апреле спутниковыми наблюдениями охвачена незначительная площадь моря. В связи с этим представления об уровне продуктивности в начале и конце вегетационного сезона невозможны без экстраполя-

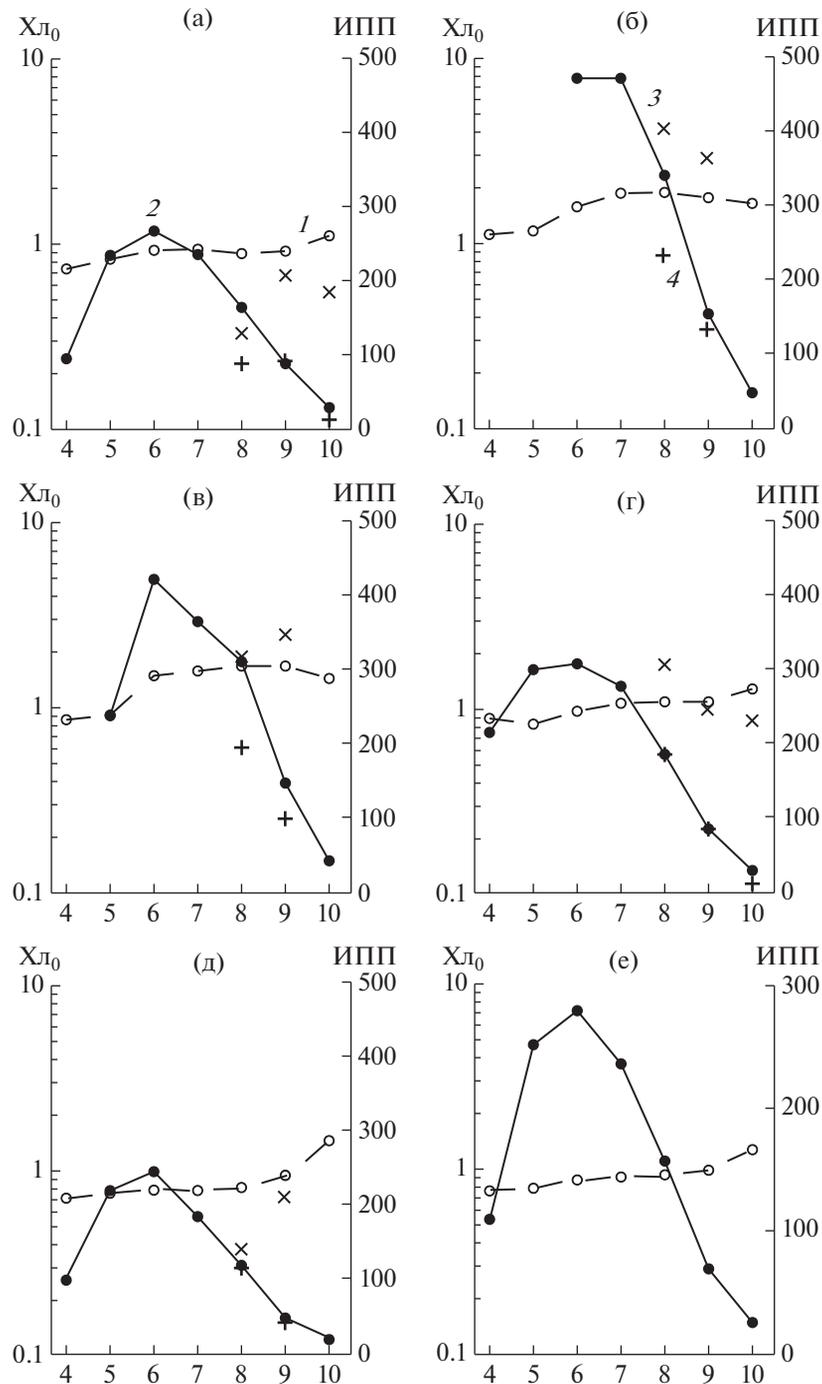


Рис. 2. Сезонные изменения содержания поверхностного хлорофилла (X_{L_0} , $\text{мг}/\text{м}^3$) – 1 и интегральной первичной продукции (ИПП, $\text{мгС}/\text{м}^2$ в день) – 2 в различных районах Карского моря по данным сканера цвета океана MODIS-Aqua, осредненные за период 2003 – 2015 гг. Для сравнения представлены средние данные полевых наблюдений X_{L_0} – 3 и ИПП – 4 за этот же период времени. (а) – Юго-западный район; (б) – Эстуарий Оби; (в) – Эстуарий Енисея; (г) – Район речного выноса; (д) – Северный район; (е) – все море.

ции доступных данных на потенциально свободные ото льда, но закрытые облачностью акватории.

Классические представления о сезонных изменениях продукционных показателей в морях, покрытых однолетним льдом, свидетельствуют о

том, что вегетационный период начинается вскоре после начала вскрытия ледового покрова и характеризуется “цветением” фитопланктона у ледовой кромки, в полыньях и развоях [65 и ссылки в этой работе]. Условиями, определяющими

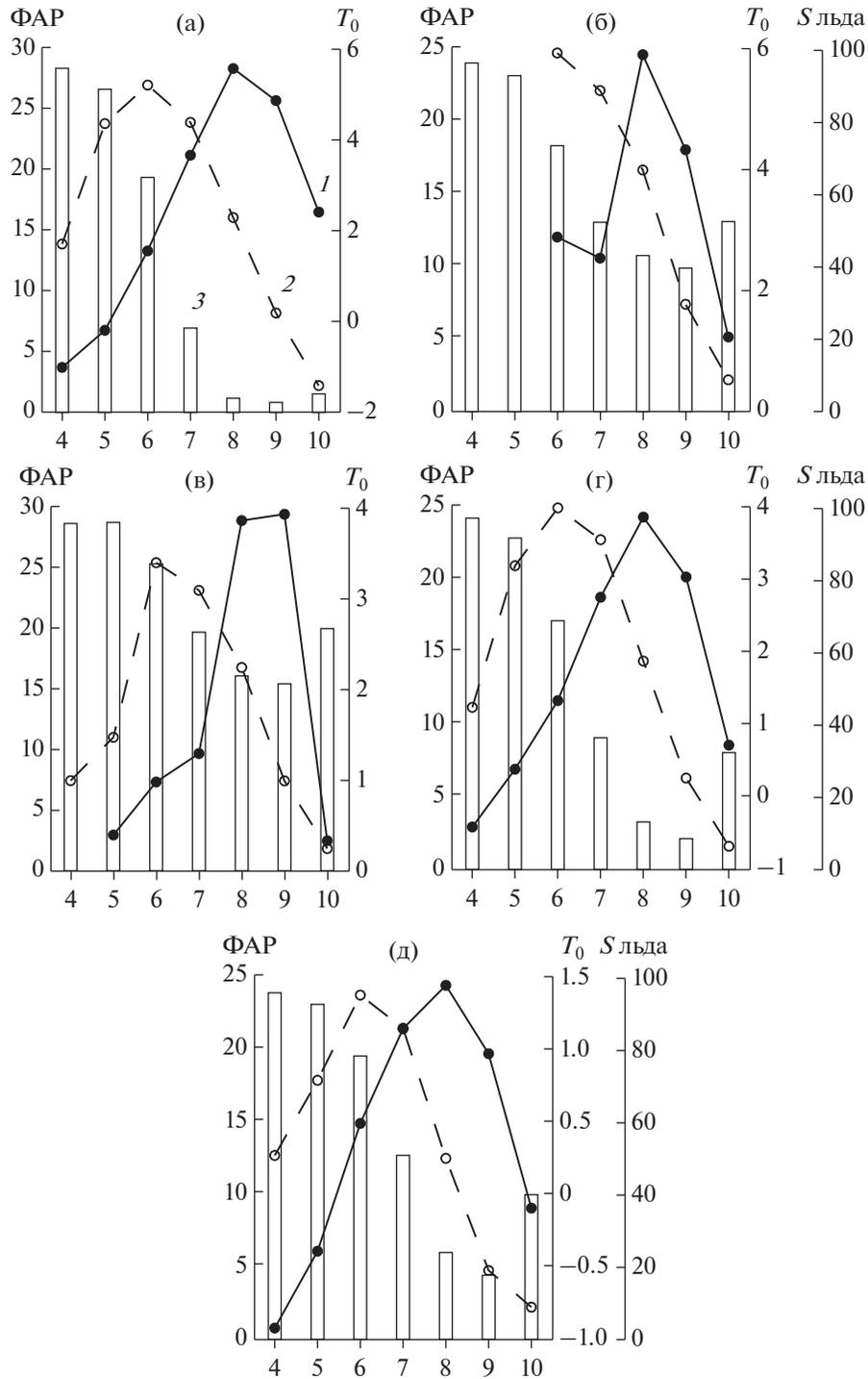


Рис. 3. Сезонные изменения температуры воды на поверхности (T_0 , °C) – 1, фотосинтетически активной радиации (ФАР, Ein/m^2 в день) – 2 и площади моря, покрытой льдом (S , % от площади акватории района) – 3 в различных районах Карского моря по спутниковым данным (см. раздел “Материал и методы”). Другие условные обозначения см. в подписях к рис. 2.

“цветение”, являются стратификация водного столба, связанная с таянием льда и, в меньшей степени, с сезонным прогревом, возрастающая весной ФАР и высокие концентрации биогенных элементов у поверхности, после зимней плот-

ностной конвекции. Таким образом, сочетание благоприятных абиотических факторов создает условия для доминирования прироста биомассы фитопланктона над потерями на дыхание, опусканием клеток, выеданием и экскрецией РОВ [75].

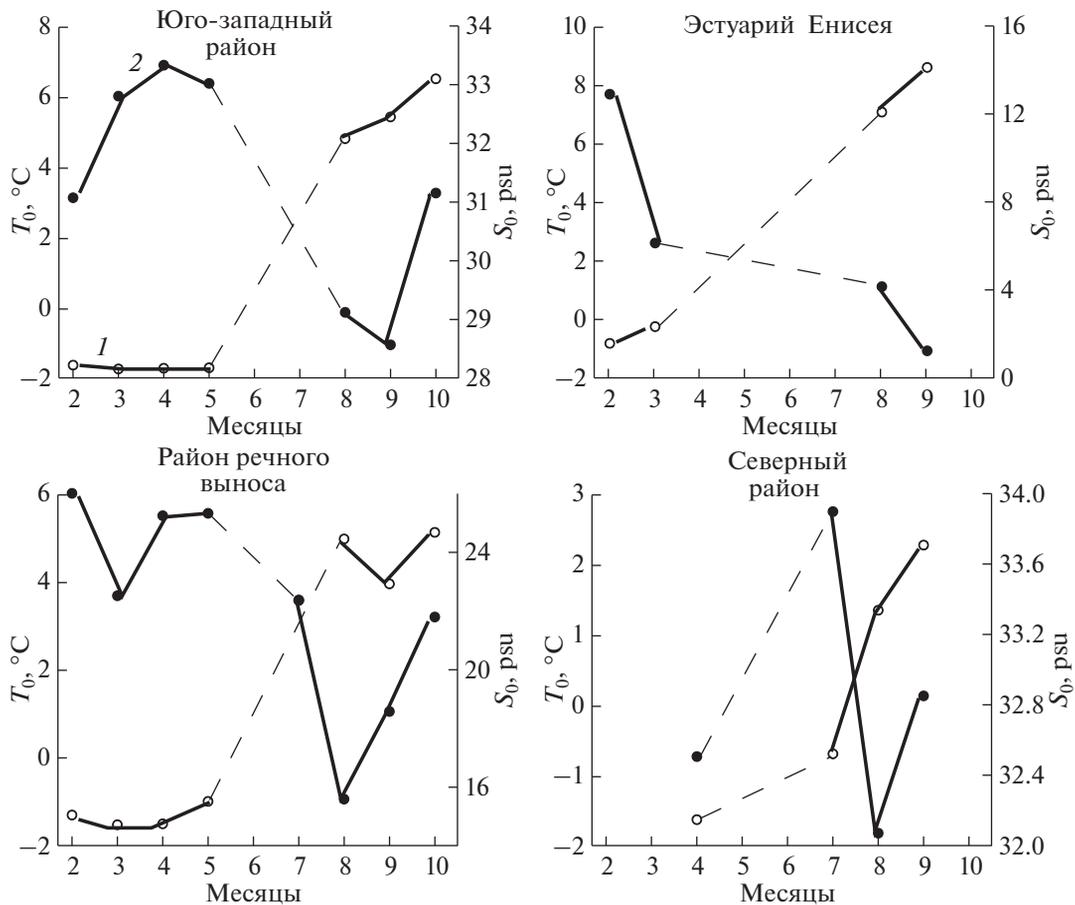


Рис. 4. Сезонные изменения поверхностных температуры (T_0) – 1 и солености (S_0) – 2 в различных районах Карского моря.

В Карском море интенсивный речной сток, прежде всего Оби и Енисея [37, 38, 42, 51, 68], способствует образованию резкого пикноклина, связанного с градиентом солености, верхняя граница которого находится на глубине, приблизительно, 10 м [8] и дифференциации структурно-функциональных характеристик планктонных сообществ пелагиали как по горизонтали, так и по вертикали [5, 13, 14, 45, 57, 59]. В глобальном контексте стратификация морей высоких широт, в отличие от субтропических акваторий, регулируется, в основном, соленостью, а не температурой (соответственно, β и α -океаны) [23].

Следует отметить, что выводы о резкой стратификации водного столба базируются на данных для летнего и осеннего сезонов, в конце периода половодья и после него. Возникает вопрос, существует ли резкое расслоение водной толщи Карского моря в другие сезоны и, если да, то, как это может влиять на снабжение эвфотической зоны биогенными элементами перед периодом “цветения” и во время него? Немногочисленные данные о сезонной динамике, T_0 и S_0 [16], представленные на рис. 4 и в табл. 2, говорят о том, что

распресненный поверхностный слой в целом сохраняется в зимне-весенний период и наиболее выражен в Районе речного выноса. Косвенно эти данные могут свидетельствовать о существовании соленостной стратификации в зимне-весенний сезон. Этот факт, а также ледовое покрытие практически всей акватории моря зимой и ранней весной, препятствующее ветровому перемешиванию, должны неблагоприятным образом сказываться на снабжении верхних слоев моря биогенными элементами. Наличие верхнего распресненного слоя зимой в Карском море может подтверждаться длительным, 2–4 года, временем существования здесь речных вод по сравнению с другими морями Арктики (Чукотское море и море Бофорта) [56].

Сезонная динамика средних значений концентрации нитратов (NO_3), фосфатов (PO_4) и растворенного кремния (Si) показана на рис. 5. По данным осреднения в период с 1934 по 1983 гг. [6] содержание NO_3 в летне-осенний сезон имело тенденцию к снижению по сравнению с зимой и весной, в то время, как концентрации PO_4 и Si

Таблица 2. Статистические показатели сезонной изменчивости температуры и солености на поверхности в различных районах Карского моря

Месяц	Юго-западный район		Эстуарий Енисея		Район речного выноса		Северный район	
	T_0	S_0	T_0	S_0	T_0	S_0	T_0	S_0
Февраль	-1.59 ± 0.07	31.07 ± 1.12	-0.87 ± 0.38	12.82 ± 8.52	-1.31 ± 0.12	25.99 ± 2.52	–	–
	12	12	5	5	9	9		
Март	-1.7 ± 0.13	32.81 ± 1.27	–0.3	6.06	-1.53 ± 0.10	22.50 ± 5.72	–	–
	11	11			4	4		
Апрель	-1.68 ± 0.14	33.33 ± 0.66	–	–	-1.51 ± 0.29	25.23 ± 5.42	-1.61 ± 0.14	32.50 ± 1.92
	18	18			13	13	14	14
Май	-1.67 ± 0.16	33.0 ± 21.07	–	–	-1.00 ± 0.28	25.31 ± 0.66	–	–
	6	6			2	2		
Июль	3.57 ± 2.94	22.34 ± 6.38	–	–	–	–	-0.67 ± 1.54	33.89 ± 0.47
	4	4					40	40
Август	4.84 ± 1.64	29.12 ± 2.33	7.01 ± 1.20	4.08 ± 3.00	4.96 ± 2.40	15.57 ± 7.28	1.36 ± 0.31	32.07 ± 1.45
	7	7	6	6	10	10	12	12
Сентябрь	4.45 ± 0.82	28.57 ± 4.05	8.53 ± 1.01	1.16 ± 2.08	3.94 ± 1.98	18.56 ± 6.51	2.29 ± 0.73	32.85 ± 2.47
	12	12	5	5	23	23	11	11
Октябрь	6.54 ± 0.46	31.15 ± 1.06	–	–	5.11 ± 0.36	21.78 ± 2.31	–	–
	6	6			2	2		

Примечание. T_0 – температура воды на поверхности, °C; S_0 – соленость воды на поверхности, psu. В числителе приведены средние арифметические величины и стандартное отклонение, в знаменателе – количество измерений (период осреднения – 1995–2014 гг.). Данные в июне в 1995–2014 гг. отсутствуют.

Таблица 3. Нижний (min) и верхний (max) пределы и средние величины (M) концентрации основных биогенных элементов на поверхности Карского моря в период с июля по октябрь в разные годы

Годы	Месяц	NO ₃			PO ₄			Si		
		min	max	M	min	max	M	min	max	M
1934–1983	Июль	0	0.8	0.22	0	1.14	0.17	0	47.0	5.0
	Август	0	3.4	0.28	0	0.68	0.10	0	70.0	1.96
	Сентябрь	0.03	1.70	0.65	0	1.0	0.16	0	90.0	9.53
	Октябрь	0.02	2.48	0.70	0.09	0.48	0.25	0	16.98	4.28
1985–1993	Июль	0	14.64	1.10	0.03	0.58	0.20	0.32	128.5	23.04
	Август	0	13.71	1.03	0	1.14	0.18	0	124.6	28.2
	Сентябрь	0	5.46	0.49	0.01	1.74	0.22	0.29	82.0	18.7
	Октябрь	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2007–2015	Июль	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	Август	0	6.56	0.66	0.03	2.76	0.62	0.20	77.2	19.3
	Сентябрь	0	6.04	0.71	2	2.57	0.23	0	113.6	19.97
	Октябрь	0.04	5.71	0.93	0.04	0.68	0.13	0.62	28.09	5.75

Примечание. NO₃, PO₄ и Si концентрация, соответственно, нитратов, фосфатов и растворенного кремния (µM).

оставались практически неизменными в течение года. Такой характер сезонного распределения биогенных элементов подтверждается предыдущими работами, в которых отмечена их слабовыраженная динамика в Карском море [74]. Следует обратить внимание на тот факт, что содержание биогенных элементов в летне-осенний период в 1985–1993 и 2007–2016 гг. возросло по сравнению с результатами более ранних наблюдений (табл. 3).

Возможной причиной такого возрастания в последние десятилетия может являться увеличение речного стока, который служит одним из поставщиков биогенов в поверхностный слой Карского моря [60, 63].

Из данных, представленных на рис. 5 следует, что в начале года (январь–апрель) содержание NO₃, PO₄ и Si в поверхностном слое может превы-

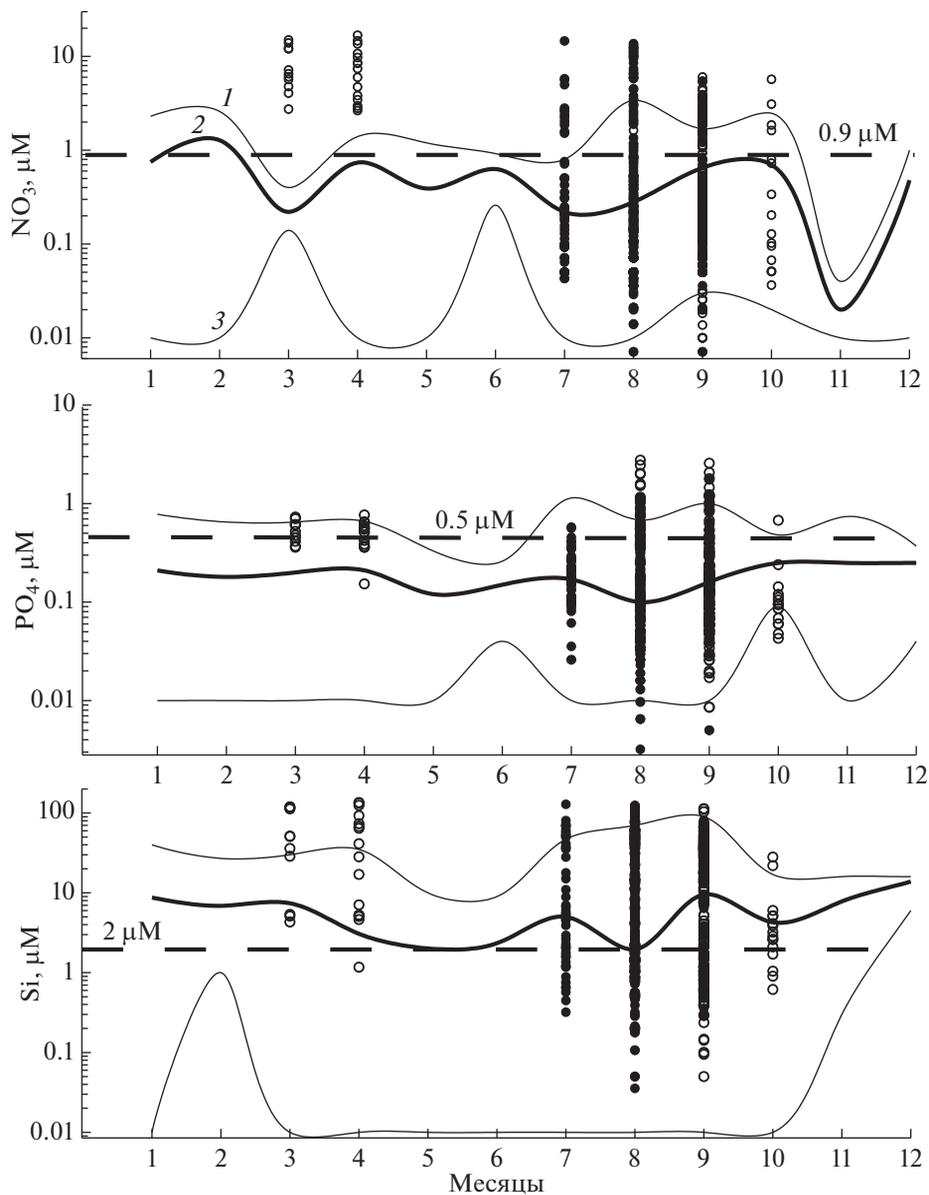


Рис. 5. Сезонные изменения нитратов (NO_3), фосфатов (PO_4) и растворенного кремния (Si) в Карском море. 1, 2 и 3, соответственно, максимальные, минимальные и средние величины за период 1934–1983 гг. Темные кружки – данные за период 1985–1993 гг., светлые кружки – данные за период 2007–2016 гг. Горизонтальными пунктирными линиями показаны значения концентраций, лимитирующих рост фитопланктона.

шать лимитирующие рост фитопланктона концентрации (0.9 , 0.5 и $2 \mu\text{M}$ для нитратов, фосфатов и растворенного кремния, соответственно) [31, 36, 77]. В период с мая по октябрь азот и фосфор, по-видимому, являются лимитирующими элементами, в то время как растворенный кремний находится в избытке. Вертикальное распределение NO_3 (рис. 6) характеризуется наличием нитроклина разной степени выраженности во все месяцы года. Летом и осенью градиент нитратов выражен заметнее, чем в зимне-весенний период. Такая картина вертикального распределения NO_3

свидетельствует, по-видимому, об ограниченном поступлении биогенов в эвфотическую зону в холодное время года (ноябрь–март) вследствие слабого развития конвективного и ветрового перемешивания из-за наличия галоклина и ледового покрова, который блокирует ветровое воздействие [58].

Из вышесказанного следует, что классический механизм снабжения биогенами эвфотической зоны в осенне-зимний период, индуцирующий массовое развитие фитопланктона в теплое время года, работает с ограниченной интенсивностью.

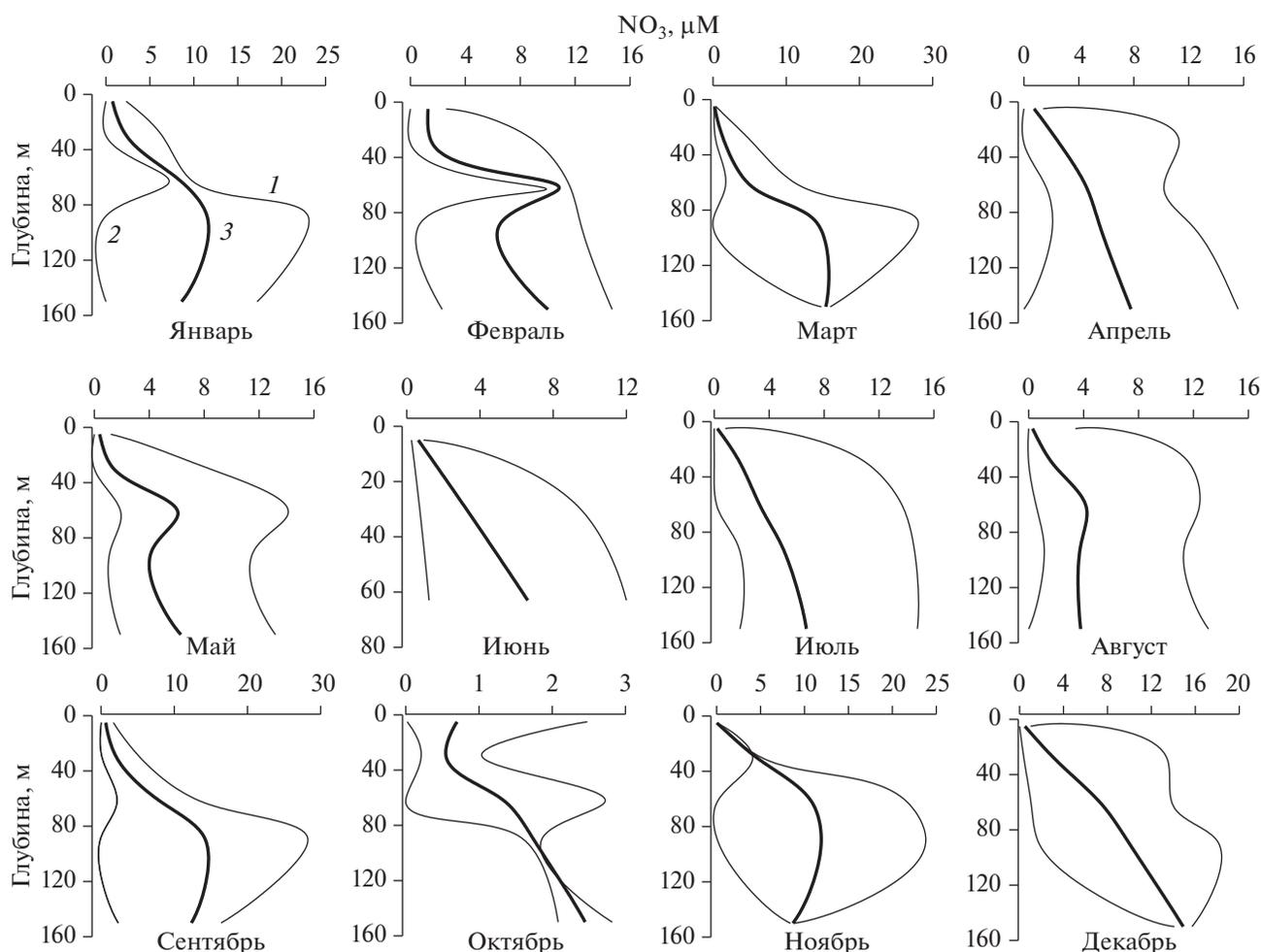


Рис. 6. Вертикальные изменения нитратов (NO_3) в Карском море в разные месяцы. 1, 2 и 3, соответственно, максимальные, минимальные и средние величины за период 1934–1983 гг.

Тем не менее, ранней весной отмечены повышенные концентрации NO_3 и PO_4 , особенно по современным данным (рис. 5). Причины накопления биогенов подо льдом в начале календарного года мы видим в снижении их потребления водорослями в холодный период года, пополнение за счет процессов регенерации и продолжающееся поступление с речным стоком. Подобный механизм был описан для различных районов Арктического океана [24, 25, 50]. Ранее для Оби и Енисея было показано, что количество биогенов, выносимых с речным стоком зимой (ноябрь–апрель) превышает их поступление в период половодья (май–июнь) [42, 51]. Роль речного выноса в снабжении биогенами поверхностных вод Карского моря, по-видимому, велика в течение всего года. Сравнение рис. 2 и рис. 7 показывает, что максимум поступления питательных веществ в июне совпадает с максимумом ИПП. Таким образом, влияние рек на продуктивность Карского моря противоречиво. С одной стороны, речной

сток затрудняет конвективное поступление биогенов из нижних слоев и создает неблагоприятные световые условия для фотосинтеза из-за увеличения мутности воды и уменьшения глубины эвфотической зоны [30]. С другой стороны, снабжение биогенами и органическим веществом, которое с разными скоростями, но все же реминерализуется [26, 40, 43, 61, 62] частично компенсирует незначительный поток снизу. В летний период приносимые реками биогены потребляются фитопланктоном и включаются в процесс рециклинга.

Приведенный анализ механизма снабжения минеральным питанием эвфотической зоны позволяет сделать вывод о том, что, в основном, первичная продукция Карского моря обеспечивается регенерационными биогенными элементами. Типы ПП, базирующиеся на биогенах разного происхождения рассматривает концепция “новой” и “регенерационной” продукции [32]. “Новая” продукция создается на биогенах (в рас-

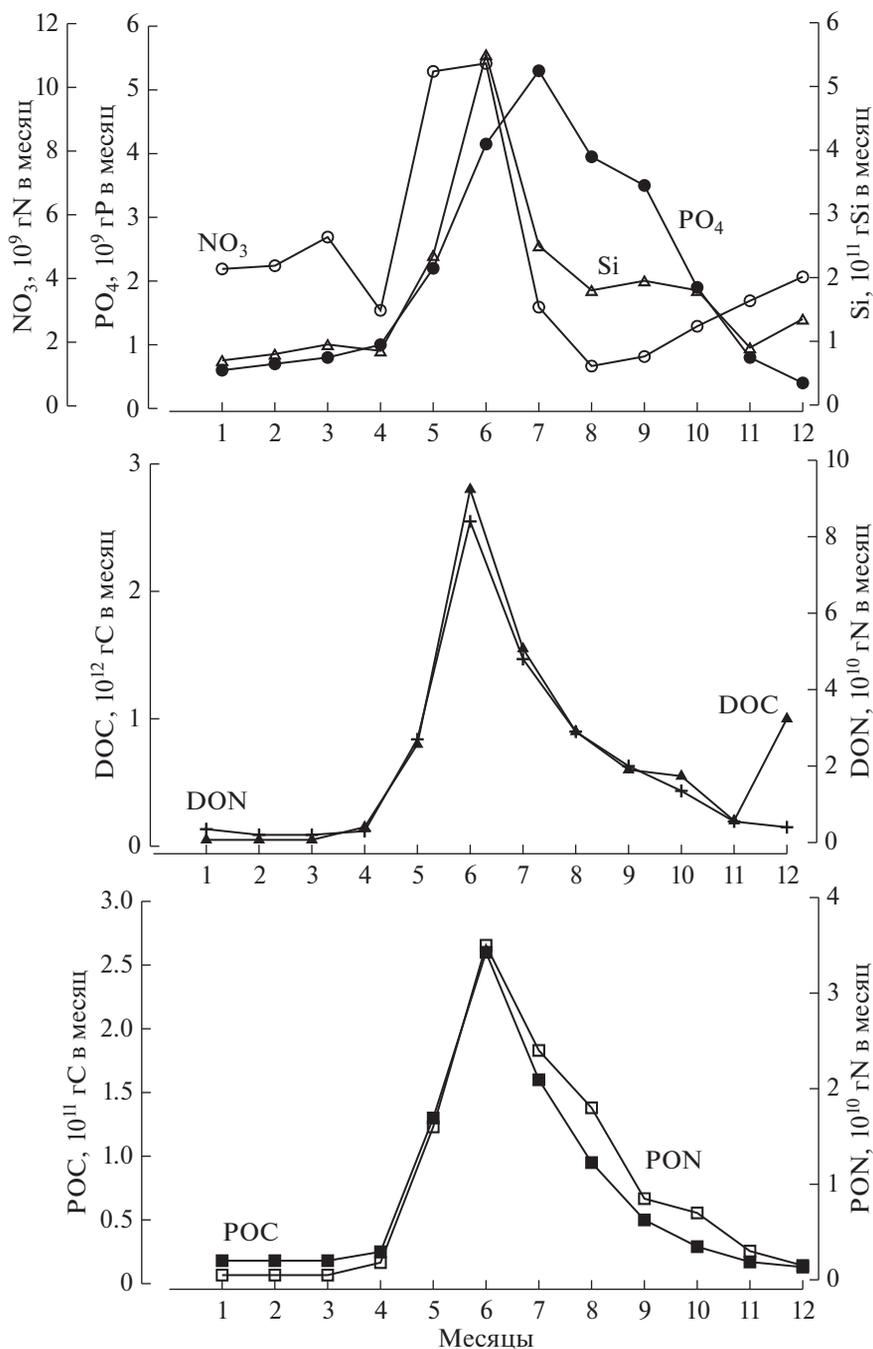


Рис. 7. Сезонные изменения выноса Обью и Енисеем нитратов (NO₃), фосфатов (PO₄), растворенного кремния (Si), растворенного органического азота (DON), растворенного органического углерода (DOC), взвешенного органического азота (PON) и взвешенного органического углерода (POC) в Карское море [51 с изменениями].

смотрении, главным образом, участвуют нитраты) поступающих в эвфотическую зону из нижележащих слоев путем апвеллинга. “Регенерационная” продукция обеспечивается питательными веществами высвобождающимися при минерализации органического вещества в пределах эвфотической зоны. Чем выше отношение “новой” и общей (“новая” + “регенерационная” первичная продукция) ПП (*f*-ratio), тем больше вклад

вновь поступивших в эвфотическую зону биогенов в обеспечение продукционных процессов. В сообществах, обитающих в условиях, характеризующихся интенсивной зимней конвекцией в годовом цикле снабжения биогенами, доля “новой” ПП обычно более 50% (*f* > 0.50) [72]. В Арктическом океане, как правило, это сообщества с высокой годовой ИПП, например, Баренцево море. В олиготрофных водах растет доля “регене-

рационной” ПП. Так, в Карском море $f=0.24$ [72]. Это одно из самых низких значений для Арктического океана. Таким образом, концепция “новой” и “регенерационной” продукции подтверждает механизм снабжения биогенами верхнего слоя Карского моря.

Сравнение рис. 2 и рис. 3 позволяет сделать вывод о том, что сезонная динамика ИПП Карского моря определяется годовым ходом ФАР. Результаты модельных расчетов в целом подтверждаются натурными измерениями ИПП (рис. 2). Световой фактор доминирует в регулировании сезонного цикла первичной продукции в высоких широтах [72], в то время как уровень снабжения биогенными элементами поддерживает процесс продуцирования, но не инициирует его [39].

Особенностью сезонной динамики ИПП и X_{L_0} можно считать несовпадение по времени максимальных для года величин этих показателей (рис. 2). Интересным результатом также является незначительная по сравнению с ИПП вариабельность в течение года концентрации поверхностного хл “а” (рис. 2). Эти факты являются подтверждением результатов предыдущих исследований, которыми показано большое значение фотофизиологических параметров и ФАР и незначительная роль биомассы фитопланктона в формировании ИПП Карского моря [30]. Следует отметить, что частично полученная картина сезонных изменений X_{L_0} может объясняться ошибками модельных расчетов этого параметра, так как региональный алгоритм завышает его концентрацию при низких ($< 0.5 \text{ мг/м}^3$) величинах. Еще одной причиной может быть эффект пространственно-временного осреднения. Межгодовая и пространственная изменчивость X_{L_0} может сглаживать кривую сезонных изменений. Представляет интерес также тенденция к увеличению концентрации X_{L_0} к концу вегетационного сезона (рис. 2). Одной из возможных причин накопления биомассы фитопланктона в течение года в Карском море может быть уменьшение скорости выедания фитопланктона в позднелетний и осенний сезоны.

По классификации Кобленц-Мишке и Ведерникова [9] среднемесячные величины ИПП ($< 100 \text{ мгС/м}^2$ в день) характеризуют все исследованные районы Карского моря как олиготрофные в начале (апрель) и в конце (сентябрь, октябрь) вегетационного сезона. Средние величины по всей акватории в целом подтверждают этот вывод (в апреле величины ИПП близки к 100 мгС/м^2 в день) (табл. 1) В период с мая по август Карское море можно считать мезотрофным водоемом (ИПП $100\text{--}500 \text{ мгС/м}^2$ в день). Следует отметить, что максимальные величины ИПП в июне невелики, от 246 мгС/м^2 в день в Северном районе, до 471 мгС/м^2 в день в эстуарии Оби (табл. 1). Причины невысоких значений ИПП в Карском море

закljučаются в ее лимитировании всеми абиотическими факторами (резкая стратификация водного столба, а также низкие надводная и подводная освещенность, температура и концентрации основных биогенных элементов, прежде всего азота и фосфора) [2, 30]. Поступление биогенных элементов с речным стоком, по-видимому, не может компенсировать недостаточное их поступление из глубины в результате зимней конвекции. Известно, что реки, впадающие в Арктический океан, в целом бедны растворенными минеральными веществами по сравнению с другими реками Земли [58].

В заключение следует отметить, что величины ИПП Карского моря получены при помощи спутниковых данных, доступных только при свободном от облаков небе. Поэтому высокие величины ФАР при хорошей погоде, которые используются в модельных расчетах, экстраполируются на районы и временные промежутки, где и когда эти значения заведомо ниже в условиях сплошной облачности. Таким образом, ИПП, используемая в настоящей работе можно определить как “первичную продукцию чистого неба”, которая завышает на неопределенную величину истинные значения этого показателя в Карском море.

Авторы благодарят GSFC DAAC (Goddard Space Flight Center, Distributed Active Archive Center) NASA за возможность использования спутниковой информации сканера MODIS-Aqua, NODC (National Oceanographic Data Center) NOAA за предоставленные гидрофизические и гидрохимические данные, а также NSIDC (National Snow and Ice Data Center) NOAA за данные по площади ледового покрытия.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 16-05-00050). Экспедиционные работы выполнены при поддержке РФФИ (грант № 14-50-00095, направление “Экосистемы стратегически важных для Российской Федерации морских регионов”). Обработка полевого материала произведена при поддержке РФФИ (грант № 14-17-00681). Обработка спутниковых данных выполнена при поддержке РФФИ (грант № 14-50-00095, направление: “Взаимодействие физических, биологических и геологических процессов в береговой зоне, прибрежных акваториях и внутренних морях”).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бобров Ю.А., Савинов В.М., Макаревич П.Р. Хлорофилл и первичная продукция // Экология и биоресурсы Карского моря. Апатиты: Кольский научный центр АН СССР, 1989. С. 45–50.
2. Ведерников В.И., Демидов А.Б., Судьбин А.И. Первичная продукция и хлорофилл в Карском море в сентябре 1993 г. // Океанология. 1994. Т. 34. № 5. С. 693–703.

3. *Ветров А.А., Романкевич Е.А.* Первичная продукция и потоки органического углерода на дно в арктических морях, ответ на современное потепление // *Океанология*. 2011. Т. 51. № 2. С. 266–277.
4. *Виноградов М.Е., Ведерников В.И., Романкевич Е.А., Ветров А.А.* Компоненты цикла углерода в Арктических морях России. Первичная продукция и поток $C_{орг}$ из фотического слоя // *Океанология*. 2000. Т. 40 № 2. С. 221–233.
5. *Виноградов М.Е., Шушкина Э.А., Лебедева Л.П. и др.* Мезопланктон восточной части Карского моря и эстуариев Оби и Енисея // *Океанология*. 1994. Т. 34. № 5. С. 716–723.
6. *Власова Е.С.* Особенности сезонной изменчивости гидрохимических параметров вод Карского и Баренцева морей. Магистрская дисс. М.: Изд-во МГУ, 2007. 112 с.
7. *Демидов А.Б., Мошаров С.А., Артемьев В.А. и др.* Интегрированные и разрешающие по глубине модели первичной продукции Карского моря // *Океанология*. 2016. Т. 56. № 4. С. 563–576.
8. *Зацепин А.Г., Завьялов П.О., Кременецкий В.В. и др.* Поверхностный опресненный слой в Карском море // *Океанология*. 2010. Т. 50. № 5. С. 698–708.
9. *Кобленц-Мишке О.И., Ведерников В.И.* Первичная продукция // *Биология океана*. М.: Наука, 1977. Т. 2. Биологическая продуктивность океана. С. 183–209.
10. *Кузнецова О.А., Копелевич О.В., Шеберстов С.В. и др.* Оценка концентрации хлорофилла в Карском море по данным спутникового сканера MODIS-AQUA // *Исследование Земли из космоса*. 2013. № 5. С. 21–31.
11. *Мошаров С.А.* Распределение первичной продукции и хлорофилла “a” в Карском море в сентябре 2007 г. // *Океанология*. 2010. Т. 50. № 6. С. 933–941.
12. *Мошаров С.А., Демидов А.Б., Симакова У.В.* Особенности процессов первичного продуцирования в Карском море в конце вегетационного периода // *Океанология*. 2016. Т. 56. № 1. С. 90–100.
13. *Суханова И.Н., Флинт М.В., Мошаров С.А., Сергеева В.М.* Структура фитопланктонных сообществ и первичная продукция в Обском эстуарии и на прилежащем Карском шельфе // *Океанология*. 2010. Т. 50. № 5. С. 785–800.
14. *Флинт М.В., Семенова Т.Н., Арашкевич Е.Г. и др.* Структура зоопланктонных сообществ в области эстуарной фронтальной зоны реки Обь // *Океанология*. 2010. Т. 50. № 5. С. 809–822.
15. *Antoine D., André J.-M., Morel A.* Oceanic primary production 2. Estimation at global scale from satellite (coastal zone color scanner) chlorophyll // *Global Biogeochem. Cycles*. 1996. V.10. № 1. P. 57–69.
16. *Boyer T.P., Antonov J.I., Baranova O.K. et al.* World Ocean Database 2013, NOAA Atlas NESDIS 72. Silver Spring, MD. 2013. 209 p.
17. *Bélanger S., Babin M., Tremblay J.-E.* Increasing cloudiness in Arctic damps the increase in phytoplankton primary production due to sea ice receding // *Biogeosciences*. 2013. V. 10. № 6. P. 4087–4101.
18. *Behrenfeld M.J., Boss E., Siegel D.A., Shea D.M.* Carbon-based ocean productivity and phytoplankton physiology from space // *Global Biogeochem. Cycles*. 2005. V. 19. № 1 doi 10.1029/2004GB002299
19. *Blondeau-Patissier D., Gower J., Dekker A. et al.* A review of ocean color remote sensing methods and statistical techniques for the detection, mapping and analysis of phytoplankton blooms in coastal and open oceans // *Progr. in Oceanogr.* 2014. V. 123. № 2. P. 123–144.
20. *Bopp L., Monfray P., Aumont O. et al.* Potential impact of climate change on marine export production // *Global Biogeochem. Cycles*. 2001. V. 15. № 1. P. 81–99.
21. *Campbell J., Antoine D., Armstrong R. et al.* Comparison of algorithms for estimating ocean primary production from surface chlorophyll, temperature, and irradiance // *Global Biogeochem. Cycles*. 2002. V. 16. doi 10.1029/2001GB001444
22. *Cloern J.E., Jassby A.D.* Complex seasonal patterns of primary producers at the land-sea interface // *Ecology Lett.* 2008. V. 11. P. 1294–1303.
23. *Carmack E.C.* The alpha/beta ocean distinction: A perspective on freshwater fluxes, convection, nutrients and productivity in high-latitude seas // *Deep-Sea Res. II*. 2007. V. 54. № 23–26. P. 2578–2598.
24. *Carmack E.C., Macdonald R.W., Jasper S.* Phytoplankton productivity on the Canadian Shelf of the Beaufort Sea // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2004. V. 277. P. 37–50.
25. *Cauwet G., Sidorov I.* The biogeochemistry of the Lena River // *Mar. Chem.* 1996. V. 53. № 3–4. P. 211–227.
26. *Cooper L.W., Benner R., McClelland J.W. et al.* Linkages among runoff, dissolved organic carbon and the stable oxygen isotope composition of seawater and other water mass indicators in the Arctic Ocean // *J. Geophys. Res.* 2005. V. 110. G02013. doi 10.1029/2005JG000031
27. *Comiso J.C., Nishio F.* Trends in the Sea Ice Cover Using Enhanced and Compatible AMSR-E, SSM/I, and SMMR Data // *J. Geophys. Res.* 2008. V. 113. C02S07. doi 10.1029/2007JC0043257
28. *Cushing D.H.* The seasonal variation in oceanic production as a problem in population dynamics // *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* 1959. V. 24. P. 455–464.
29. *Dandonneau Y., Deschamps P.-Y., Nicolas J.-M. et al.* Seasonal and interannual variability of ocean color and composition of phytoplankton communities in the North Atlantic, equatorial Pacific and South Pacific // *Deep-Sea Res. II*. 2004. V. 51. № 1–3. P. 303–318.
30. *Demidov A.B., Mosharov S.A., Makkaveev P.N.* Patterns of the Kara Sea primary production in autumn: Biotic and abiotic forcing of subsurface layer // *J. Mar. Sys.* 2014. V. 132. P. 130–149.
31. *EGGE J.K., AKSNES D.L.* Silicate as regulating nutrient in phytoplankton competition // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1992. V. 83. P. 281–289.
32. *Eppley R.W., Peterson B.J.* Particulate organic matter flux and plankton new production in the deep ocean // *Nature*. 1979. V. 282. P. 677–680.
33. *Edwards M., Richardson A.J.* Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch // *Nature*. 2004. V. 430. P. 881–884.
34. *Falkowski P.* Light-shade adaptation and assimilation numbers // *J. Plankton Res.* 1981. V. 3. P. 203–216.

35. *Frouin R., McPherson J., Ueyoshi K., Franz B.A.* A time series of photosynthetically available radiation at the ocean surface from SeaWiFS and MODIS data // Proc. SPIE 12. <http://dx.doi.org/>. doi 10.1117/1112.981264.
36. *Fisher T.R., Peele E.R., Ammerman J.W., Harding L.W.J.* Nutrient limitation of phytoplankton in Chesapeake Bay // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1992. V. 82. P. 51–63.
37. *Gordeev V.V., Martin J.M., Sidorov I.S., Sidorova M.V.* A reassessment of the Eurasian river input of water, sediment, major elements and nutrients to the Arctic Ocean // Amer. J. Sci. 1996. V. 296. P. 664–691.
38. *Hanzlick D., Aagaard K.* Freshwater and Atlantic water in the Kara Sea // J. Geophys. Res. 1980. V. 85. № C9. P. 4937–4942.
39. *Harrison W.G., Cota G.F.* Primary production in the polar waters: relation to nutrient availability // Pol. Res. 1991. V. 10. № 1. P. 87–104.
40. *Hansell D.A., Kadko D., Bates N.R.* Degradation of terrigenous dissolved organic carbon in the Western Arctic Ocean // Science. 2004. V. 304. P. 858–861.
41. *Huber V., Adrian R., Gerten D.* Phytoplankton response to climate warming modified by trophic state // Limnol. Oceanogr. 2008. V. 53. № 1. P. 1–13.
42. *Holmes R.M., McClelland J.W., Peterson B.J. et al.* Seasonal and annual fluxes of nutrients and organic matter from large rivers to the Arctic Ocean and surrounding seas // Estuaries and Coasts. 2012. V. 35. P. 369–382.
43. *Holmes R.M., McClelland J.W., Raymond P.A. et al.* Lability of DOC transported by Alaskan rivers to the Arctic Ocean // Geophys. Res. Lett. 2008. V. 35. L03402. doi 10.1029/2007GL032837
44. *Henson S., Cole H., Beaulieu C., Yool A.* The impact of global warming on seasonality of ocean primary production // Biogeosciences. 2013. V. 10. № 6. P. 4357–4369.
45. *Hirche H.J., Kosobokova K.N., Gaye-Haake B. et al.* Structure and function of contemporary food webs on Arctic shelves: A panarctic comparison The pelagic system of the Kara Sea – Communities and components of carbon flow // Progr. Oceanogr. 2006. V. 71. № 2–4. P. 288–313.
46. *Hill V.J., Matrai P.A., Olson E. et al.* Synthesis of integrated primary production in the Arctic Ocean: II. *In situ* and remotely sensed estimates // Progr. in Oceanogr. 2013. V. 110. P. 107–125.
47. IOCCG, 2000. Remote sensing of ocean colour in coastal and other optically-complex waters. Sathyendranath, S. (Ed.). Reports of the International Ocean-Colour Coordinating Group. 3, IOCCG, Dartmouth, Canada. 140 p.
48. IOCCG, 2015. Ocean Colour Remote Sensing in Polar Seas. Babin M. et al. (Eds.) Reports of the International Ocean-Colour Coordinating Group. 16, IOCCG, Dartmouth, Canada. 130 p.
49. *Juul-Pedersen T., Arendt K.E., Mortensen J. et al.* Seasonal and interannual phytoplankton production in a sub-Arctic tidewater outlet glacier fjord, SW Greenland // Mar. Ecol. Progr. Ser. 2015. V. 524. P. 27–38.
50. *Kuzyk Z.A., Macdonald R.W., Granskog M.A. et al.* Sea ice, hydrological and biological processes in the Churchill River estuary region, Hudson Bay // Estuar. Coast. Shelf Sci. 2008. V. 77. № 3. P. 369–384.
51. *Le Fouest V., Babin M., Trembley J.-É.* The fate of riverine nutrients on Arctic shelves // Biogeosciences. 2013. V. 10. № 6. P. 3661–3677.
52. *Lee Y.J., Matrai P.A., Friedrichs M.A.M. et al.* An assessment of phytoplankton primary productivity in the Arctic Ocean from satellite ocean color/in situ chlorophyll-*a* based models // J. Geophys. Res. 2015. V. 120. doi 10.1002/2015/JC11018
53. *Longhurst A.* Seasonal cycles of pelagic production and consumption // Progr. in Oceanogr. 1995. V. 36. № 2. P. 77–167.
54. *Longhurst A., Sathyendranath S., Platt T., Caverhill C.* An estimate of global primary production in the ocean from satellite radiometer data // J. Plankton Res. 1995. V. 17. № 6. P. 1245–1271.
55. *Lutz M.J., Caldeira K., Dunbar R.B., Behrenfeld M.* Seasonal rhythms of net primary production and particulate organic carbon flux to depth describe the efficiency of biological pump in the global ocean // J. Geophys. Res. 2007. V. 112. C10011. doi 10.1029/2006JC003706
56. *Macdonald R.W.* Arctic estuaries and ice: A positive-negative estuarine couple // The freshwater budget of the Arctic Ocean / Eds. Lewis E.L. et al. Dordrecht: Kluwer, 2000. P. 383–407.
57. *Makarevich P.R., Druzhevskiy N.V., Larionov V.V., Druzhekova E.I.* The freshwater phytoplankton biomass and its role in the formation of a highly productive zone on the Ob-Yenisei shallows (southern Kara Sea) // Siberian river run-off in the Kara Sea / Eds.: Stein R. Amsterdam: Elsevier, 2003. P. 185–193.
58. *McClelland J.W., Holmes R.M., Dunton K.H., Macdonald R.W.* The Arctic Ocean estuary // Estuar. Coasts. 2012. V. 35. P. 353–368.
59. *Nöthig E.-M., Okolodkov Y., Larionov V.V., Makarevich P.R.* Phytoplankton distribution in the inner Kara Sea: A comparison of three summer investigations // Siberian river run-off in the Kara Sea / Eds. Stein R. et al. Amsterdam: Elsevier, 2003. P. 163–183.
60. *Nummelin A., Ilicak M., Li C., Smedsrud L.H.* Consequences of future increased Arctic runoff on Arctic Ocean stratification, circulation, and sea ice cover // J. Geophys. Res. Oceans. 2016. V. 121. P. 617–637.
61. *Opsahl S., Benner R., Amon R.W.* Major flux of terrigenous dissolved organic matter through the Arctic Ocean // Limnol. Oceanogr. 1999. V. 44. № 8. P. 2017–2023.
62. *Osburn C.L., Retamal L., Vincent W.F.* Photoreactivity of chromophoric dissolved organic matter transported by the Mackenzie River to the Beaufort Sea // Mar. Chem. 2009. V. 115. № 1–2. P. 10–20.
63. *Peterson B.J., Holmes R.M., McClelland J.W. et al.* Increasing river discharge to the Arctic Ocean // Science. 2002. V. 298. P. 2171–2173.
64. *Pivovarov S., Schlitzer R., Novikhin A.* River run-off influence on the water mass formation in the Kara Sea // Siberian river run-off in the Kara Sea / Eds. Stein R. et al. Amsterdam: Elsevier, 2003. P. 9–25.
65. *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.

66. Reynolds R.W., Smith T.M., Liu C. et al. Daily High-Resolution-Blended Analyses for Sea Surface Temperature // *J. Clim.* 2007. V. 20. № 22. P.5473–5496.
67. Rysgaard S., Nielsen T.G., Hansen B.W. Seasonal variation in nutrients, pelagic primary production and grazing in a high-Arctic coastal marine ecosystem, Young Sound, Northeast Greenland // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1999. V. 179. P. 13–25.
68. Stein R. Circum Arctic river discharge and its geological record // *Int. J. Earth Science.* 2000. V. 89. P. 447–449.
69. Sullivan C.W., Arrigo K.R., McClain C.R. et al. Distribution of phytoplankton blooms in the Southern Ocean // *Science.* 1993. V. 262. P. 1832–1837.
70. Sheberstov S.V., Lukyanova E.A. A system for acquisition, processing, and storage of satellite and field bio-optical data // *Proceedings of IV international conference “Current problems in optics of natural waters”*, Nizhny Novgorod. 2007. P. 179 – 183.
71. Sørensen H.L., Meire L., Juul-Pedersen T. et al. Seasonal carbon cycling in a Greenland fjord: an integrated pelagic and benthic study // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2015. V. 539. P. 1–17.
72. Sakshaug E. Primary and secondary production in the Arctic Seas // *The organic carbon cycle in the Arctic ocean* / Eds. Stein R., Macdonald R.W. Berlin: Springer-Verlag, 2004. P. 57–81.
73. Sakshaug E., Slagstad D. Light and productivity of phytoplankton in polar marine ecosystems – a physiological view // *Polar Res.* 1991. V. 10. P. 69–85.
74. Simstich J., Stanovoy V., Novikhin A. et al. Stable isotope ratios in bivalve shells: Suitable recorders for salinity and nutrient variability in the Kara Sea // *Siberian river run-off in the Kara Sea* / Eds. Stein R. et al. Amsterdam: Elsevier, 2003. P. 111–123.
75. Sverdrup H.U. On conditions for the vernal blooming of phytoplankton // *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* 1953. V. 18. P. 287–295.
76. Thackeray S.J., Jones I.D., Maberly S.C. 2008 Long-term change in the phenology of spring phytoplankton: species-specific responses to nutrient enrichment and climatic change // *J. Ecol.* 2008. V. 96. № 3. P. 523–535.
77. Tremblay J.-É., Michel C., Hobson K.A. et al. Bloom dynamics in early-opening water of the Arctic Ocean // *Limnol. Oceanogr.* 2006. V. 51. P. 900–912.
78. Westberry T., Behrenfeld M.J., Siegel D. A., Boss E. Carbon-based primary productivity modeling with vertically resolved photoacclimation // *Global Biogeochem. Cycles.* 2008. V. 22. GB2024, doi 10.1029/2007GB003078
79. Winder M., Cloern J.E. The annual cycles of phytoplankton biomass // *Philos. T. Roy. Soc. B.* 2010. V. 365. P. 3215–3226.
80. Yoder J.A., Kennelly M.A. What have we learned about ocean variability from ocean color imagers? // *Oceanography.* 2006. V. 19. № 1. P. 152–171.
81. Zenkevitch L.A. *Biology of the seas of the USSR.* London: George Allen and Unwin Ltd., 1963. 953 p.

Seasonal Variation of Kara Sea Phytoplankton Primary Production with Satellite Observations

A. B. Demidov, S. V. Sheberstov, V. I. Gagarin, P. V. Khlebopashev

Seasonal variations of MODIS-Aqua derived water column primary production (IPP) and surface chlorophyll (Chl_0) that were averaged in 2003–2015 were studied for different Kara Sea regions. The Chl_0 varied by a factor of 1.5 in Southwestern and by a factor of 2 in the Northern regions during growing season (April–October). The Chl_0 slightly increased in the all regions at the end of the growing season. The IPP maximum matched with peak of photosynthetically available radiation (PAR) and maximum of river discharge in June. The IPP varied in wider range than Chl_0 . The ratio of the maximum and minimum monthly averaged IPP changed from 8.9 in Southwestern to 11.7 in Northern regions. The Chl_0 varied by a factor of 1.7, from 0.78 in April to 1.29 mg/m³ in October for the whole Kara Sea. The IPP changed by a factor of 10.7, from 26 in October to 279 mgC/m² per day in June. Influences of the water column stratification, nutrients, PAR and river runoff on seasonal dynamics of the Kara Sea IPP were discussed.