

Среда обитания водных  
биологических ресурсов

УДК: 581.526.325 (265.518)

Роль физических процессов в формировании весеннего  
«цветения» фитопланктона в Беринговом мореК.К. Кивва<sup>1</sup>, Ю.В. Селиванова<sup>1, 2</sup>, М.Н. Писарева<sup>2</sup>, А.А. Сумкина<sup>1, 3</sup><sup>1</sup> Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ФГБНУ «ВНИРО»), г. Москва<sup>2</sup> Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН (ФГБУН «ИО РАН»), г. Москва<sup>3</sup> Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова (ФГБОУ ВО «МГУ им. М.В. Ломоносова»), г. Москва

E-mail: kirill.kivva@gmail.com

В арктической и субарктической зоне Мирового океана основная часть годовой первичной продукции формируется во время весеннего «цветения» фитопланктона. Сроки «цветения» зависят от совпадения ряда физических факторов. Для восточного шельфа Берингова моря существует гипотеза колебаний ограничивающего фактора (Oscillating control hypothesis) [Hunt et al., 2002], которая описывает особенности развития экосистемы в течение года в зависимости от условий протекания весеннего «цветения». Положения данной гипотезы, касающиеся связи сроков «цветения» с физическими факторами, рассмотрены на примере четырёх районов, характеризующих западную, северную и восточную части шельфа. Анализ основан на данных спутниковых наблюдений за цветом океана и микроволнового зондирования, а также данных метеорологического реанализа. Результаты позволили уточнить положения рассматриваемой гипотезы. Даже при очень раннем очищении акватории ото льда (февраль-март) или отсутствии льда зимой на восточном шельфе «цветение» фитопланктона может проявиться в поверхностном слое в марте или в апреле. Однако для западного шельфа такие ситуации не характерны: при раннем сходе льда в 1998–2018 гг. там наблюдалось относительно позднее «цветение». Разнесение событий схода льда и «цветения» во времени может происходить вдоль области наиболее южного положения кромки льда, а в северной части шельфа «цветение» почти строго привязано к очищению акватории ото льда. В случае раннего схода льда срок «цветения» определяется не только ветровыми условиями, но и интенсивностью нагрева водной поверхности. Полученные результаты предлагается использовать при анализе многолетней динамики состояния экосистемы западного шельфа Берингова моря.

**Ключевые слова:** сезонность, межгодовая динамика, весеннее «цветение», морской лёд, ветровое перемешивание, опреснение, верхний квазиоднородный слой.

DOI: 10.36038/2307-3497-2020-181-206-222

## ВВЕДЕНИЕ

### *Актуальность темы*

Ледовые условия и характер их развития во времени во многом определяют биологический облик акватории и его изменение [Legendre et al., 1992]. Их учёт при среднесрочном и долгосрочном прогнозировании состояния запасов промысловых гидробионтов позволит усовершенствовать существующие подходы. Это важно, поскольку многие из них опираются на анализ крупномасштабных особенностей и основных мод изменчивости атмосферы и океана [Котенёв и др., 2013, 2014, 2017, 2019; Кровнин и др., 2016, 2018], но только в общих чертах объясняют механизмы влияния климатических изменений на биоту [Шунтов, 2017]. В частности, важную роль в сезонной динамике экосистем играет весеннее «цветение» фитопланктона, сроки и особенности которого зависят от физических факторов. Феномен сдвигов дат ежегодного «цветения» на сегодняшний день описан лишь в нескольких исследованиях [Friedland et al., 2018]. Тем не менее, есть основания полагать, что такие сдвиги определяют изменения во многих экосистемах, наблюдаемые, по крайней мере, в последние несколько десятилетий.

В частности, для юго-восточного шельфа моря разработана гипотеза колебаний ограничивающего фактора (Oscillating control hypothesis, далее — КОФ) [Hunt et al., 2002, 2011], связывающая состояние рыб и животных высших трофических уровней с особенностями весеннего «цветения» фитопланктона и условиями его протекания, определяемыми физическими процессами. Согласно основополагающему утверждению этой гипотезы, срок начала интенсивного продуцирования органического вещества (ОВ) фитопланктоном определяется формированием устойчивой стратификации водной толщи либо за счёт опреснения поверхностного слоя при таянии льда, либо за счёт его нагревания солнечным светом. При этом особую роль играет интенсивность ветрового перемешивания. На участках акватории, где лёд в зимнее время не наблюдается или очищение ото льда происходит до середины

марта, количество света, получаемое клеткой фитопланктона в верхнем перемешанном слое (верхнем квазиоднородном слое, ВКС) остаётся недостаточным для превышения продуцирования над дыханием до ослабления ветрового перемешивания в мае или июне. То есть, до того момента, когда устойчивая стратификация, устанавливающаяся за счёт прогрева, ограничивает мощность перемешанного слоя.

Эта гипотеза получила широкую известность. Её положения использованы для прогноза состояния минтая восточной части Берингова моря [Hunt et al., 2011; Sigler et al., 2016]. Она служит одним из немногих примеров детального объяснения механизмов и процессов, от которых зависит изменчивость морских экосистем. Гипотеза основана на обобщении широкого спектра океанологических и гидробиологических данных, но опирается на относительно грубые упрощения. Это связано, вероятно, с ограниченностью длины рядов наблюдений, доступных к моменту опубликования основных положений гипотезы.

Цель нашей работы — проверка положений гипотезы о связи сроков весеннего «цветения» с физическими процессами (таянием льда и ослаблением ветрового перемешивания) для участков юго-восточного и западного шельфов Берингова моря с использованием более длинных рядов спутниковых данных.

### *Роль весеннего «цветения» в морских экосистемах*

Особенности развития пелагических экосистем полярной и субполярной зон Мирового океана и успешность отдельных видов, составляющих их биотопы, в течение тёплого сезона года во многом определяются сроком начала и характером весеннего «цветения» фитопланктона [Hunt et al., 2002, 2011; Renner et al., 2016]. Во время «цветения» фитопланктоном создаётся большая часть годового нового ОВ, которое служит основной всей пищевой цепи в большинстве морских экосистем. В зависимости от количества, состава и состояния консументов первого трофического уровня и их хищни-

ков в пелагиали это новое ОВ может быть включено в круговорот вещества в водной толще или после перехода в детритную форму погрузиться в придонный слой и послужить пищей для донных организмов. Доля нового ОВ, поступающая в придонный слой в каждый конкретный год, определяется, в частности, совпадением или несовпадением в пространстве и времени «цветения» с присутствием пелагических потребителей фитопланктона [Coyle et al., 2011]. Элементный и биохимический состав, размер частиц оседающего на дно ОВ напрямую зависят от состава сообщества фитопланктона и зоопланктона. Эти качественные показатели ОВ играют заметную роль в том, какие организмы и как будут участвовать в его потреблении [Grebmeier et al., 1988]. На состав сообщества фитопланктона, в свою очередь, влияют условия, в которых формируется «цветение» (освещённость, температура воды, концентрации биогенных элементов и т. п.). Таким образом, в зависимости от особенностей «цветения» преимущество могут получить те или иные представители пелагического или донного сообществ.

#### *Определение весеннего «цветения»*

В большинстве современных исследований «цветением» фитопланктона называется ежегодно повторяющаяся ситуация повышенной общей биомассы фитопланктона. Наиболее широко применяемая до сих пор теория формирования и развития «цветения» основана на гипотезе глубины критической освещённости Харольда Свердруп [Sverdrup, 1953]. Позже была разработана гипотеза критической турбулентности [Huisman et al., 1999, 2002]. Недавние исследования показали, что не все теоретические положения, основанные на любой из этих гипотез или их комбинации, строго говоря, справедливы: например, наиболее высокая биомасса фитопланктона в северной части Атлантического океана может наблюдаться в зимнее время [Behrenfeld, Boss, 2014]. Однако в морях полярной и субполярной зон Мирового океана, к которой относится Берингово море [Лебедев, 1984], в большинстве случаев высокие значения кон-

центрации фитопланктона наблюдаются только в течение тёплого сезона, начинающегося не раньше начала астрономической весны. Зимой продуцирование ОВ там ограничено количеством света, поступающего на поверхность водной толщи, поскольку в высоких широтах зимой поток солнечной радиации мал, а на поверхности моря к тому же формируется ледовый покров. При переходе от зимних условий к летним там почти всегда наблюдается экспоненциальный рост биомассы фитопланктона. Чаще всего он обеспечивается вегетацией диатомовых водорослей [Sukhanova et al., 2009]. Высокий вклад весенне-летнего «цветения» диатомей в суммарную годовую первичную продукцию и в поток ОВ в придонный слой — отличительная черта высокопродуктивных экосистем высоких широт, таких как восточный шельф Берингова моря и Чукотское море [Baumann et al., 2014; Lalande et al., 2020]. Таким образом, «цветение» фитопланктона в акваториях полярной и субполярной зон Мирового океана всегда происходит в весенне-летнее время и, на наш взгляд, вполне соответствует гипотезе критической турбулентности, во многом опирающейся на гипотезу глубины критической освещённости Харольда Свердруп. Как и некоторые другие исследователи, мы будем называть такое «цветение» классическим [Дружкова, 2018].

В высоких широтах заметная часть нового ОВ может формироваться за счёт вегетации подлёдных водорослей и прикромочно-го «цветения» фитопланктона [Дружкова, 2018]. Подлёдное «цветение» в некоторых районах Северного ледовитого океана формирует большую часть годовой первичной продукции (ПП) и определяет количество ОВ, поступающего в придонный слой [Boetius et al., 2013]. Вклад подлёдного цветения в годовую ПП может быть выяснен только в ходе прямых натурных наблюдений, поэтому в данной работе этот аспект мы затрагивать не будем. По существующим оценкам доля «нового» ОВ, формируемого за счёт подлёдных водорослей в Беринговом море, составляет порядка 10% [Szymanski, Gradinger, 2016].

В данной работе рассматриваются, главным образом, прикромочное «цветение» и классическое «цветение» фитопланктона на свободной ото льда акватории. Они могут быть разнесены во времени или объединяться в непрерывный период высоких темпов продуцирования ОВ [Niebauer et al., 1995; Stabeno et al., 2001; Sigler et al., 2014].

С точки зрения гидробиологии момент начала «цветения» может быть определён по изменению состава сообщества фитопланктона и его суммарной биомассы. Однако, в связи с трудоёмкостью получения таких сведений они имеются лишь для небольшого числа акваторий Мирового океана и только для некоторых лет. В большинстве случаев при обобщении многолетних данных исследователи располагают только информацией о концентрации хлорофилла *a* и используют предположение о том, что ход концентрации хлорофилла *a* в целом отражает ход биомассы фитопланктона. В качестве общего для Мирового океана порогового значения концентрации, отвечающего границам «цветения», используют  $0,5 \text{ мг/м}^3$  [Behrenfeld and Boss, 2014]. Известно, что ход концентрации хлорофилла *a* может быть очень разным в разных районах и в разные годы (один ярко выраженный пик, несколько пиков и т. п.). Поэтому многие исследователи используют локальное пороговое значение для каждого отдельно взятого района или узла сетки спутниковых данных [Friedland et al., 2018]. Поскольку в шельфовых районах Берингова моря даже в зимнее время концентрация хлорофилла *a* может превышать  $1 \text{ мг/м}^3$  [Iida et al., 2007], в данной работе мы используем условное значение  $2 \text{ мг/м}^3$  в качестве порогового. То есть, только значения, превышающие  $2 \text{ мг/м}^3$ , относим к «цветению» фитопланктона. При этом отдельное внимание уделено относительно высоким значениям в интервале  $1\text{--}2 \text{ мг/м}^3$ .

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для расчёта дат полного очищения ото льда (ДПО) использована сплочённость (концентрация) льда из массива Climate Data Record (CDR) NOAA/NSIDC [Meier et al., 2017]. В массиве обобщены спутниковые

данные по концентрации льда, полученные с использованием микроволновых сенсоров SMMR, SSM/I и SSMIS за 1979–2018 гг. Значения присвоены узлам сетки с пространственным разрешением  $25 \times 25 \text{ км}$ , сформированной в полярной стереографической системе координат. Дискретность данных составляет 2 дня до 9 июля 1987 г. и 1 день после этой даты. Для получения массива с однородным временным разрешением в 1 день данные линейно интерполированы. Значения концентрации льда сглажены 7-дневным скользящим осреднением как в работе [Peng et al., 2018]. ДПО в каждом узле сетки определена как первый день наиболее длительного периода в году с концентрацией льда ниже  $0,15$ . Предварительные результаты анализа ДПО для Берингова и Чукотского морей приведены в работе [Кивва и др., 2020].

В основу оценки сроков начала «цветения» фитопланктона положены спутниковые данные по концентрации хлорофилла *a*. Использованы данные спектрорадиометров SeaWiFS за 1998–2002 гг. (пространственное разрешение  $8 \times 8 \text{ км}$ , дискретность 8 дней) и MODIS за 2003–2018 гг. (пространственное разрешение  $4 \times 4 \text{ км}$ , дискретность 8 дней). Данные загружены через онлайн-сервис NASA [Giovanni online ..., 2020].

Поскольку большая часть исследуемой акватории в весеннее время часто закрыта облаками, обработка исходных спутниковых данных по хлорофиллу *a* затруднительна из-за многочисленных пробелов в данных. Поэтому значения концентрации хлорофилла *a* осредняли по четырём широтно-долготным районам: два на восточном шельфе моря, один в северной части к юго-востоку от Анадырского залива, и один у северо-западного шельфа моря между мысами Наварин и Олюторский (рис. 1). Районы соответствуют областям с синхронной межгодовой изменчивостью ДПО [Кивва и др., 2020]. Для каждого года для каждого из рассматриваемых районов рассчитано среднее и разброс ДПО.

Для оценки влияния ветровых условий и дат смены знака теплового баланса поверхности моря на формирование «цвете-

ния» фитопланктона использованы данные реанализа ERA5 [ERA5, 2020; Hersbach et al., 2020]. Этот реанализ имеет пространственное разрешение  $0,25^\circ \times 0,25^\circ$  и временной шаг 1 час. Расчёты проводили со средними суточными значениями параметров. Данные по скорости ветра осредняли по тем же районам, которые использовали для анализа данных по хлорофиллу *a*.

Тепловой баланс поверхности рассчитали как сумму явного и скрытого турбулентного теплообмена, коротковолновой и длинноволновой радиации. Для исключения короткопериодной синоптической изменчивости использовали скользящее осреднение с шириной окна 20 дней.

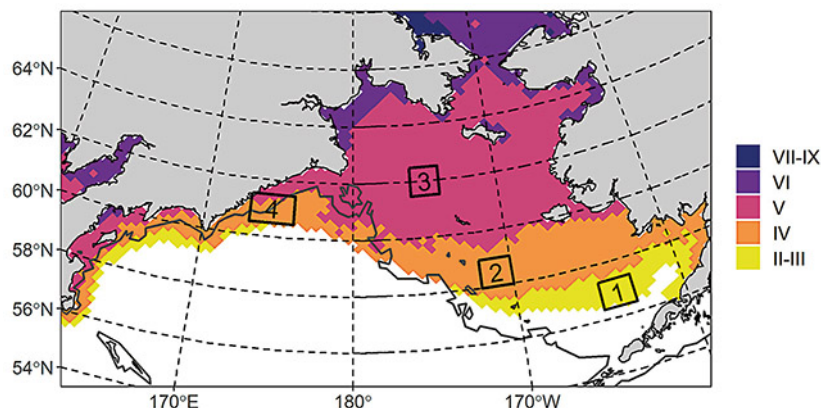
## РЕЗУЛЬТАТЫ

В окрестности заякоренной автономной буйковой станции (АБС) «М-2», на данных которой во многом основана гипотеза КОФ (район 1 на рис. 1), в 1998, 2000, 2002 годах освобождение ото льда произошло в основном до начала марта. В 2006 году большая часть района освободилась ото льда в феврале, а в марте лёд наблюдался только в северной части района. В 2001, 2003, 2005, 2014–2016 и 2018 гг. лёд в пределах района в весеннее время не наблюдался (рис. 2). То есть, согласно рассматриваемой гипотезе, в эти годы «цветение» фитопланктона там должно было начаться в мае или июне. Действительно, в 1998, 2000, 2006, 2015, 2016 и 2018 гг. вы-

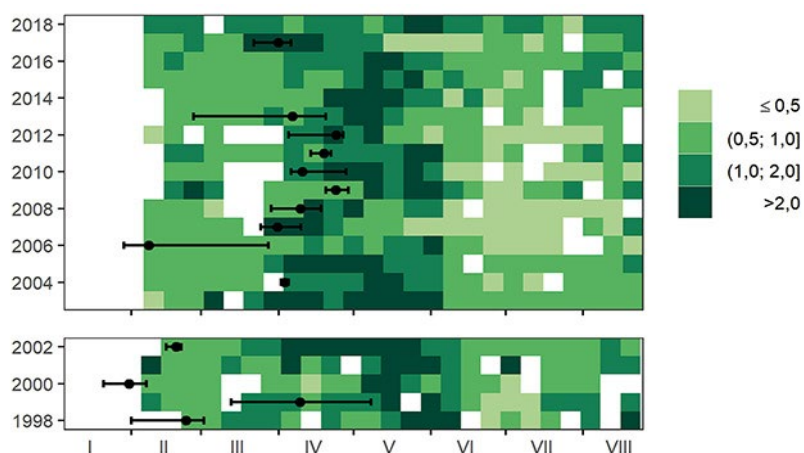
сокие значения концентрации хлорофилла *a* в поверхностном слое ( $>2 \text{ мг/м}^3$ ) наблюдались только в мае или в мае и июне. Однако, в 2001, 2002, 2003, 2005 и 2014 гг. при тех же ледовых условиях (ранний сход льда или его отсутствие) такие же высокие значения концентрации хлорофилла *a* наблюдались уже в апреле, а в 2003 г. даже в марте (рис. 2). При этом в 1998, 2001, 2002, 2005 и 2018 гг. концентрация хлорофилла *a* в марте превышала  $1 \text{ мг/м}^3$ .

В центральной части восточного шельфа также наблюдались несколько лет с ранним сходом льда и относительно поздним ростом концентрации хлорофилла *a* в поверхностном слое: 1998, 2000, 2014, 2018 гг. (рис. 3). В отличие от более южного района, в центральной части шельфа только 2001 и 2002 гг. выбиваются из рассматриваемой гипотезы: несмотря на раннее освобождение района ото льда «цветение» началось, по всей видимости, в конце марта или в начале апреля.

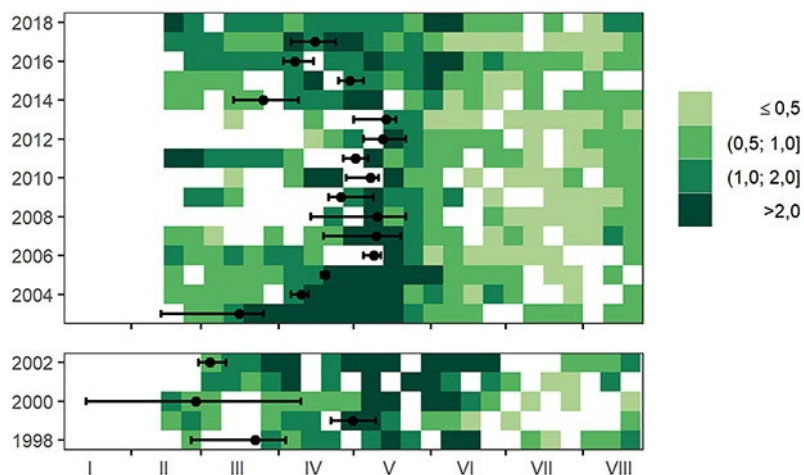
В северной части восточного шельфа ситуация несколько проще. За очень редким исключением «цветение» следует за очищением акватории ото льда (рис. 4). Только в 2018 г. наблюдалась другая ситуация. Очевидно, она была связана с рекордно низкой ледовитостью Берингова моря и ранним очищением большей части акватории моря ото льда [Басюк, Зуенко, 2019; Baker et al., 2020]. Интересно отметить, что, в отличие от остальных рассмотренных нами райо-



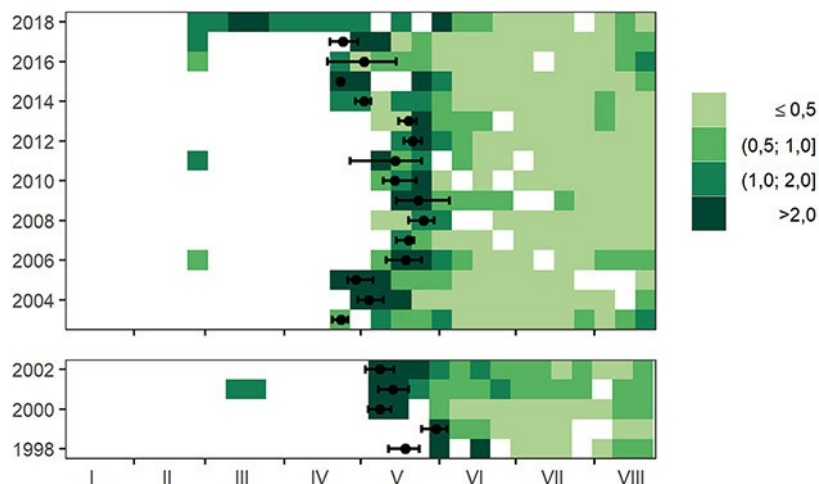
**Рис. 1.** Район исследований. Чёрными жирными линиями отмечены районы осреднения данных по концентрации хлорофилла *a* и скорости ветра. Цветной заливкой показан месяц средней за 1980–2009 гг. даты полного очищения акватории ото льда. Месяцы обозначены римскими цифрами. Серая линия — изобата 200 м



**Рис. 2.** Динамика концентрации хлорофилла  $a$  ( $\text{мг}/\text{м}^3$ , заливка) и даты полного очищения акватории ото льда (среднее по району, минимум и максимум) в 1998–2018 гг. в районе 1 (юго-восточный шельф моря, район АБС «М-2»). Римские цифры обозначают месяцы. Нижняя панель — данные SeaWiFS, верхняя панель — данные MODIS. Белый цвет — отсутствие данных по хлорофиллу  $a$



**Рис. 3.** Динамика концентрации хлорофилла- $a$  ( $\text{мг}/\text{м}^3$ ) и ДПО в 1998–2018 гг. в районе 2 (юго-восточный шельф моря, центральная часть). Обозначения как на рис. 2



**Рис. 4.** Динамика концентрации хлорофилла  $a$  ( $\text{мг}/\text{м}^3$ ) и ДПО в 1998–2018 гг. в районе 3 (северная часть восточного шельфа). Обозначения как на рис. 2

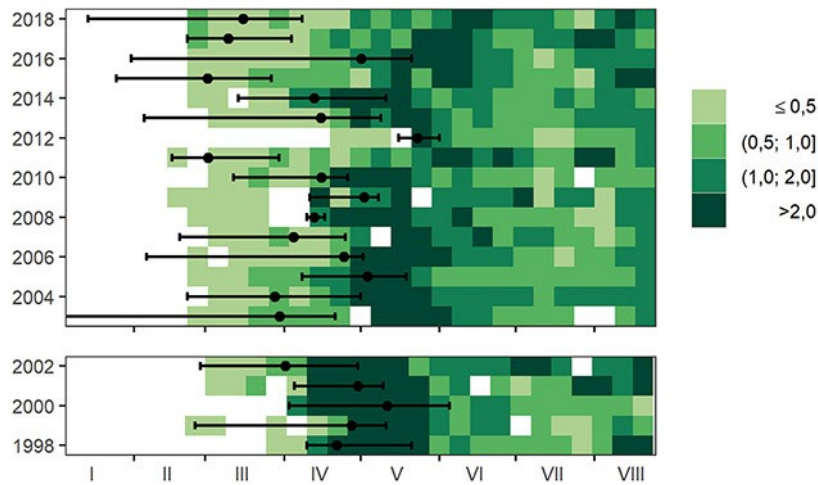


Рис. 5. Динамика концентрации хлорофилла *a* (мг/м³) и ДПО в районе 4 (северо-западный шельф моря). Обозначения как на рис. 2

нов, в северном районе обычно наблюдался дружный сход льда в течение интервала около 10–12 дней.

Вдоль западного шельфа разброс дат очищения ото льда наибольший среди рассматриваемых районов. Лёд там каждый год наблюдается вдоль берега, и наиболее удалённые от берега участки могут освободиться ото льда ещё зимой. В узкой прибрежной полосе лёд наблюдается до марта-апреля, а в отдельные годы до июня. В этом районе в 2011, 2015, 2017 и 2018 гг. лёд стоял относительно рано (на большей части района с начала марта по начало апреля), а концентрация хлорофилла *a* не превышала 2 мг/м³ вплоть до мая или даже июня (рис. 5). При этом в отличие от рассмотренных районов юго-восточного шельфа ситуаций с ранним сходом льда и ранним «цветением» в пределах проанализированного интервала лет не наблюдалось.

## ОБСУЖДЕНИЕ

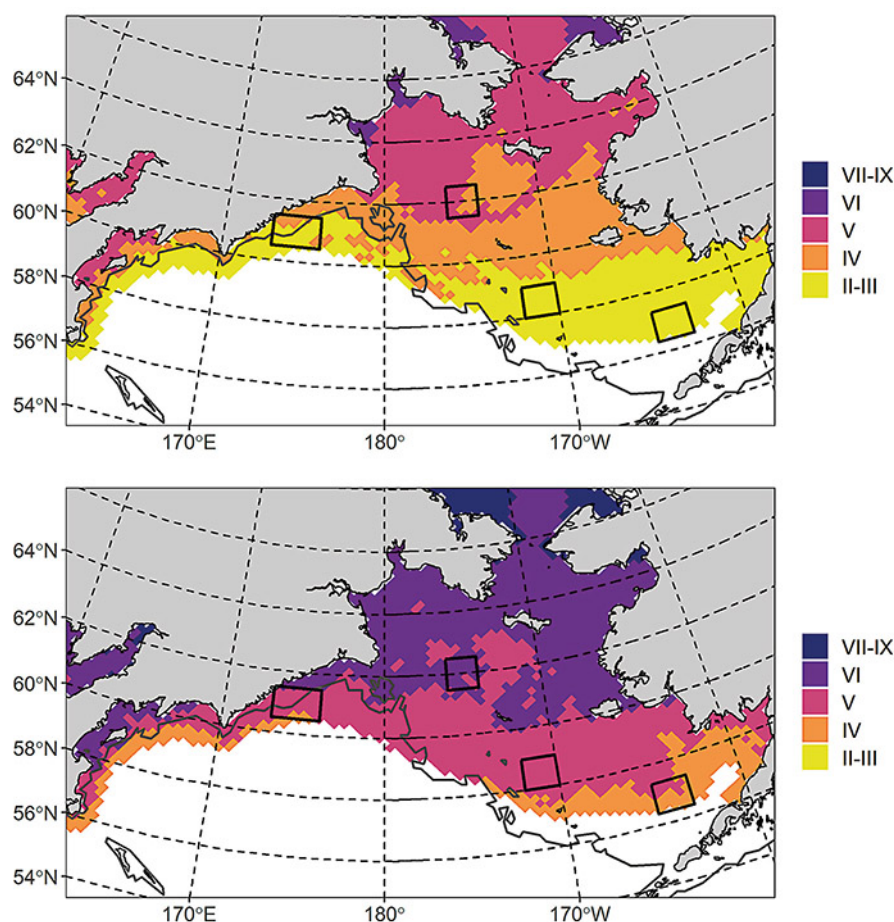
### Общие закономерности

Полученные результаты позволяют предположить, что разобщение сроков очищения акватории ото льда и начала весеннего «цветения» фитопланктона наиболее часто происходит в районах южного положения кромки льда. То есть, в тех районах, где ледовый период наименьший, и лёд тает наиболее рано. В пределах восточного шельфа в районах, расположенных севернее 60° с. ш.,

на современном этапе освобождение акватории ото льда происходит в среднем в мае и обычно не раньше начала апреля (рис. 6), а в Анадырском заливе обычно не раньше мая. К маю поток фотосинтетически активной радиации на поверхности моря уже достаточен для превышения фотосинтеза над дыханием даже в случае относительно глубокого ветрового перемешивания [Hunt et al., 2002]. Отметим, что средние многолетние значения мощности ВКС в апреле-мае на свободной ото льда акватории восточного шельфа составляют 20–60 м [Лучин, 2019]. Как показано ещё в классической статье Х. Свердрупа для акватории, расположенной примерно на 66° с. ш. [Sverdrup, 1953], такая мощность ВКС вполне может привести к «цветению» фитопланктона уже в апреле-мае. То есть, в условиях, наблюдаемых в этой части моря на современном этапе, значительное разобщение во времени схода льда и «цветения» фитопланктона там произойти не может. Хотя в случае повторения событий, определивших рекордно низкую ледовитость и особенные ледовые условия в Беринговом море в 2018 г., эффект разнесения во времени этих двух событий может проявиться и в северной части моря [Baker et al., 2020].

### Уточнение гипотезы колебаний ограничивающего фактора

Наши результаты показали, что основные положения рассмотренной гипотезы КОФ,



**Рис. 6.** Месяцы, соответствующие десятому (вверху) и девяностому (внизу) перцентилям ДПО за 1980–2009 гг. Сплошными чёрными линиями отмечены районы осреднения данных по концентрации хлорофилла *a*

касающиеся зависимости сроков «цветения» фитопланктона от ледовых процессов на восточном шельфе Берингова моря, требуют уточнения. В частности, в южной части восточного шельфа концентрация хлорофилла *a* может достичь высоких значений (1–2 мг/м<sup>3</sup>), свидетельствующих о протекании «цветения» фитопланктона, в марте или в апреле, даже если акватория очистилась ото льда относительно рано (в феврале-марте) или если льда не наблюдалось. В качестве одного из основных источников информации в гипотезе КОФ использованы данные о сроках увеличения концентрации хлорофилла *a*, полученные с использованием флуориметра на АБС «М-2», который расположен на горизонте примерно 11 м [Stabeno et al., 2012]. События «цветений», которые захватывали только верхний 10-метровый слой

водной толщи, в данных этого флуориметра не отражаются. Поэтому ситуации заметного повышения концентрации хлорофилла *a* в поверхностном слое в марте-апреле 2001, 2002, 2003 и 2005 гг. в обосновании КОФ могли остаться без внимания. Интересно отметить, что в 2003 г. на АБС «М-2» наблюдалось некоторое увеличение флуоресценции хлорофилла *a* в марте, хотя пик флуоресценции действительно пришёлся на май. А в 2002 и 2005 гг. данные о флуоресценции хлорофилла *a* за март и апрель на АБС отсутствуют (см. рис. 5 в [Stabeno et al., 2012]).

Такие события раннего «цветения» фитопланктона при раннем очищении акватории ото льда могут происходить в тех случаях, когда в весеннее время при отсутствии ветра устанавливается термическая стратификация. Например, для залива Аляска по-

казано, что на большей части его акватории в апреле срок «цветения» зависит от нагрева поверхностного слоя, в то время как в марте вне зависимости от теплового баланса основную роль играет ветровое перемешивание [Henson, 2007].

Несмотря на то, что в среднем на юго-восточном шельфе значение теплового баланса поверхности моря переходит через ноль в апреле [Гидрометеорология ..., 1999], в отдельные годы вполне возможны ситуации, когда поверхностный слой моря начинает нагреваться уже в марте. Для проверки такой возможности использованы ежедневные данные о потоках тепла на границе море-атмосфера реанализа ERA5. В 2001 г. в Бристольском заливе и к югу от о. Нунивак переход теплового баланса от отрицательных значений к положительным (переход от охлаждения к нагреву верхнего слоя) произошёл в начале апреля. На остальной части восточного шельфа к югу от 60° с. ш. — в середине или в конце апреля. В 2002 г. на обширной акватории восточного шельфа к югу от 60° с. ш. нагрев поверхности происходил уже с начала марта. В 2003 г. — в разных районах с конца марта по начало апреля, в 2005 г. — с середины апреля, в 2014 г. — с конца марта. В целом полученный результат совпадает с датами начала роста средней температуры слоя воды на АБС «М-2» (см. рис. 4 в [Stabeno et al., 2012]). Таким образом, данные реанализа ERA5 подтверждают, что в пределах южной части восточного шельфа Берингова моря формирование термической стратификации в отдельные годы действительно может начинаться в марте. Следует отметить, что в данных АБС «М-2» по сезонной динамике температуры (см. рис. 5 в [Stabeno et al., 2012]) такие ситуации не обязательно будут заметны. В условиях слабого ветрового перемешивания нагрев может захватывать только самый верхний слой, в то время как наиболее близкий к поверхности датчик температуры на АБС в весеннее время располагается на горизонте 11 м.

Ранние сроки начала «цветения» в 2001–2003 и 2014 гг. в целом соответствуют раннему началу нагрева поверхности моря. Однако 2005 г. выбивается из этой закономерности:

повышение средней по рассматриваемому району концентрации хлорофилла *a* начало происходить до формирования устойчивой термической стратификации. Объяснение этого феномена требует дополнительного анализа исходных (ежедневных) спутниковых данных по хлорофиллу *a* и выходит за рамки статьи.

#### *Роль ветрового перемешивания*

Как в статье, обосновывающей гипотезу КОФ [Hunt et al., 2002], так и в ряде других работ [Jin et al., 2006; Henson, 2007] отмечается важная роль ветра в перемешивании водной толщи и формировании устойчивой стратификации, необходимой для начала «цветения» фитопланктона. Очевидно, что при сильном штормовом ветре в весеннее время, когда стратификация в шельфовых районах моря практически отсутствует, ветровое перемешивание может охватывать слой в несколько десятков метров вне зависимости от потока плавучести. Иными словами положительная стратификация за счёт опреснения или нагрева поверхностного слоя может быть легко нарушена ветром. В соответствии с [Hunt et al., 2002], именно в таком случае будет наблюдаться задержка «цветения» фитопланктона до мая или июня.

Для проверки влияния ветра на формирование «цветения» использовали ежедневные данные реанализа ERA5. В качестве показателя ветрового перемешивания, как и в работе [Hunt et al., 2002], взяли модуль скорости ветра в кубе ( $V^3$ ,  $\text{м}^3/\text{с}^3$ ). В качестве условного порогового значения для определения штормовых условий в работе [Hunt et al., 2002] выбрано  $V^3 = 2500 \text{ м}^3/\text{с}^3$ , однако, нужно отметить, что Хант с коллегами располагали только данными о ветре с метеостанции на о. Св. Павла (о-ва Прибылова). Современный метеорологический реанализ позволяет с высокой точностью оценивать скорость ветра над поверхностью моря.

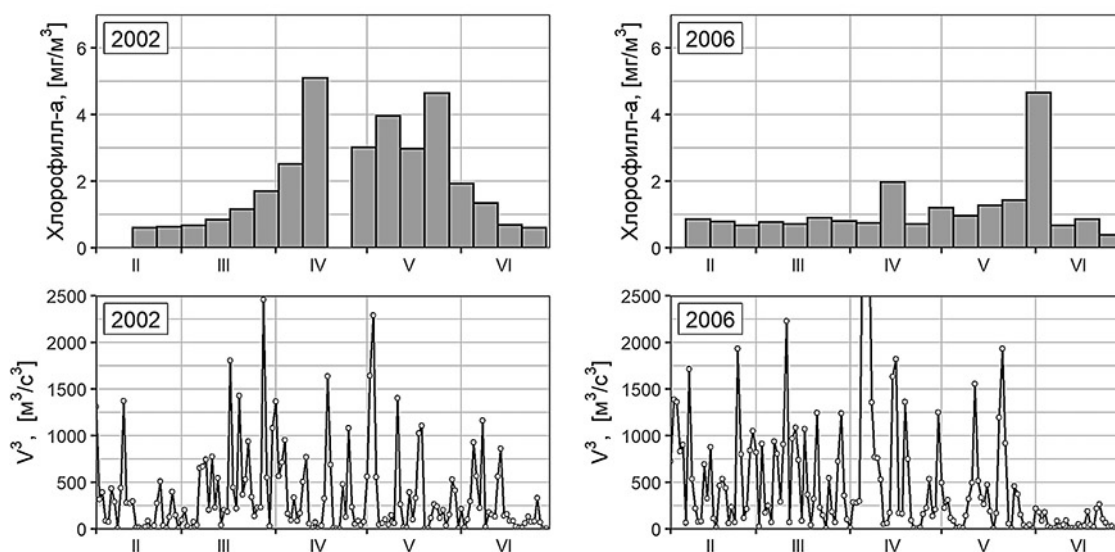
Анализ хода  $V^3$  дал противоречивые результаты. В некоторых случаях резкий рост концентрации хлорофилла *a* происходил сразу после падения значений  $V^3$  ниже 1500–2000  $\text{м}^3/\text{с}^3$ . Например, такая ситуация наблюдалась на юго-восточном шель-

фе (район 1) моря в 2002 г. в апреле (ситуация относительно раннего «цветения» при раннем освобождении акватории ото льда) и в 2006 г. в конце мая (позднее «цветение» при раннем освобождении ото льда, рис. 7). Однако, в других случаях в том же 2006 г. даже при почти полном прекращении ветра рост концентрации хлорофилла *a* не наблюдался. Например, в начале, в середине и в конце апреля 2006 г. наблюдались интервалы с параметром  $V^3$  ниже  $500 \text{ м}^3/\text{с}^3$  в течение 3–6 дней. А в начале мая 2006 г. маловетренная погода ( $V^3 < 300 \text{ м}^3/\text{с}^3$ ) держалась 9 дней. Однако, к резкому росту концентрации хлорофилла *a* в поверхностном слое это не привело. Только после затухания ветра в середине апреля концентрация хлорофилла *a* краткосрочно выросла с 0,8 до  $2,0 \text{ мг}/\text{м}^3$  (поскольку мы оперируем 8-дневными спутниковыми данными, точно определить длительность этого события не представляется возможным), а затем вновь опустилась и держалась на уровне  $1\text{--}1,4 \text{ мг}/\text{м}^3$  до конца июня.

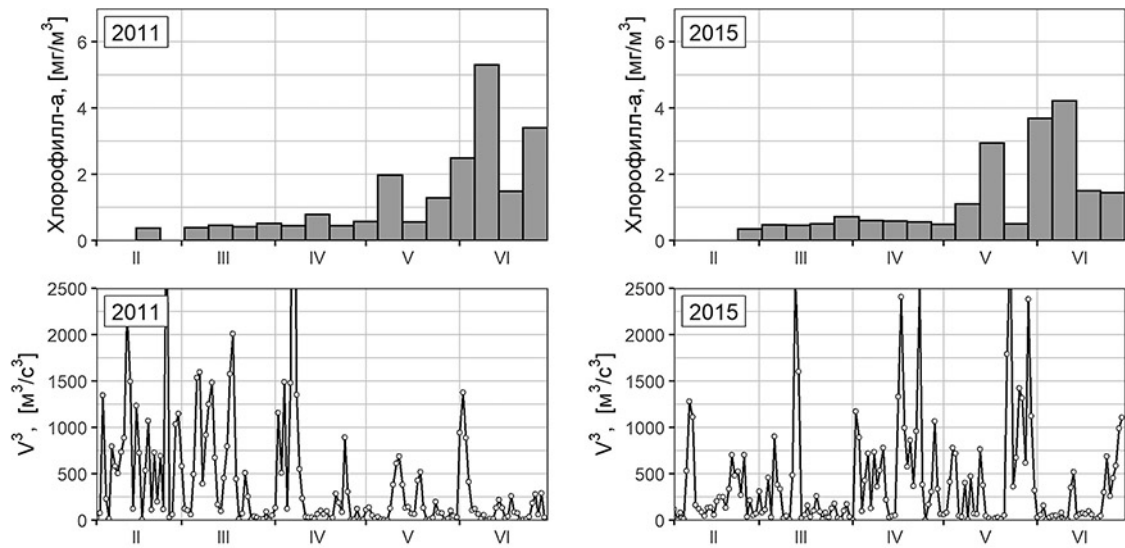
После снижения ветровой активности в 2002 г., в конце апреля и в мае наблюдались эпизоды увеличения  $V^3$  до  $1000\text{--}2000 \text{ м}^3/\text{с}^3$  сроком 1–2 дня. Однако такого ветрового воздействия на водную толщу было, вероят-

но, недостаточно для прекращения «цветения» фитопланктона: концентрация хлорофилла *a* не падала ниже  $3 \text{ мг}/\text{м}^3$ .

Похожие ситуации наблюдаются и на западном шельфе. Сравним динамику  $V^3$  в районе 4 в 2011 и 2015 гг., когда лёд в районе исчез относительно рано (до конца марта) а «цветение» началось в мае или начале июня (рис. 8). В 2011 г. последний сильный шторм ( $V^3 > 2500 \text{ м}^3/\text{с}^3$ ) наблюдался в начале апреля, а затем при в основном очень спокойной погоде показатель  $V^3$  эпизодически возрастал до  $700\text{--}1500 \text{ м}^3/\text{с}^3$ . Во второй половине апреля наблюдался интервал длительностью 13 дней, когда ветра почти не было, но концентрация хлорофилла *a* всё равно оставалась низкой ( $0,4\text{--}0,8 \text{ мг}/\text{м}^3$ ). После примерно такого же по длительности безветренного периода в начале мая наблюдался рост концентрации хлорофилла *a* с  $0,6$  до  $2,0 \text{ мг}/\text{м}^3$ , но полноценное «цветение» сформировалось только в начале июня. В 2015 г. в конце марта был интервал с маловетренными условиями длительностью 18 дней, однако заметного роста концентрации хлорофилла *a* это не вызвало. В середине апреля и в конце мая наблюдались шторма с  $V^3 > 2500 \text{ м}^3/\text{с}^3$ , между которыми в течение 6 дней в середине мая стояла штилевая пого-



**Рис. 7.** Концентрация хлорофилла *a* ( $\text{мг}/\text{м}^3$ , верхние панели) и показатель ветрового перемешивания  $V^3$  ( $\text{м}^3/\text{с}^3$ , нижние панели) в районе 1 (юго-восточный шельф, окрестность АБС «М-2») в 2002 (слева) и 2006 (справа) гг. Римскими цифрами обозначены месяцы



**Рис. 8.** Концентрация хлорофилла *a* (мг/м<sup>3</sup>, верхние панели) и показатель ветрового перемешивания (м<sup>3</sup>/с<sup>3</sup>, нижние панели) в районе 4 (северо-западный шельф) в 2011 (слева) и 2015 (справа) гг. Римскими цифрами обозначены месяцы

да. На этот интервал и пришёлся рост концентрации хлорофилла *a* с 1,1 до ≈3,0 мг/м<sup>3</sup>. Последовавший шторм привёл к новому падению концентрации хлорофилла *a*, связанному, по всей видимости, с перемешиванием и перераспределением фитопланктона по более мощному поверхностному слою.

Таким образом, в некоторых случаях затухание ветра на несколько дней в апреле-мае при условии отсутствия льда может приводить к формированию «цветения». Однако возможны и ситуации, когда несмотря на почти полное отсутствие ветра в апреле или мае, концентрация хлорофилла *a* остаётся низкой. Такое стечение обстоятельств может быть связано с отсутствием достаточного потока плавучести за счёт очень слабого солнечного нагрева. То есть, для формирования «цветения» необходим комплекс условий: отсутствие сильного ветрового перемешивания при достаточном потоке плавучести. Такое предположение хорошо согласуется с выводами [Henson, 2007] для залива Аляска, а также с результатами численного моделирования параметров весеннего «цветения» фитопланктона в центральном районе восточного шельфа [Jin et al., 2006].

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В районах южного положения кромки льда могут наблюдаться ситуации позднего «цветения» при раннем сходе льда. К таким районам, в частности, относится западный шельф Берингова моря. Следовательно, для него могут быть характерны изменения в пелагической части экосистемы, подобные тем, что описаны для юго-восточной части Берингова моря. В случае позднего очищения акватории ото льда (в марте-апреле) «цветение» фитопланктона там начинается в середине апреля, а не в мае-июне как в случае раннего очищения (февраль-март). Более раннее «цветение» может способствовать лучшей выживаемости копепоид весной и определять условия питания молоди рыб в летний период [Hunt et al., 2011]. С учётом востребованности знаний о состоянии водных биологических ресурсов этой акватории дальнейшие исследования в данном направлении представляются весьма актуальными. При этом в первую очередь следует определить, наблюдались ли в динамике сообщества зоопланктона данного района в конце весны или начале лета изменения, совпавшие с проиллюстрированными нами изменениями в сроках освобождения акватории ото льда и «цветения» фитопланктона. Ис-

ходной информацией для такого исследования может послужить массив гидробиологических данных, собранных в рейсах ТИНРО в этом районе за последние несколько десятилетий.

Совместный анализ спутниковых данных по концентрации хлорофилла *a* и сплочённости льда показал, что основные положения «Гипотезы колебаний ограничивающего фактора» не всегда соблюдаются для восточного шельфа Берингова моря: даже при раннем очищении акватории ото льда или его полном отсутствии весеннее «цветение» может начаться в апреле. При этом ветровое перемешивание не всегда играет определяющую роль. Вероятно, учёт особенностей сезонной динамики полного потока тепла на границе море-атмосфера (в частности, определение срока перехода от охлаждения поверхности моря к его нагреву) и состояния водной толщи в начале весны позволит более точно прогнозировать дату «цветения» фитопланктона и, следовательно, особенности развития экосистемы в течение года.

*Работа выполнена в рамках Соглашения о сотрудничестве между Федеральным агентством по рыболовству и Федеральным государственным бюджетным учреждением «Российская академия наук» от сентября 2018 г.*

#### ЛИТЕРАТУРА

- Басюк Е.О., Зуенко Ю.И. 2019. Берингово море 2018 — экстремально малоледовитый и тёплый год // Известия ТИНРО. Т. 198. С. 119–142.
- Гидрометеорология и гидрохимия морей. 1999. Проект «Моря». Т. 10: Берингово море, вып. 1: Гидрометеорологические условия. / отв. ред. Ф.С. Терзиев. СПб.: Гидрометеиздат. 300 с.
- Дружкова Е.И. 2018. Нанофитопланктон ледовой прикромочной зоны Баренцева моря в летний период 2017 года // Труды КНЦ РАН. Сер. Океанология. Т. 4(9). Вып. 5. С. 29–44.
- Кивва К.К., Селиванова Ю.В., Сумкина А.А., Писарева М.Н. 2020. Изменчивость сроков схода льда в Беринговом и Чукотском морях // Компл. иссл. Мирового океана. Мат. V Всерос. науч. конф. молодых учёных, г. Калининград, 18–22 мая г. [Электронный ресурс]. Калининград: АО ИО РАН. С. 83–84.
- Котенёв Б.Н., Булатов О.А., Кровнин А.С. 2019. Перспективы отечественного рыболовства до 2035 года в условиях меняющегося климата // Вопросы рыболовства. Т. 20. №. 4. С. 395–435.
- Котенёв Б.Н., Кровнин А.С., Мордасова Н.В., Мурый Г.П. 2013. О влиянии крупномасштабной изменчивости атмосферы-океана на урожайность поколений трески Баренцева моря // Вопросы промысловой океанологии. Вып. 10. С. 26–65.
- Котенёв Б.Н., Кровнин А.С., Масленников В.В., Мордасова Н.В. 2014. О будущем состоянии популяций массовых гидробионтов в биопродуктивных районах Мирового океана // Труды ВНИРО. Т. 152. С. 209–248.
- Котёнев Б.Н., Кровнин А.С., Масленников В.В., Мордасова Н.В., Мурый Г.П. 2017. Перспективы развития мирового рыболовства в связи с изменением климата // Учёные записки РГМУ. № 48. С. 167–185.
- Кровнин А.С., Котёнев Б.Н., Кловач Н.В. 2016. Связь «лососевых эпох» в дальневосточном регионе с крупномасштабными изменениями климата в Северной Пацифике // Труды ВНИРО. Т. 164. С. 22–40.
- Кровнин А.С., Мельников С.П., Артёменков Д.В., Мурый Г.П., Никитенко А.И. 2018. Влияние крупномасштабных климатических факторов на динамику запаса тихоокеанской сайры // Труды ВНИРО. Т. 173. С. 66–78.
- Лебедев В.Л. 1984. Формирование географической зональности в водах Мирового океана (с позиций физики) // Вопросы географии. № 125. С. 25–35.
- Лучин В.А. 2019. Средние многолетние параметры верхнего квазиоднородного слоя Берингова моря (нижняя граница, температура, солёность) и их внутригодовая изменчивость // Известия ТИНРО. Т. 199. С. 214–230.
- Шунтов В.П. 2017. Об упрощённых трактовках лимитирующих факторов и динамики численности некоторых промысловых рыб дальневосточных вод // Известия ТИНРО. Т. 189. С. 35–51.
- Baker M. R., Kivva K. K., Pisareva M. N., Watson J. T., Selivanova J. 2020. Shifts in the physical environment in the Pacific Arctic and implications for ecological timing and conditions // Deep Sea Res. Part II: Topical Studies in Oceanography. (In press).
- Baumann M. S., Moran S. B., Lomas M. W., Kelly R. P., Bell D. W., Krause J. W. 2014. Diatom control of the autotrophic community and particle export in the eastern Bering Sea during the recent cold years (2008–2010) // J. of Marine Res. V. 72. №. 6. P. 405–444.
- Behrenfeld M. J., Boss E. S. 2014. Resurrecting the ecological underpinnings of ocean plankton blooms // Annual Review of Marine Science. V. 6. P. 167–94.
- Boetius A., Albrecht S., Bakker K., Bienhold C., Felden J., Fernández-Méndez M., Hendricks S., Katlein C., Lalande C., Krumpen T., Nicolaus M. 2013. Export of algal biomass from the melting Arctic sea ice // Science. V. 339(6126). P. 1430–1432.
- Coyle K. O., Eisner L. B., Mueter F. J., Pinchuk A. I., Janout M. A., Cieciel K. D., Farley E. V., Andrews A. G. 2011. Climate change in the southeastern Bering Sea: impacts on pollock stocks and implications for the oscillating control hypothesis // Fisheries Oceanography. T. 20. №. 2. C. 139–156.

- ERA5 hourly data on single levels from 1979 to present. Accessible via: <https://cds.climate.copernicus.eu/cdsapp#!/dataset/reanalysis-era5-single-levels?tab=overview>. 10.07.2020.
- Friedland K.D., Mouw C.B., Asch R.G., Ferreira A.S.A., Henson S., Hyde K.J., Morse R.E., Thomas A.C., Brady D.C. 2018. Phenology and time series trends of the dominant seasonal phytoplankton bloom across global scales // *Global Ecology and Biogeography*. V. 27(5). P. 551–569.
- Giovanni online data system. NASA GES DISK. Accessible via: <https://giovanni.gsfc.nasa.gov>. 10.07.2020.
- Grebmeier J.M., McRoy C.P., Feder H.M. 1988. Pelagic-benthic coupling on the shelf of the northern Bering and Chukchi seas. I. Food supply source and benthic biomass // *Marine ecology progress series*. V. 48(1). P. 57–67.
- Hersbach H., Bell B., Berrisford P., Hirahara S., Horányi A., Muñoz-Sabater J., Nicolas J., Peubey C., Radu R., Schepers D., Simmons A. 2020. The ERA5 global reanalysis // *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*. (In press).
- Huisman J., Arrayás M., Ebert U., Sommeijer B. 2002. How do sinking phytoplankton species manage to persist? // *The American Naturalist*. V. 159. № 3. P. 245–254.
- Huisman J.E.F., van Oostveen P., Weissing F.J. 1999. Critical depth and critical turbulence: two different mechanisms for the development of phytoplankton blooms // *Limnology and oceanography*. V. 44. № 7. P. 1781–1787.
- Hunt Jr. G.L., Stabeno P., Walters G., Sinclair E., Brodeur R.D., Napp J.M., Bond N.A. 2002. Climate change and control of the southeastern Bering Sea pelagic ecosystem. // *Deep Sea Res. Part II: Topical Studies in Oceanography*. V. 49 P. 5821–5853.
- Hunt Jr. G.L., Coyle K.O., Eisner L.B., Farley E.V., Heintz R.A., Mueter F., Napp J.M., Overland J.E., Ressler P.H., Salo S., Stabeno P.J. 2011. Climate impacts on eastern Bering Sea food webs: A synthesis of new data and an assessment of the Oscillating Control Hypothesis // *ICES J. of Marine Science*. V. 68(6). P. 1230–1243.
- Iida T., Saitoh S.I. 2007. Temporal and spatial variability of chlorophyll concentrations in the Bering Sea using empirical orthogonal function (EOF) analysis of remote sensing data // *Deep Sea Res. Part II: Topical Studies in Oceanography*. V. 54. P. 2657–2671.
- Jin M., Deal C.J., Wang J., Tanaka N., Ikeda M. 2006. Vertical mixing effects on the phytoplankton bloom in the southeastern Bering Sea midshelf // *J. of Geophysical Research: Oceans*. V. 111. № C3.
- Lalande C., Grebmeier J.M., Hopcroft R.R., Danielson S.L. 2020. Annual cycle of export fluxes of biogenic matter near Hanna Shoal in the northeast Chukchi Sea // *Deep Sea Res. Part II: Topical Studies in Oceanography*. (In press).
- Legendre L., Ackley S.F., Dieckmann G.S., Gulliksen B., Horner R., Hoshiai T., Melnikov I.A., Reeburgh W.S., Spindler M., Sullivan C.W. 1992. Ecology of sea ice biota // *Polar biology*. V. 12. № 3–4. P. 429–444.
- Meier W.N., Fetterer F., Savoie M., Mallory S., Duerr R., Stroeve J. 2017. NOAA/NSIDC Climate Data Record of Passive Microwave Sea Ice Concentration, Version 3 // Boulder, Colorado USA. NSIDC: National Snow and Ice Data Center. DOI: <https://doi.org/10.7265/N59P2ZTG>
- Möhlmann C., Diekmann R. 2012. Marine ecosystem regime shifts induced by climate and overfishing: a review for the Northern Hemisphere // *Advances in Ecological Research*. V. 47. P. 303–347.
- Niebauer H.J., Alexander V., Henrichs S.M. 1995. A time-series study of the spring bloom at the Bering Sea ice edge I. Physical processes, chlorophyll and nutrient chemistry // *Continental Shelf Research*. V. 15. № 15. P. 1859–1877.
- Peng G., Steele M., Bliss A., Meier W., Dickinson S. 2018. Temporal Means and Variability of Arctic Sea Ice Melt and Freeze Season Climate Indicators Using a Satellite Climate Data Record // *Remote Sensing*. V. 10(9). № 1328.
- Renner M., Salo S., Eisner L.B., Ressler P.H., Ladd C., Kuletz K.J., Santora J.A., Piatt J.F., Drew G.S., Hunt Jr G.L. 2016. Timing of ice retreat alters seabird abundances and distributions in the southeast Bering Sea // *Biology Letters*. V. 12. № 9. P. 20160276.
- Sigler M.F., Stabeno P.J., Eisner L.B., Napp J.M., Mueter F.J. 2014. Spring and fall phytoplankton blooms in a productive subarctic ecosystem, the eastern Bering Sea, during 1995–2011 // *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. V. 109. P. 71–83.
- Sigler M.F., Napp J.M., Stabeno P.J., Heintz R.A., Lomas M.W., Hunt Jr G.L. 2016. Variation in annual production of copepods, euphausiids, and juvenile walleye pollock in the southeastern Bering Sea // *Deep Sea Res. Part II: Topical Studies in Oceanography*. V. 134. P. 223–234.
- Stabeno P.J., Bond N.A., Kachel N.B., Salo S.A., Schumacher J.D. 2001. On the temporal variability of the physical environment over the southeastern Bering Sea // *Fisheries Oceanography*. V. 10. № 1. P. 81–98.
- Stabeno P.J., Kachel N.B., Moore S.E., Napp J.M., Sigler M., Yamaguchi A., Zerbini A.N. 2012. Comparison of warm and cold years on the southeastern Bering Sea shelf and some implications for the ecosystem // *Deep Sea Res. Part II: Topical Studies in Oceanography*. V. 65. P. 31–45.
- Sukhanova I.N., Flint M.V., Pautova L.A., Stockwell D.A., Grebmeier J.M., Sergeeva V.M. 2009. Phytoplankton of the western Arctic in the spring and summer of 2002: Structure and seasonal changes // *Deep Sea Res. Part II: Topical Studies in Oceanography*. V. 56. № 17. P. 1223–1236.
- Sverdrup H.U. 1953. On conditions for the vernal blooming of phytoplankton // *J. du Conseil / Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer*. V. 18(3). P. 287–295.
- Szymanski A., Gradinger R. 2016. The diversity, abundance and fate of ice algae and phytoplankton in the Bering Sea // *Polar Biology*. V. 39. № 2. P. 309–325.

Поступила в редакцию 31.07.2020 г.  
Принята после рецензии 03.08.2020 г.

Habitat of aquatic  
biological resourcesRole of physical processes in formation of spring  
phytoplankton bloom in the Bering SeaK.K. Kivva<sup>1</sup>, J.V. Selivanova<sup>1, 2</sup>, M.N. Pisareva<sup>2</sup>, A.A. Sumkina<sup>1, 3</sup><sup>1</sup> Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (FSBSI «VNIRO»), Moscow, Russia<sup>2</sup> P.P. Shirshov Institute of Oceanology RAS (FSBIS «SIO RAS»), Moscow, Russia<sup>3</sup> M.V. Lomonosov Moscow State University (FSBEI HE «MSU»), Moscow, Russia

The main part of the annual primary production in the Arctic and Subarctic zones of the World Ocean is formed during the spring phytoplankton bloom. The timing of the bloom depends on combination of physical factors. Oscillating control hypothesis, proposed in [Hunt et al., 2002] for the Eastern Bering Sea, describes annual peculiarities of ecosystem development related to conditions of the spring phytoplankton bloom. We review propositions of this hypothesis on the reasons of phytoplankton bloom and its connection with physical processes for four local regions of the Bering Sea shelf. The regions include western, northern and south-eastern parts of the shelf. The analysis is based on ocean color and microwave remotely sensed data as well as on atmospheric reanalysis. The results allow for hypothesis improvement. An early phytoplankton bloom may be present in the surface layer in April or May along the eastern Bering Sea shelf even in situations of early sea ice retreat (e. g. February-March) or absence of ice during winter. However, such combinations were not observed in the western Bering Sea shelf region. In 1998–2018, early ice retreat in the western shelf region was always accompanied by relatively late phytoplankton bloom. The temporal lag between sea ice retreat and phytoplankton bloom may be substantial in some years along the southernmost position of the ice edge. On the other hand, the spring bloom in the northern part of the shelf usually follows the ice retreat. In case of early ice retreat, the timing of the bloom is determined not only by wind conditions, but also by heat balance at the surface of the sea. The results are proposed to be used in further analysis of ecosystem dynamics of the western Bering Sea shelf.

**Keywords:** seasonality, interannual variability, spring bloom, sea ice, wind mixing, freshening, upper mixed layer.

DOI: 10.36038/2307-3497-2020-181-206-222

## REFERENCES

- Basyuk E.O., Zuenko Yu.I. 2019. Beringovo more 2018 — ehkstremal'no maloledovityj i teplyj god [Bering Sea: 2018 as the extreme low-ice and warm year] // Izvestiya TINRO. T. 198. S. 119–142.
- Gidrometeorologiya i gidrokimiya morej. 1999. Proekt «Morya». T. 10: Beringovo more, vyp. 1: Hidrometeorologicheskie usloviya. [Hydrometeorology and Hydrochemistry of the seas. Project «Seas». Volume 10: Bering Sea, book 1: Hydrometeorological conditions] / otv. red. F.S. Terziev. SPb.: Gidrometeoizdat. 300 s.
- Druzhkova E.I. 2018. Nanofitoplankton ledovoj prikrumochnoj zony Barentseva morya v letnij period 2017 goda [Nanophytoplankton of the marginal ice zone of the Barents Sea in summer 2017] // Trudy KNTS RAN. Ser. Okeanologiya. T. 4(9). Vyp. 5. S. 29–44.
- Kivva K.K., Selivanova Yu.V., Sumkina A.A., Pisareva M.N. 2020. Izmenchivost' srokov skhoda

- l'da v Beringovom i Chukotskom moryakh [Variability of sea ice retreat dates in the Bering and Chukchi Seas] // *Kompl. issl. Mirovogo okeana. Mat. V Vseros. nauch. konf. molodykh uchenykh*, g. Kaliningrad, 18–22 maya 2020 g. [Elektronny resurs]. Kaliningrad: AO IO RAN. S. 83–84.
- Kotenev B.N., Bulatov O.A., Krovnnin A.S. 2019. Perspektivy otechestvennogo rybolovstva do 2035 goda v usloviyakh menyayushchegosya klimata [Prospects of national fishery by 2035 under the changing climate] // *Voprosy rybolovstva*. T. 20. № 4. S. 395–435.
- Kotenev B.N., Krovnnin A.S., Mordasova N.V., Moury G.P. 2013. O vliyani krupnomasshtabnoj izmenchivosti atmosfery-okeana na urozhajnost' pokolenij treski Barentseva morya [How variability in the large-scale atmosphere-ocean interaction affects strength of the Barents sea cod generation] // *Voprosy promyslovoj okeanologii*. Vyp. 10. S. 26–65.
- Kotenev B.N., Krovnnin A.S., Maslennikov V.V., Mordasova N.V. 2014. O budushchem sostoyanii populyacij massovykh gidrobiontov v bioproduktivnykh rajonakh Mirovogo okeana [On future state of mass hydrobiont populations in highly-productive areas of the World Ocean] // *Trudy VNIRO*. V. 152. S. 209–248.
- Kotenev B.N., Krovnnin A.S., Maslennikov V.V., Mordasova N.V., Muryj G.P. 2017. Perspektivy razvitiya mirovogo rybolovstva v svyazi s izmeneniem klimata [Development prospects of world fisheries in relation to climate change] // *Uchenye zapiski RGGMU*. № 48. S. 167–185.
- Krovnnin A.S., Kotenev B.N., Klovach N.V. 2016. Svyaz' «lososyevykh epokh» v dal'nevostochnom regione s krupnomasshtabnymi izmeneniyami klimata v Severnoj Pacifike [Association of «salmon epochs» in the Far East region with the large-scale climate variations in the North Pacific] // *Trudy VNIRO*. T. 164. S. 22–40.
- Krovnnin A.S., Melnikov S.P., Artemenkov D.V., Moury G.P., Nikitenko A.I. 2018. Vliyanie krupnomasshtabnykh klimaticheskikh faktorov na dinamiku zapasa tikhoookeanskoj sajry [Impact of the large-scale climatic factors on dynamics of pacific saury stock] // *Trudy VNIRO*. T. 173. S. 66–78.
- Lebedev V.L. 1984. Formirovanie geograficheskoy zonal'nosti v vodakh Mirovogo okeana (s pozicij fiziki) [Formation of geographical zonality in the Global Ocean (from physical prospective)] // *Voprosy geografii*. № 125. S. 25–35.
- Luchin V.A. 2019. Srednie mnogoletnie parametry verkhnego kvaziodnorodnogo sloya Beringova morya (nizhnyaya granitsa, temperatura, solenost') i ikh vnutrigodovaya izmenchivost' [Mean climatic parameters of the upper mixed layer in the Bering Sea (lower boundary, temperature, salinity) and their annual variability] // *Izvestiya TINRO*. T. 199. S. 214–230.
- Shuntov V.P. 2017. Ob uproshchennykh traktovkakh limitiruyushchikh faktorov i dinamiki chislennosti nekotorykh promyslovykh ryb dal'nevostochnykh vod [On simplified interpretations of limiting factors and dynamics of abundance for some commercial fishes in the Far Eastern waters] // *Izvestiya TINRO*. T. 189. S. 35–51.
- Baker M.R., Kivva K.K., Pisareva M.N., Watson J.T., Selivanova J. 2020. Shifts in the physical environment in the Pacific Arctic and implications for ecological timing and conditions // *Deep Sea Res. Part II: Topical Studies in Oceanography*. (In press).
- Baumann M.S., Moran S.B., Lomas M.W., Kelly R.P., Bell D.W., Krause J.W. 2014. Diatom control of the autotrophic community and particle export in the eastern Bering Sea during the recent cold years (2008–2010) // *J. of Marine Res.* V. 72. № 6. P. 405–444.
- Behrenfeld M.J., Boss E.S. 2014. Resurrecting the ecological underpinnings of ocean plankton blooms // *Annual Review of Marine Science*. V. 6. P. 167–94.
- Boetius A., Albrecht S., Bakker K., Bienhold C., Felden J., Fernández-Méndez M., Hendricks S., Katlein C., Lalande C., Krumpen T., Nicolaus M. 2013. Export of algal biomass from the melting Arctic sea ice // *Science*. V. 339(6126). P. 1430–1432.
- Coyle K.O., Eisner L.B., Mueter F.J., Pinchuk A.I., Janout M.A., Cieciel K.D., Farley E.V., Andrews A.G. 2011. Climate change in the southeastern Bering Sea: impacts on pollock stocks and implications for the oscillating control hypothesis // *Fisheries Oceanography*. T. 20. № 2. C. 139–156.
- ERA5 hourly data on single levels from 1979 to present. Accessible via: <https://cds.climate.copernicus.eu/cdsapp#!/dataset/reanalysis-era5-single-levels?tab=overview>. 10.07.2020.
- Friedland K.D., Mouw C.B., Asch R.G., Ferreira A.S.A., Henson S., Hyde K.J., Morse R.E., Thomas A.C., Brady D.C. 2018. Phenology and time series trends of the dominant seasonal phytoplankton bloom across global scales // *Global Ecology and Biogeography*. V. 27(5). P. 551–569.
- Giovanni online data system. NASA GES DISK. Accessible via: <https://giovanni.gsfc.nasa.gov>. 10.07.2020.
- Grebmeier J.M., McRoy C.P., Feder H.M. 1988. Pelagic-benthic coupling on the shelf of the northern Bering and Chukchi seas. I. Food supply source and benthic biomass // *Marine ecology progress series*. V. 48(1). P. 57–67.
- Hersbach H., Bell B., Berrisford P., Hirahara S., Horányi A., Muñoz-Sabater J., Nicolas J., Peubey C., Radu R., Schepers D., Simmons A. 2020. The ERA5 global reanalysis // *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*. (In press).
- Huisman J., Arrayás M., Ebert U., Sommeijer B. 2002. How do sinking phytoplankton species manage to persist? // *The American Naturalist*. V. 159. № 3. P. 245–254.

- Huisman J.E.F., van Oostveen P., Weissing F.J. 1999. Critical depth and critical turbulence: two different mechanisms for the development of phytoplankton blooms // *Limnology and oceanography*. V. 44. № 7. P. 1781–1787.
- Hunt Jr. G.L., Stabeno P., Walters G., Sinclair E., Brodeur R.D., Napp J.M., Bond N.A. 2002. Climate change and control of the southeastern Bering Sea pelagic ecosystem. // *Deep Sea Res. Part II: Topical Studies in Oceanography*. V. 49 P. 5821–5853.
- Hunt Jr. G.L., Coyle K.O., Eisner L.B., Farley E.V., Heintz R.A., Mueter F., Napp J.M., Overland J.E., Ressler P.H., Salo S., Stabeno P.J. 2011. Climate impacts on eastern Bering Sea food webs: A synthesis of new data and an assessment of the Oscillating Control Hypothesis // *ICES J. of Marine Science*. V. 68(6). P. 1230–1243.
- Iida T., Saitoh S.I. 2007. Temporal and spatial variability of chlorophyll concentrations in the Bering Sea using empirical orthogonal function (EOF) analysis of remote sensing data // *Deep Sea Res. Part II: Topical Studies in Oceanography*. V. 54. P. 2657–2671.
- Jin M., Deal C.J., Wang J., Tanaka N., Ikeda M. 2006. Vertical mixing effects on the phytoplankton bloom in the southeastern Bering Sea midshelf // *J. of Geophysical Research: Oceans*. V. 111. № C3.
- Lalande C., Grebmeier J.M., Hopcroft R.R., Danielson S.L. 2020. Annual cycle of export fluxes of biogenic matter near Hanna Shoal in the northeast Chukchi Sea // *Deep Sea Res. Part II: Topical Studies in Oceanography*. (In press).
- Legendre L., Ackley S.F., Dieckmann G.S., Gulliksen B., Horner R., Hoshiai T., Melnikov I.A., Reeburgh W.S., Spindler M., Sullivan C.W. 1992. Ecology of sea ice biota // *Polar biology*. V. 12. № 3–4. P. 429–444.
- Meier W.N., Fetterer F., Savoie M., Mallory S., Duerr R., Stroeve J. 2017. NOAA/NSIDC Climate Data Record of Passive Microwave Sea Ice Concentration, Version 3 // Boulder, Colorado USA. NSIDC: National Snow and Ice Data Center. DOI: <https://doi.org/10.7265/N59P2ZTG>
- Möllmann C., Diekmann R. 2012. Marine ecosystem regime shifts induced by climate and overfishing: a review for the Northern Hemisphere // *Advances in Ecological Research*. V. 47. P. 303–347.
- Niebauer H.J., Alexander V., Henrichs S.M. 1995. A time-series study of the spring bloom at the Bering Sea ice edge I. Physical processes, chlorophyll and nutrient chemistry // *Continental Shelf Research*. V. 15. № 15. P. 1859–1877.
- Peng G., Steele M., Bliss A., Meier W., Dickinson S. 2018. Temporal Means and Variability of Arctic Sea Ice Melt and Freeze Season Climate Indicators Using a Satellite Climate Data Record // *Remote Sensing*. V. 10(9). № 1328.
- Renner M., Salo S., Eisner L.B., Ressler P.H., Ladd C., Kuletz K.J., Santora J.A., Piatt J.F., Drew G.S., Hunt Jr G.L. 2016. Timing of ice retreat alters seabird abundances and distributions in the southeast Bering Sea // *Biology Letters*. V. 12. № 9. P. 20160276.
- Sigler M.F., Stabeno P.J., Eisner L.B., Napp J.M., Mueter F.J. 2014. Spring and fall phytoplankton blooms in a productive subarctic ecosystem, the eastern Bering Sea, during 1995–2011 // *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. V. 109. P. 71–83.
- Sigler M.F., Napp J.M., Stabeno P.J., Heintz R.A., Lomas M.W., Hunt Jr G.L. 2016. Variation in annual production of copepods, euphausiids, and juvenile walleye pollock in the southeastern Bering Sea // *Deep Sea Res. Part II: Topical Studies in Oceanography*. V. 134. P. 223–234.
- Stabeno P.J., Bond N.A., Kachel N.B., Salo S.A., Schumacher J.D. 2001. On the temporal variability of the physical environment over the southeastern Bering Sea // *Fisheries Oceanography*. V. 10. № 1. P. 81–98.
- Stabeno P.J., Kachel N.B., Moore S.E., Napp J.M., Sigler M., Yamaguchi A., Zerbini A.N. 2012. Comparison of warm and cold years on the southeastern Bering Sea shelf and some implications for the ecosystem // *Deep Sea Res. Part II: Topical Studies in Oceanography*. V. 65. P. 31–45.
- Sukhanova I. N., Flint M. V., Pautova L. A., Stockwell D.A., Grebmeier J.M., Sergeeva V.M. 2009. Phytoplankton of the western Arctic in the spring and summer of 2002: Structure and seasonal changes // *Deep Sea Res. Part II: Topical Studies in Oceanography*. V. 56. № 17. P. 1223–1236.
- Sverdrup H.U. 1953. On conditions for the vernal blooming of phytoplankton // *J. du Conseil / Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer*. V. 18(3). P. 287–295.
- Szymanski A., Gradinger R. 2016. The diversity, abundance and fate of ice algae and phytoplankton in the Bering Sea // *Polar Biology*. V. 39. № 2. P. 309–325.

## FIGURE CAPTIONS

- Fig. 1.** Area of interest. The regions of data averaging (chlorophyll-a and wind speed) are marked with black solid lines. Color shading denotes month of mean ice retreat date for 1980–2009. Months are marked with roman numerals (II –February, IX –September). Grey line – isobath 200 m.
- Fig. 2.** Chlorophyll-a concentration dynamics (color shading,  $\text{mg}/\text{m}^3$ ) and day of ice retreat (DOR, dots and whiskers) in region 1 (south-eastern shelf, vicinity of mooring M-2). Dots denote areal mean DOR for particular year. Whiskers mark amplitude of DOR variability within the region for particular year. Chlorophyll data: SeaWIFS (lower panel) and MODIS (upper panel). Missing chlorophyll-a values are filled with white color. Roman numerals denote months (I –January, VIII –August).
- Fig. 3.** Same as figure 2 for region 2 (south-eastern shelf, central part).
- Fig. 4.** Same as figure 2 for region 3 (northern part of the eastern shelf).
- Fig. 5.** Same as figure 2 for region 4 (western shelf between cape Olyutorsky and cape Navarin).
- Fig. 6.** Months of tenth (upper panel) and nineteenth (lower panel) percentiles of DOR for 1980–2009. Months are marked with roman numerals (II –February, IX –September). The regions of data averaging (chlorophyll-a and wind speed) are marked with black solid lines.
- Fig. 7.** Chlorophyll-a dynamics (upper panels,  $\text{mg}/\text{m}^3$ ) and cubed wind speed (lower panels,  $\text{m}^3/\text{s}^3$ ) in region 1 (south-eastern shelf, vicinity of mooring M-2) in 2002 (left panels) and 2006 (right panels). Months are marked with roman numerals (II –February, VI –July). See figure 2 for reference.
- Fig. 8.** Same as figure 7 for region 4 (western shelf between cape Olyutorsky and cape Navarin) in 2011 (left panels) and 2015 (right panels). Months are marked with roman numerals (II –February, VI –July). See figure 5 for reference.