

УДК 551.465

КОНТРАСТНЫЕ СООБЩЕСТВА ЛЕТНЕГО ФИТОПЛАНКТОНА В СТРАТИФИЦИРОВАННЫХ И ПЕРЕМЕШАННЫХ ВОДАХ БЕЛОГО МОРЯ

© 2014 г. Л. В. Ильяш¹, И. Г. Радченко¹, В. П. Шевченко², Р. Э. Здоровеннов³, А. Н. Пантюлин⁴¹Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет²Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва³Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН, Петрозаводск⁴Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, географический факультет
e-mail: ilyashl@mail.ru

Поступила в редакцию 02.09.2013 г.

Видовой состав и биомасса фитопланктона, а также гидрофизические характеристики вод были оценены по акватории Белого моря на 37 станциях с 20 июня по 3 июля 2008 г. Выявлено три различающихся по структуре сообщества фитопланктона, приуроченные к водам с определенными структурными и динамическими характеристиками. Сообщество с доминированием *Skeletonema costatum* вегетировало в Двинском заливе, для вод которого характерны выраженная стратификация, самая высокая температура и низкая соленость поверхностного слоя по сравнению с другими районами моря. Сообщество с доминированием *Thalassiosira nordenskioldii* было приурочено к перемешанным водам Онежского залива и прилегающим районам Бассейна с низкой температурой и высокой соленостью. Сообщество с доминированием динофлагеллят отмечено в разных районах моря как в стратифицированных, так и в перемешанных водах. На исследованной акватории средние значения биомассы фитопланктона в поверхностном слое и в столбе воды под 1 м² составили 134 ± 157 мг С/м³ ($n = 37$) и 1157 ± 874 мг С/м² ($n = 18$), соответственно.

DOI: 10.7868/S0030157414050074

ВВЕДЕНИЕ

Зависимость состава и обилия фитопланктона (ФП) от структуры и динамики вод выявлена во многих морских экосистемах, включая шельфовые моря Арктики [16, 33]. Гидрологическому режиму каждого моря присущи свои характерные черты, которые в первую очередь определяются водообменом с океаном, топографией береговой линии, рельефом дна и речным стоком. Все это обуславливает специфичность основных механизмов формирования пространственной неоднородности ФП в каждом водоеме.

Первые представления о гидрологическом режиме Белого моря были сформулированы К.М. Дерюгиным и В.В. Тимоновым еще в середине прошлого века [3, 17] и именно на них базировались все предшествующие работы, посвященные анализу пространственной неоднородности ФП [4, 5, 8, 9, 12, 15, 18]. В последнее десятилетие на основе применения современных методов океанологических наблюдений и дистанционного зондирования представления о гидрологии моря были в значительной степени пересмотрены и усовершенствованы [13]. Для Белого моря характерно чередование зон с выраженной горизонтальной

термохалинной структурированностью вод (при полной вертикальной однородности градиенты характеристик направлены горизонтально, например, воды у Соловецких островов в Онежском заливе) и зон с вертикальной термохалинной структурой вод. Между водами с разной структурой располагаются фронтальные зоны. Помимо структурных фронтов выделяются также соленостные фронты, характеризующиеся максимальными градиентами солености, например, фронт на выходе из Двинского залива. Динамика вод имеет сложный характер [13]. Анализ пространственной неоднородности ФП с позиций современных представлений о гидрологии Белого моря проведен только для позднелетнего периода [6], тогда как для июня и июля такие данные отсутствуют.

Цель настоящего исследования заключалась 1) в оценке видового состава, обилия, структуры фитопланктона в акватории Белого моря в конце июня – начале июля; 2) в анализе пространственного распределения фитопланктона в связи с гидродинамическими процессами. Эта работа является важным звеном многодисциплинарных исследований по проекту “Система Белого моря” (руководитель – академик А.П. Лисицын) [11].

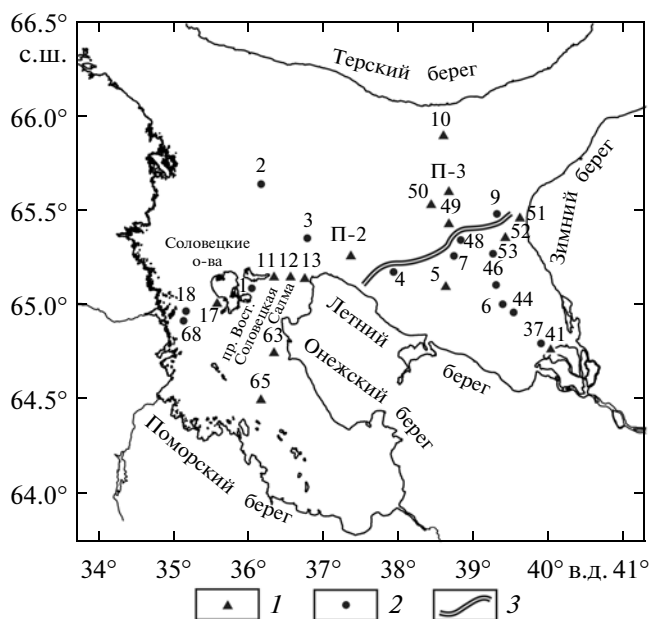


Рис. 1. Схема станций отбора проб фитопланктона в Белом море 20.06–3.07.2008 г., НИС “Эколог”.

1 – станции, на которых отбор проб фитопланктона проводили только из поверхностного слоя; 2 – станции, на которых отбор проводили с нескольких горизонтов; 3 – соленостный фронт.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили пробы, отобранные на акватории Белого моря на 37 станциях (рис. 1) с 20 июня по 3 июля 2008 г. в ходе рейса НИС “Эколог”. В Двинском заливе исследования проводили в два этапа с недельным интервалом: 21–23 июня на станциях 4–9, П-2, П-3, и 29–30 июня на станциях 37–53. На станциях 1 и 2 съемки проведены дважды, первая съемка состоялась 20 июня (ст. 1-I и ст. 2-I), вторая съемка на ст. 1 проведена 2 июля (ст. 1-II), а на ст. 2 – 28 июня (ст. 2-II). На всех станциях, за исключением станций П-2 и П-3, проводили вертикальное зондирование температуры, солености и флуоресценции хлорофилла зондом STD 90M (Sea & Sun). Прозрачность воды определяли по глубине видимости белого диска. Воду отбирали с трех горизонтов (выше термоклина, в слое термоклина и под термоклином) с помощью 10-литровых батометров Нискина. На станциях 5, 10–13, 17, 41, 49, 50, 51, 52, 63, 65, П-2, П-3 пробы были отобраны пластиковым ведром только с поверхности.

Для исследования ФП пробы воды концентрировали методом обратной фильтрации (диаметр пор 2 мкм) и фиксировали раствором Люголя. Концентрированные пробы просчитывали под микроскопом в камере типа Ножотта (объем 0.05 мл). Просчитывали 3–5 камер. Для расчета биомассы (B) объемы клеток определяли методом геометрического подобия [24] с последующим переводом в

единицы углерода по аллометрическим зависимостям [32]. Отнесение водорослей к фотоавтотрофам или гетеротрофам проводили на основе литературных данных [5]. Для анализа сходства сообществ ФП использовали пакет анализа экологических данных PRIMER Version 5.2.4 [21]. В качестве характеристики структуры ФП рассматривали значения биомассы популяций водорослей (мгС/м^3). Сходство оценивали с помощью индекса Брея–Кёртиса, чувствительного к изменению обилия как доминирующих, так и редких видов. Затем проводили ординацию сообществ методом многомерного шкалирования (MDS). Достоверность различий групп станций по структуре сообществ фитопланктона оценивали методом ANOSIM. Характерные виды, обуславливающие высокое сходство внутри каждой группы проб, выделяли с помощью процедуры SIMPER [21]. Достоверность различий средних значений биомассы ФП оценивали по критерию Манна–Уитни с использованием программы PAST (PAleontological STatistics) Version 2.04 [25].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Термохалинная структура вод. Для вод Двинского залива была характерна плотностная стратификация, вертикальные профили плотности изменялись от случаев выраженного поверхностного однородного слоя (около 5 м, ст. 6) до ситуаций, когда пикноклин начинался от поверхности (ст. 7). Поверхностный слой был распреснен до 8.1–16.6 епс, прогрев до 12.6–18.5°C. На втором этапе исследований поверхностные воды имели несколько более высокие значения температуры и солености. Прогрев был обусловлен необычно теплой ясной или малооблачной погодой с дневной температурой воздуха от 16 до 24°C. В вершине залива на ст. 41 поверхностный слой был представлен пресными водами, к устью залива соленость возрастала, соленостный фронт располагался за станциями 4, 48, 52 (рис. 1). Станции 9, 52, 51 находились в зоне влияния Двинского течения, которое пересекало соленостный фронт и нарушало его структуру. Для ст. 52 характерен динамический подъем вод на левом краю Двинского течения, тогда как на ст. 53 этот эффект уже не проявлялся. Характерные вертикальные профили солености и температуры приведены на рис. 2а, 2б. На глубинах 15–25 м располагались холодные промежуточные воды с соленостью более 26 епс. В вершине залива на мелководной ст. 37 придонный слой (10–12 м) был также представлен промежуточными водами Бассейна (температура 1.1°C, соленость 26.4 епс), втянутыми в залив компенсационным движением. Учитывая небольшую глубину, следует полагать, что ст. 37 находится в зоне трансформации промежуточных вод Бассейна за счет их подъема вдоль склона в

вершине залива. На ст. 4 отмечен очень резкий галоклин, что указывает на эффект ветрового нагона на поверхностной воды. Фотический слой в Двинском заливе достигал 6.8–8.1 м.

На акватории Бассейна, прилегающей к Двинскому заливу (станции 49 и 50) поверхностные воды были прогреты до 16.2°C (ст. 50) – 16.4°C (ст. 49) при солености 19.2 епс. Протяженность верхнего квазиоднородного слоя 5–6 м, глубже 18 м соленость превышала 27 епс. На ст. 10, расположенной у структурного фронта, разделяющего стратифицированные воды Бассейна и перемешанные воды Горла, температура и соленость поверхностного слоя составили 13.4°C и 26.4 епс. Глубже 15.5 м соленость превысила 27 епс, что указывает на проникновение перемешанных вод из Горла в результате трансфронтального переноса.

В Онежском заливе плотностная стратификация не выражена (за исключением ст. 63), поверхностные воды были гораздо холоднее (3.9–9.6°C) и с более высокой соленостью (24.5–27.1 епс), чем в Двинском заливе, что обусловлено интенсивным приливным перемешиванием. Съемки на ст. 1 с 12-ти дневным интервалом показали, что так же, как и в Двинском заливе в течение третьей декады июня наблюдался прогрев поверхностного слоя. Типичные вертикальные профили солености и температуры приведены на рис. 2в, 2г. Район у Соловецких островов, включая пролив Восточная Соловецкая Салма, характеризовался выраженной горизонтальной термохалинной структурированностью вод. Наибольшая соленость отмечена на ст. 12 – в центре пролива, тогда как к Соловецким островам, так и к Онежскому берегу соленость снижалась, причем в большей степени снижалась по направлению к Онежскому берегу. Еще на одном разрезе через пролив, расположенном южнее, соленость закономерно возрастала от Онежского берега к Соловецким островам (данные не представлены). Это свидетельствует о том, что в проливе в силу сильных приливных течений поперечная термохалинная структура может быть разной.

На акватории Бассейна, прилегающей к Онежскому заливу (станции 2 и 3) поверхностные воды были прогреты до 9.8°C (ст. 3) – 12.6°C (ст. 2-I) при солености 26.2 епс. Вертикальная стратификация не выражена. Через 8 дней на ст. 2-II поверхностные воды прогрелись до 13.2°C (соленость практически не изменилась, составив 26.3 епс), и на глубине 8 м начал формироваться термоклин.

Сообщества фитопланктона. Анализ структуры ФП, проведенный на основе индекса сходства Брея–Кёртиса, выявил три группы станций (рис. 3). Оценка методом ANOSIM показала, что разделение ФП на сообщества с различающейся структурой (разделение станций на группы) неслучайно и статистически достоверно при уровне

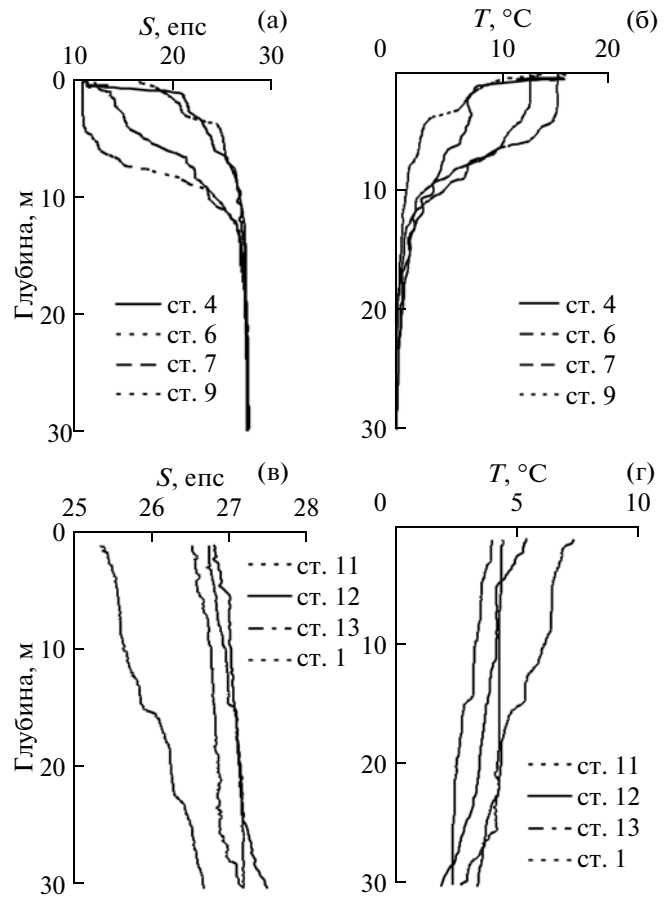


Рис. 2. Вертикальное распределение солености (а, в) и температуры (б, г) на станциях в Двинском (а, б) и Онежском заливах (в, г).

значимости 0.1%. Далее по тексту сообщества названы по характерным видам и таксономическим группам водорослей: сообщество *Skeletonema* (характерный вид диатомея *Skeletonema costatum*, сходство ФП на станциях, входящих в группу, составляло 76%), сообщество *Thalassiosira* (характерный вид диатомея *Thalassiosira nordenskiöldii*, сходство ФП – 51%) и сообщество динофлагеллят (характерные виды *Protoperidinium pellucidum* и *Dinophysis acuminata*, сходство ФП – 23%). Каждое из сообществ было приурочено к водам с определенными структурными и динамическими характеристиками. Сообщество *Skeletonema* вегетировало в Двинском заливе, для вод которого характерны выраженная стратификация, самая высокая температура и низкая соленость поверхностного слоя по сравнению с другими районами моря. Глубина перемешиваемого слоя была меньше протяженности фотического слоя. Следует отметить, что ФП в вершине Двинского залива на ст. 41, где поверхностный слой был сформирован пресными водами, не вошел ни в одну группу сходства. Сообщество *Thalassiosira* приурочено к перемешан-

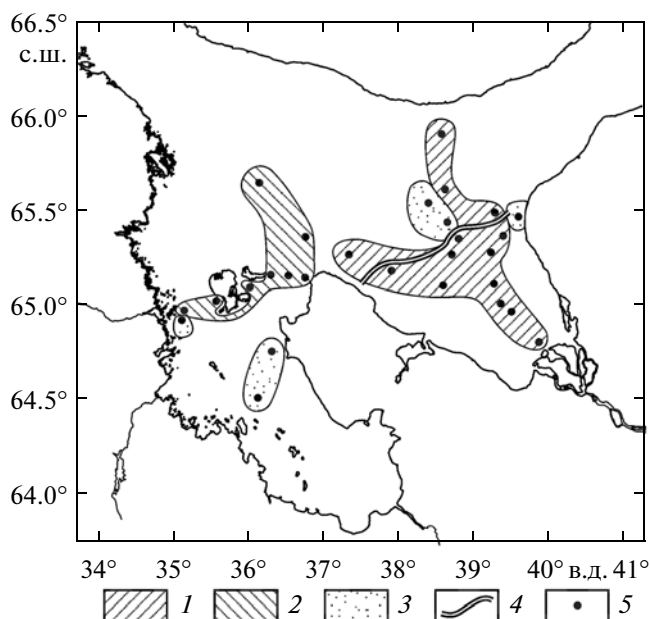


Рис. 3. Распределение сообществ фитопланктона по акватории моря.

1 – сообщество *Skeletonema*, 2 – сообщество *Thalassiosira*, 3 – сообщество динофлагеллят, 4 – солесный фронт, 5 – станции отбора проб.

ным водам Онежского залива в районе Соловецких островов и у Поморского берега (ст. 18), а также к водам Бассейна, прилегающим к Онежскому заливу. Поверхностные воды характеризовались самой низкой температурой и высокой солесностью по сравнению с другими районами моря. Глубина перемешиваемого слоя превышала протяженность фотического слоя. Сообщество динофлагеллят отмечено в стратифицированных водах, включая акваторию Бассейна, прилегающую к Двинскому (станции 49, 50) и Онежскому (ст. 2-II) заливам, а также в Онежском заливе у Поморского берега (ст. 63). Помимо этого сообщество динофлагеллят вегетировало и в нестратифицированных водах в центре Онежского залива (ст. 65) и у Поморского берега (ст. 68). Температура поверхностного слоя была выше, а солесность ниже, чем на других станциях в нестратифицированных водах Онежского залива. В эту же группу сходства вошел ФП на ст. 51 в Двинском заливе, подверженной влиянию стокового течения Северной Двины.

Биомасса фитопланктона. В пределах акватории развития каждого из сообществ биомасса ФП варьировала в значительной степени. В Двинском заливе, где вегетировало сообщество *Skeletonema*, наибольшая биомасса ФП в поверхностном слое (B_0) отмечена у внутренней границы солесного фронта на ст. 7 (I этап) и ст. 53 (II этап), за фронтальной зоной на ст. 9 (I этап), где поверхностные воды находились под влиянием стокового течения Северной Двины, а также на ст. 37 (II этап),

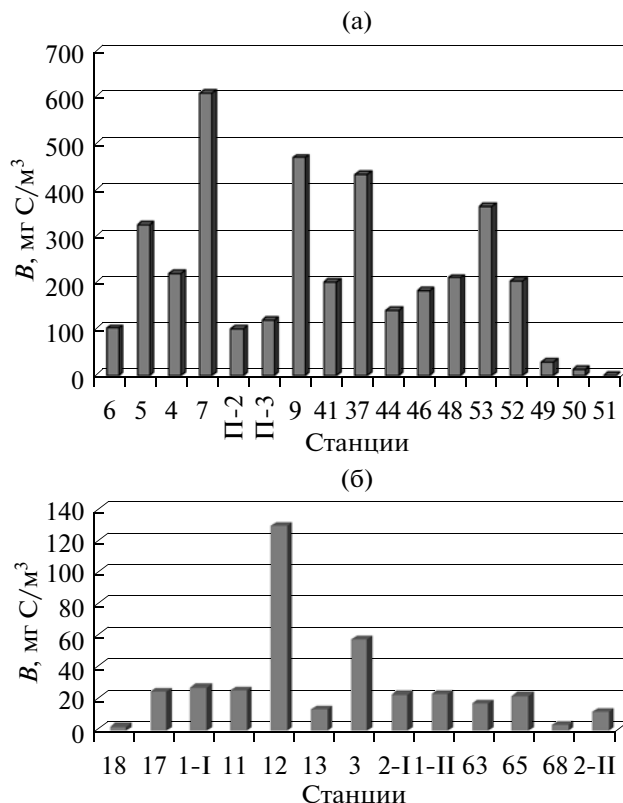


Рис. 4. Биомасса фитопланктона в поверхностном слое в Двинском (а) и Онежском (б) заливах и прилегающих к ним водах Бассейна.

располагавшейся в зоне трансформации промежуточных вод Бассейна при их подъеме вдоль склона в вершине залива (рис. 4а). За солесным фронтом на первом этапе исследований вегетировало сообщество *Skeletonema*, тогда как на втором этапе (станции 49 и 50) уже отмечалось сообщество динофлагеллят.

Вклад *S. costatum* в B_0 составлял на первом этапе 60% (ст. П-3) – 94% (станции 5, 7, 9), а через неделю колебался от 81% (ст. 37) до 95% (ст. 46). На ст. 41, где поверхностный слой был представлен пресными водами, преобладала *Aulacoseira italica*, а вклад *S. costatum* составлял только 16% (суммарная биомасса ФП 201 мг С/м³). На разных станциях колонии *S. costatum* находились в разных состояниях, отмечены как нормальные неагрегированные колонии, так и колонии в пучкообразных конгломератах. С 21 по 23 июня конгломераты преобладали только на станциях 6, П-2 и П-3, тогда как с 29 по 30 июня на всех станциях практически все колонии *S. costatum* были сгруппированы в конгломераты.

Биомасса планктонных водорослей при выраженной стратификации резко убывала с глубиной за исключением ст. 46, где максимум биомассы наблюдался на глубине 4 м (рис. 5). Соответственно,

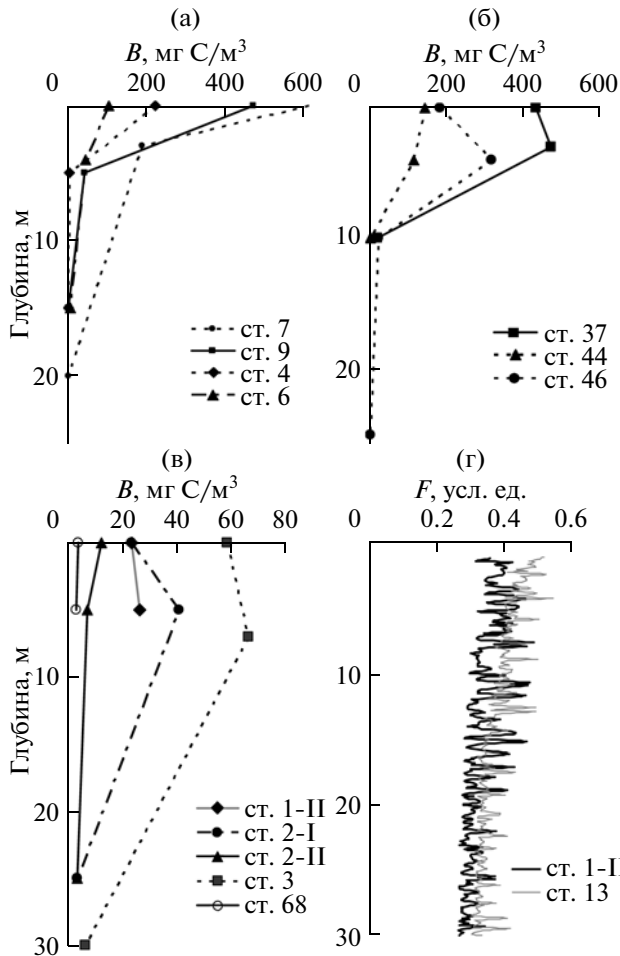


Рис. 5. Вертикальное распределение биомассы фитопланктона (а, б, в) и флуоресценции хлорофилла (г) в Двинском (а, б) и Онежском (в, г) заливах и прилегающих к ним водах Бассейна.

величину интегральной биомассы в столбе воды под 1 м² ($B_{инт}$) до глубины 25 м (рис. 6а) определяло обилие водорослей в поверхностном слое. На первом этапе исследований *S. costatum* доминировала до глубины 15–20 м на всех станциях, за исключением ст. 6, где на горизонте 4 м основной вклад в биомассу давала гетеротрофная водоросль *Ebria tripartita*, а также ст. 4, на которой на глубине 15 м преобладали динофлагелляты *Gyrodinium estuariale* и *Prorocentrum minimum*. На втором этапе исследований *S. costatum* доминировала до глубины 10 м, а на ст. 44 – до 25 м. На станциях 46 и 48 на горизонте 25 м ФП имел сходную структуру с преобладанием неидентифицированных мелких жгутиковых и коккоидных водорослей, а также миксотрофной динофлагелляты *Karlodinium veneticum*. Такое сходство структуры ФП согласуется с заключением о том, что на глубине 25 м станций 46 и 48 располагались промежуточные воды Бассейна, втянутые в залив компенсационным течением. Следует от-

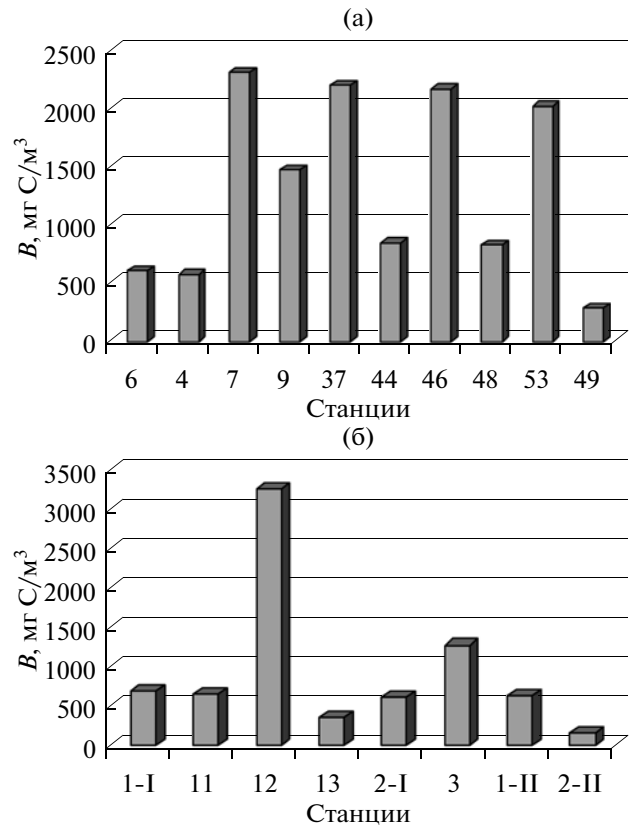


Рис. 6. Интегральная (в столбе воды под 1 м²) биомасса фитопланктона в Двинском (а) и Онежском (б) заливах и прилегающих к ним водах Бассейна.

метить, что на мелководной ст. 37 (глубина 12 м) в вершине залива на горизонте 10 м при солёности 26.4 епс основной вклад в суммарную биомассу давала цианобактерия *Woronichinia compacta*. В распресненном поверхностном слое ст. 37 и на всех горизонтах других станциях эта цианобактерия отсутствовала. *W. compacta* – эвригалинная цианобактерия, обилие которой мало зависит от солёности, но повышается в условиях интенсивного вертикального перемешивания [29]. Доминирование *W. compacta* в придонном слое согласуется с заключением о подъеме промежуточных вод в районе ст. 37.

У структурного фронта, разделяющего стратифицированные воды Бассейна и перемешанные воды Горла (ст. 10), ФП по структуре был сходен с фитопланктоном Двинского залива (одна группа сходства – сообщество *Skeletonema*). Средняя суммарная биомасса в слое 0–3 м составляла 60 мг С/м³.

В целом в третьей декаде июня в Двинском заливе и прилегающих водах Бассейна (включая сообщества *Skeletonema* и динофлагеллят) средние значения B_0 и $B_{инт}$ составили 218 ± 169 мг С/м³ ($n = 17$) и 1326 ± 783 мг С/м² ($n = 14$), соответственно. В единицах сырого веса значения B_0 ко-

лебались в пределах 4–7015 мг/м³, среднее значение составило 2369 ± 1951 мг/м³.

На акватории Онежского залива и прилегающих водах Бассейна, где вегетировали сообщества *Thalassiosira* и динофлагеллят, наибольшее значение B_o отмечено посередине пролива Восточная Соловецкая Салма (ст. 12, рис. 4б). На большинстве станций ФП в слое 0–30 м был распределен равномерно, выявлены также случаи (станции 2-I и 3) незначительного увеличения биомассы на глубинах 5–7 м и снижения биомассы на 25–30 м (рис. 5в). О равномерном вертикальном распределении ФП на станциях, где пробы отбирали только с поверхностного горизонта, свидетельствует равномерное распределение по глубине флуоресценции хлорофилла (рис. 5г).

В нестратифицированных водах Онежского залива, где вегетировало сообщество *Thalassiosira*, доминировала *Thalassiosira nordenskiöldii*. Наиболее высокий вклад этой водоросли в суммарную биомассу ФП (58–97%) отмечался у Соловецких островов и в проливе Восточная Соловецкая Салма. При повторной съемке на ст. 1 (ст. 1-II) доля *Thalassiosira nordenskiöldii* снизилась с 89% до 30%, и существенный вклад в суммарную биомассу (до 40%) стала давать крупноклеточная диатомея *Coscinodiscus concinnus*. А вот на ст. 2 за восьмидневный срок произошла даже смена сообщества *Thalassiosira* (ст. 2-I) на сообщество динофлагеллят (ст. 2-II). Среднее значение B_o на акватории, где вегетировало сообщество *Thalassiosira*, составило 37 ± 38 мг С/м³. С учетом равномерного вертикального распределения водорослей, ориентировочные (рассчитанные по B_o) величины $B_{\text{инт}}$ изменялись от 344 мг С/м² до 3255 мг С/м² (рис. 6б).

У сообщества динофлагеллят как в стратифицированных, так и в нестратифицированных водах значения B_o были невысокие и изменялись от 0.6 мг С/м³ (ст. 51) до 29 мг С/м³ (ст. 49) (среднее 15 ± 11 мг С/м³). В разных районах моря наибольший вклад в B_o давали разные виды. Так в центральной части Онежского залива в перемешанных водах на ст. 65 доминировала водоросль *Prorocentrum minimum* (миксотроф), а ближе к Онежскому берегу в стратифицированных водах на ст. 63 преобладали *Heterocapsa triquetra* (миксотроф) и *Protoperdinium pellucidum* (гетеротроф). В стратифицированных водах Бассейна (станции 2-II, 49, 50) доминировали *Dinophysis acuminata* (миксотроф) и виды рода *Protoperdinium* (гетеротрофы). На ст. 2-II $B_{\text{инт}}$ была ниже, чем за восемь дней до этого и составила 148 мг С/м².

В целом в поверхностном слое в Онежском заливе и прилегающих водах Бассейна биомасса ФП, представленного сообществами *Thalassiosira* и динофлагеллят изменялась в пределах 3–130 мг С/м³

(среднее 30 ± 33 мг С/м³, $n = 13$). Значения $B_{\text{инт}}$ варьировали от 148 до 3255 мг С/м² (среднее 946 ± ± 987 мг С/м², $n = 8$). В единицах сырого веса биомасса в поверхностных водах колебалась в пределах 61–2684 мг/м³ при среднем значении 549 ± 699 мг/м³. Среднее значение B_o в Онежском заливе и прилегающих водах Бассейна было достоверно ($p = 0.0004$) меньше B_o в Двинском заливе с прилегающими к нему водами Бассейна, тогда как средние значения $B_{\text{инт}}$ в этих двух районах моря достоверно не различались.

В целом на исследованной акватории моря средние значения B_o и $B_{\text{инт}}$ составили соответственно 134 ± 157 мг С/м³ ($n = 37$) и 1157 ± 874 мг С/м² ($n = 18$). В единицах сырого веса биомасса в поверхностных водах колебалась в пределах 4–7015 мг/м³ при среднем значении 1558 ± 1747 мг/м³.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные результаты показали, что в конце июня – начале июля в Белом море, как и в других морских экосистемах, значительную пространственную вариабельность ФП определяют структура и динамика вод. К водам с определенными структурными и динамическими характеристиками было приурочено определенное сообщество ФП. Сообщество *Skeletonema* вегетировало в Двинском заливе, для вод которого характерны выраженная стратификация, самая высокая температура и низкая соленость поверхностного слоя по сравнению с другими районами моря. Сообщество *Thalassiosira* приурочено к перемешанным водам Онежского залива и прилегающим районам Бассейна с низкой температурой и высокой соленостью. Сообщество динофлагеллят отмечено как в стратифицированных водах, так и нестратифицированных водах в разных районах моря.

Интенсивное развитие ФП весной (конец апреля–май) ведет к практически полному истощению биогенных элементов в верхней (до пикноклина) части фотического слоя. Сильное ресурсное лимитирование, увеличение скорости и масштабов оседания клеток водорослей и усиление пресса выедания ведут к снижению биомассы ФП в начале лета. В этот период развитие ФП лимитировано, как правило, недостатком азота и идет в основном за счет его регенерируемых форм [7]. Преимущество в таких условиях получают миксотрофные и гетеротрофные формы. Пример такой ситуации – районы моря, где вегетирует сообщество с доминированием динофлагеллят. Однако в верхнюю часть водного столба могут поступать новые биогенные элементы в результате действия локальных гидрофизических процессов, таких как интенсивное приливное перемешивание (пример, перемешанные воды Онежского залива у Соловецких островов, сообщество

Thalassiosira) и сток речных вод, богатых азотом и кремнием (Двинский залив, сообщество *Skeletonema*). Для конца июня показана существенная неоднородность распределения биогенных элементов по акватории моря [14]. Гидродинамические условия в пределах акватории развития каждого из сообществ тоже варьируют и, соответственно, биомасса ФП распределена неравномерно. В частности, в Двинском заливе поступление биогенных элементов из глубинных слоев происходит в динамически активных зонах, таких как внутренняя граница соленостного фронта, зона трансформации промежуточных вод Бассейна при их подъеме вдоль склона в вершине залива, периферия стокового течения Северной Двины. В таких динамически активных зонах биомасса ФП выше.

Согласно данным по сезонной динамике ФП в губе Чупа и проливе Великая Салма Кандалакшского залива, *S. costatum* встречается в планктоне круглый год, максимального обилия достигает в июле—начале августа [2, 5]. Наибольшая численность *S. costatum* в поверхностном слое в губе Чупа в июне 1986 г. составляла 0,8 млн кл/л, а в июле она возрастала до 8,8 млн кл/л [19]. В Двинском же заливе в период наших исследований численность *S. costatum* варьировала в пределах 3–15 млн кл/л, т.е. максимальные значения были больше таковых, зарегистрированных в губе Чупа. Обилие ФП с доминированием *S. costatum* было отмечено в Двинском заливе и в июне 1991 г. [12]. Таким образом, в Двинском заливе цветение *S. costatum* происходит в более ранние сроки, чем в Кандалакшском заливе, и достигает больших масштабов.

К концу июня цветение *S. costatum*, по-видимому, подошло к фазе завершения. Косвенным свидетельством этому служит состояние колоний водоросли в последних числах месяца, когда большинство колоний были агрегированы в конгломераты. Образование конгломератов у *S. costatum* происходит путем “склеивания” отдельных колоний за счет образования катионных связей между полисахаридами клеточных стенок [27, 37]. Конгломераты могут достигать размеров от 50 мкм до почти 1 мм [37]. Агрегированность *S. costatum* повышается при лимитировании недостатком биогенных элементов [28] и увеличении температуры воды [37]. По-видимому, оба эти фактора были ответственны за увеличение агрегированности *S. costatum* в водах Двинского залива к концу июня. В период с 29 по 30 июня поверхностные воды были более прогреты, чем 21–23 июня, а высокие значения биомассы *S. costatum* дают основание полагать, что на состоянии популяции стала сказываться нехватка биогенных элементов. Согласно данным [1] в конце июня ФП фотического слоя Двинского залива в районе соленостного фронта лимитирован недостатком минерального фосфора и кремния. За соленостным фронтом 21–23 июня в популяции *S. costatum*

преобладали именно конгломераты, а через неделю в этом районе *S. costatum* “исчезла” из планктона. Отсутствие *S. costatum* в фотическом слое могло быть обусловлено оседанием ее конгломератов, скорость оседания которых в два раза выше, чем у неагрегированных колоний [37]. Не следует исключать также влияние пресса выедания зоопланктоном, а также гетеротрофными и миксотрофными динофлагеллятами. В частности, для многих миксотрофных динофлагеллят, включая *Heterocapsa triquetra*, *Dinophysis acuminata*, *Prorocentrum minimum*, а также гетеротрофных представителей рода *Protoberidinium*, которые были встречены за соленостным фронтом, показана способность активно выедать *S. costatum* [26, 38].

Водоросли *Thalassiosira* spp. часто доминируют во время весеннего цветения ФП в разных районах Арктики [34], включая и Белое море [7]. Быстрое развитие *Thalassiosira* spp. идет при обеспеченности нитратным азотом, и при постоянном поступлении нитратов размножение может продолжаться довольно долго, что ряд авторов называет пролонгированным цветением [30]. Интенсивное приливное перемешивание в Онежском заливе, ведущее к обогащению фотического слоя нитратами, по-видимому, способствует вегетации *Thalassiosira nordenskioldii* в этом районе моря. В третьей декаде июня 1998 г. участки акватории с доминированием *Thalassiosira* spp. были выявлены на границе между Бассейном и Кандалакшским заливом, при этом в центральной части Кандалакшского залива в ФП преобладали миксотрофные и гетеротрофные динофлагелляты, включая и *Protoberidinium pellucidum* [7].

Следует подчеркнуть выраженную временную изменчивость пространственного распределения ФП в ряде районов моря. В частности, 7–8 дневного интервала оказалось достаточно для смены сообщества *Skeletonema* на сообщество динофлагеллят в водах за соленостным фронтом в Двинском заливе, а также смены сообщества *Thalassiosira* на сообщество динофлагеллят в прилегающих к Онежскому заливу водах Бассейна.

Сообщество динофлагеллят вегетировало в основном в стратифицированных водах, что согласуется с экологической характеристикой этой группы водорослей [31]. Исключением является ст. 65 в центральной части Онежского залива. Здесь в перемешанных водах при температуре поверхностного слоя 9,6°C и солености 25,4 епс доминировала водоросль *Prorocentrum minimum*. Более того, численность *P. minimum* на этой станции была на порядок выше, чем в стратифицированных водах у Онежского берега (ст. 63), а также в Двинском заливе с прилегающими к нему районами Бассейна. *P. minimum* является широко распространенным эвритермным, эвригалинным видом, формирующим в ряде случаев мощные цветения.

В большинстве случаев массовое развитие *P. minimum* ассоциировано со стратифицированными водами с прогретым (12–28°C) и распресненным (5–10 епс) поверхностным слоем [23]. Однако отмечены случаи цветения этой водоросли и в перемешанных водах с относительно невысокой температурой (порядка 7°C) и соленостью 32.8–33 епс [35]. Способность выживать и увеличивать численность в условиях интенсивного вертикального перемешивания показана для целого ряда динофлагеллят [36]. Конкурентное преимущество *P. minimum* в нестратифицированных водах Онежского залива в условиях недостатка световой энергии (протяженность фотического слоя меньше перемешиваемого слоя), может быть обусловлено высокой пластичностью его фотосинтетического аппарата. Эта водоросль способна выживать и размножаться при экстремально низкой освещенности в течение долгого времени [22].

В поверхностном слое Онежского залива с прилегающими водами Бассейна биомасса ФП была меньше, чем в Двинском заливе, тогда как величины интегральной биомассы не различались. Т.е. ФП в перемешанных водах Онежского залива был относительно равномерно распределен в столбе воды, тогда как примерно такая же биомасса ФП в стратифицированных водах Двинского залива была приурочена к поверхностному 3–5 м слою. Более высокая биомасса ФП в поверхностных водах Двинского залива по сравнению с Онежским согласуется с распределением хлорофилла [10]. Так в Двинском заливе концентрация хлорофилла *a* в третьей декаде июня варьировала в пределах 2.1–8.8 мкг/л, а в Онежском заливе — от 0.4 до 2.9 мкг/л [10]. Аналогичные значения были отмечены и в июне 1991 г., когда в Двинском заливе концентрация хлорофилла *a* варьировала в пределах 1.9–9.8 мкг/л, а в Онежском заливе в пределах 0.54–1.16 мкг/л [14].

Сопоставление с данными по обилию ФП в конце июня 1998 г. в Кандалакшском заливе [7] показывает, что биомасса ФП поверхностного слоя в Онежском заливе не отличается, а в Двинском заливе выше, чем V_0 в Кандалакшском заливе в 1998 г. Средние величины интегральной биомассы в Онежском и Двинском заливах в 2008 г. и Кандалакшском заливе в 1998 г. достоверно не различались.

В конце июня — начале июля 1991 г. биомасса ФП в поверхностном слое в единицах сырого веса изменялась в пределах 8–24000 мг/м³ при среднем значении 3200 мг/м³ [12]. Более низкие значения биомассы, полученные в настоящей работе (4–7015 мг/м³, среднее 1558 ± 1747 мг/м³), могут быть обусловлены использованием разных методов количественного учета водорослей. В работе [12] применяли метод замораживания на фильтрах (filter-transfer-freeze method), при этом от-

фильтровывали пробы малого объема (2–10 мл), что может дать завышенные оценки численности и биомассы водорослей [20]. Не следует также исключать межгодовую изменчивость обилия ФП в Белом море [7]. Однако близкие значения концентрации хлорофилла в 1991 г. [14] и 2008 г. [10] делают последнее предположение маловероятным.

Авторы благодарят экипаж НИС “Эколог” и А.А. Ключиткина, А.В. Митрохова, А.С. Филиппова за помощь в экспедиции, академика А.П. Лисицына и чл.-корр. РАН Н.Н. Филатова за поддержку.

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ № 12-04-00477-а и № 11-05-00087-а и Программы 23 фундаментальных исследований Президиума РАН (проект “Трансевропейский меридиональный морской эколого-геохимический разрез”).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аржанова Н.В., Грузевич А.К., Сапожников В.В. Гидрохимические условия в Белом море летом 1991 г. // Комплексные исследования экосистемы Белого моря. М.: ВНИРО, 1994. С. 25–52.
2. Белевич Т.А., Ильяш Л.В. Обилие пикофитопланктона в проливе Великая Салма Белого моря // Микробиология. 2012. Т. 81. № 3. С. 389–395.
3. Дерюгин К.М. Фауна Белого моря и условия ее существования // Исследования морей СССР. Л.: Государственный гидрологический институт, 1928. Вып. 7–8. 511 с.
4. Ильяш Л.В., Кольцова Т.И., Федоров В.Д. Пространственное распределение фитопланктона Белого моря в летний период // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биология. 2002. № 4. С. 34–41.
5. Ильяш Л.В., Житина Л.С., Федоров В.Д. Фитопланктон Белого моря. М.: Янус-К, 2003. 168 с.
6. Ильяш Л.В., Радченко И.Г., Шевченко В.П. и др. Пространственное распределение фитопланктона Белого моря в конце лета в связи со структурой и динамикой вод // Океанология. 2011. Т. 51. № 6. С. 1054–1063.
7. Ильяш Л.В., Ратькова Т.Н., Радченко И.Г., Житина Л.С. Фитопланктон Белого моря // Система Белого моря. Т. II. Водная толща и взаимодействующие с ней атмосфера, криосфера, речной сток и биосфера / Отв. ред. Лисицын А.П. М.: Научный мир, 2012. С. 605–639.
8. Киселев И.А. Фитопланктон Белого моря // Исследования русских морей. Л.: Российский гидрологический институт, 1925. Вып. 2. № 105. С. 1–43.
9. Киселев И.А. Особенности распределения фитопланктона в Белом море // Материалы по комплексному изучению Белого моря. Вып. 1. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1957. С. 282–304.
10. Кравчишина М.Д., Лисицын А.П., Ключиткин А.А. и др. Концентрация фитопигментов по данным изучения дискретных проб в толще вод Белого моря // Система Белого моря. Т. III. Рассеянный осадочный материал гидросферы, микробные про-

- цессы и загрязнения / Отв. ред. Лисицын А.П. М.: Научный мир, 2013. С. 190–198.
11. Лисицын А.П., Шевченко В.П., Немировская И.А. и др. Развитие четырехмерной океанологии и создание фундаментальных основ комплексного мониторинга морских экосистем (на примере Белого моря) // Физические, геологические и биологические исследования океанов и морей / Отв. ред. Шаповалов С.М. М.: Научный мир, 2010. С. 559–597.
 12. Мордасова Н.В., Вентцель М.В. Особенности распределения фитопигментов и биомассы фитопланктона в Белом море в летний сезон // Комплексные исследования экосистемы Белого моря. М.: ВНИРО, 1994. С. 83–92.
 13. Пантюлин А.Н. Динамика, структура и водные массы // Система Белого моря. Т. II. Водная толща и взаимодействующие с ней атмосфера, криосфера, речной сток и биосфера / Отв. ред. Лисицын А.П. М.: Научный мир, 2012. С. 309–379.
 14. Сапожников В.В., Аржанова Н.В., Мордасова Н.В. Гидрохимические особенности биопродуктивности и продукционно-деструкционные процессы в Белом море // Система Белого моря. Т. II. Водная толща и взаимодействующие с ней атмосфера, криосфера, речной сток и биосфера / Отв. ред. Лисицын А.П. М.: Научный мир, 2012. С. 433–473.
 15. Сергеева О.М. Распределение фитопланктона в Бассейне Белого моря в июле 1972 г. и в августе 1973 г. // Исследования фитопланктона в системе мониторинга Балтийского моря и других морей СССР. М.: Гидрометеиздат, 1991. С. 82–94.
 16. Суханова И.Н., Флинт М.В., Мошаров С.А. и др. Структура сообществ фитопланктона и первичная продукция в Обском эстуарии и на прилежащем Карском шельфе // Океанология. 2010. Т. 50. № 5. С. 785–800.
 17. Тимонов В.В. Схема общей циркуляции вод Бассейна Белого моря и происхождение его глубинных вод // Тр. ГОИН. 1947. Вып. 1 (13). С. 118–131.
 18. Федоров В.Д., Житина Л.С., Корсак М.Н., Белая Т.И. Распределение биомассы и продукции фитопланктона в Бассейне Белого моря // Биологические науки. 1980. № 11. С. 72–76.
 19. Федоров В.Д., Кольцова Т.И., Смирнов Н.А. и др. Экология планктона Белого моря. 1. Фитопланктон // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биология. 1988. № 4. С. 25–31.
 20. Cembella A., Rafuse C. The filter – transfer – freeze method for quantitative phytoplankton analysis // IOC Manuals and Guides. Microscopic and molecular methods for quantitative phytoplankton analysis / Eds. Karlson B. et al. Paris: UNESCO, 2010. № 55. P. 41–46.
 21. Clarke K.R., Warwick R.M. Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation. 2nd edition: PRIMER-E. Plymouth: Plymouth Marine Laboratory, 2001. 172 p.
 22. Harding Jr. L.W. The time-source of photoadaptation to low light in *Prorocentrum mariae-lebouriae* (Dinophyceae) // J. Phycol. 1988. V. 24. P. 274–281.
 23. Heil C.A., Glibert P.M., Fan C.L. *Prorocentrum minimum* (Pavillard) Schiller – A review of a harmful algal bloom species of growing worldwide importance // Harmful Algae. 2005. V. 4. P. 449–470.
 24. Hillebrand H., Dürselen C.-D., Kirschtel D. et al. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae // J. Phycol. 1999. V. 35. P. 403–424.
 25. <http://folk.uio.no/ohammer/past/>
 26. Jeong H.J., Yoo Y.D., Kim J.S. et al. Growth, feeding and ecological roles of the mixotrophic and heterotrophic dinoflagellates in marine planktonic food webs // Ocean Sci. J. 2010. V. 45. P. 65–91.
 27. Kjørboe T., Hansen J.L.S. Phytoplankton aggregate formation: observations of patterns and mechanisms of cell sticking and the significance of exopolymeric material // J. Plankton Res. 1993. V. 15. P. 993–1018.
 28. Kjørboe T., Andersen K.P., Dam H.G. Coagulation efficiency and aggregate formation in marine phytoplankton // Mar. Biol. 1990. V. 107. P. 235–245.
 29. Laamanen M.J. Environmental factors affecting the occurrence of different morphological forms of cyanoprokaryotes in the northern Baltic Sea // J. Plankton Research. 1997. V. 19. P. 1385–1403.
 30. Lovejoy C., Legendre L., Price N.M. Prolonged diatom blooms and microbial food web dynamics: experimental results from an Arctic Polynya // Aquat. Microb. Ecol. 2002. V. 29. P. 267–278.
 31. Margalef R. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment // Oceanol. Acta. 1978. V. 1. P. 493–509.
 32. Menden-Deuer S., Lessard E.J. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton // Limnol. Oceanogr. 2000. V. 45. P. 569–579.
 33. Moran S.B., Lomas M.W., Kelly R.P. et al. Seasonal succession of net primary productivity, particulate organic carbon export, and autotrophic community composition in the eastern Bering Sea // Deep-Sea Res. Part II: Topical Studies in Oceanography. 2012. V. 65–70. P. 84–97.
 34. Quillfeldt von C.H. Common diatom species in Arctic spring blooms: their distribution and abundance // Botanica Marina. 2000. V. 43. P. 499–516.
 35. Sabatini M.E., Akselman R., Reta R. et al. Spring plankton communities in the southern Patagonian shelf: Hydrography, mesozooplankton patterns and trophic relationships // J. Marine Systems. 2012. V. 94. P. 33–51.
 36. Smayda T.J. Turbulence, water mass stratification and harmful algal blooms: an alternative view and frontal zones as “pelagic seed banks” // Harmful Algae. 2002. V. 1. P. 95–112.
 37. Thornton D.C.O., Thake B. Effect of temperature on the aggregation of *Skeletonema costatum* (Bacillariophyceae) and the implication for carbon flux in coastal waters // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1998. V. 174. P. 223–231.
 38. Yoo, Y.D., Jeong, H.J., Kim, M.S. et al. Feeding by phototrophic red tide dinoflagellates on the ubiquitous marine diatom *Skeletonema costatum* // J. Eukaryot. Microbiol. 2009. V. 56. P. 413–420.

Contrasting Summer Phytoplankton Communities in Stratified and Mixed Waters of the White Sea

L. V. Ilyash, I. G. Radchenko, V. P. Shevchenko, R. E. Zdorovenov, A. N. Pantyulin

The species composition and biomass of phytoplankton, as well as hydrophysical characteristics of water masses were analyzed in different regions of the White Sea at 37 stations during the period from June 20 to July 3, 2008. Three communities with different structures were defined. Each community was referred to water masses with specific structure and dynamics. The community, in which *Skeletonema costatum* dominated, grew in Dvina Bay where waters were stratified and their temperature was the highest, while the salinity was the lowest in comparison with the other areas of the sea. The community, in which *Thalassiosira nordenskioeldii* dominated, was particular to Onega Bay and adjacent waters of the Basin, where waters were mixed. The temperature of waters was the lowest and salinity was the highest. The community, in which dinoflagellates dominated, grew in different areas of the sea: both in the stratified and mixed waters. The average phytoplankton biomass in the surface water layer and the total biomass under 1 m² in the studied areas were 134 ± 157 mg C/m³ ($n = 37$) и 1157 ± 874 mg C/m² ($n = 18$), respectively.