

УДК 551.465

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ФИТОПЛАНКТОНА БЕЛОГО МОРЯ ПРИ НЕТИПИЧНОМ ДОМИНИРОВАНИИ ДИНОФЛАГЕЛЛЯТ (ИЮЛЬ 2009 г.)

© 2016 г. Л. В. Ильяш¹, Л. С. Житина¹, Т. А. Белевич¹, В. П. Шевченко², М. Д. Кравчишина², А. Н. Пантюлин³, А. В. Толстикова⁴, А. Л. Чульцова⁵

¹Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет

²Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва

³Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, географический факультет

⁴Институт водных проблем Севера Карельского НЦ РАН, Петрозаводск

⁵Северо-Западное отделение Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Архангельск
e-mail: ilyashl@mail.ru

Поступила в редакцию 17.02.2015 г.

После доработки 20.05.2015 г.

Видовой состав и биомасса фитопланктона, концентрация хлорофилла “а” и биогенных элементов, а также сопутствующие гидрофизические условия были исследованы в Белом море с 6 по 11 июля 2009 г. Температура поверхностного слоя воды была ниже среднемноголетних значений, характерных для июля. На всей исследованной акватории доминировали динофлагелляты, что нетипично для этого периода. Мы предполагаем, что динофлагелляты занимали лидирующее положение в сообществе вследствие недостаточной для развития диатомей скорости регенерации биогенных элементов, обусловленной низкой температурой воды. Обилие и структура фитопланктона зависели от структуры вод. При этом различия в структуре фитопланктона определялись не сменой характерных видов, а варьированием обилия одного и того же характерного вида – *Heterocapsa triquetra*. Наибольшая биомасса фитопланктона отмечалась в слабо стратифицированных водах, где в результате приливного перемешивания происходило поступление минеральных форм биогенных элементов. В стратифицированных водах Двинского залива в период летней межени поступление биогенных элементов в фотический слой ограничено, и обилие фитопланктона было снижено. Высказано обоснованное предположение о регистрации линзы распресненных двинских вод в центральной части моря.

DOI: 10.7868/S0030157416030096

ВВЕДЕНИЕ

Для многих морских экосистем, включая шельфовые моря Арктики и субарктические акватории, показана зависимость состава и обилия фитопланктона (ФП) от структуры и динамики вод [17, 18, 28, 42]. Гидрологическому режиму каждого моря присущи свои характерные черты, которые в первую очередь определяются водообменом с океаном, топографией береговой линии, рельефом дна, речным стоком и преобладающими ветрами. Все это обуславливает специфичность основных механизмов формирования пространственной неоднородности ФП в каждом водоеме.

Белое море расположено в субарктической зоне, однако абиотические условия в водоеме характеризуются рядом черт, свойственным арктическим морям. Среди таких черт следует отметить наличие ледового покрова в течение продолжительного периода времени (до шести месяцев),

низкую освещенность в зимний период, наличие полярной ночи и выраженную сезонность всех биологических процессов [22]. С другой стороны, по температуре поверхностного слоя в летний период Белое море приближается к умеренным морям [13, 22]. На акватории моря выделяются районы с выраженной горизонтальной термохалинной структурированностью вод (при вертикальной однородности градиенты характеристик направлены горизонтально, например, воды Горла и у Соловецких островов в Онежском заливе) и районы с вертикальной термохалинной структурой вод (Кандалакшский и Двинский заливы, Бассейн). Динамика вод имеет сложный характер и изменяется по сезону [13]. Предыдущие исследования ФП Белого моря, показали, что к водам с определенными структурными и динамическими характеристиками приурочены сообщества ФП, различающиеся по структуре и обилию [4–7]. Сезонной динамике ФП в Белом море присуще наличие двух

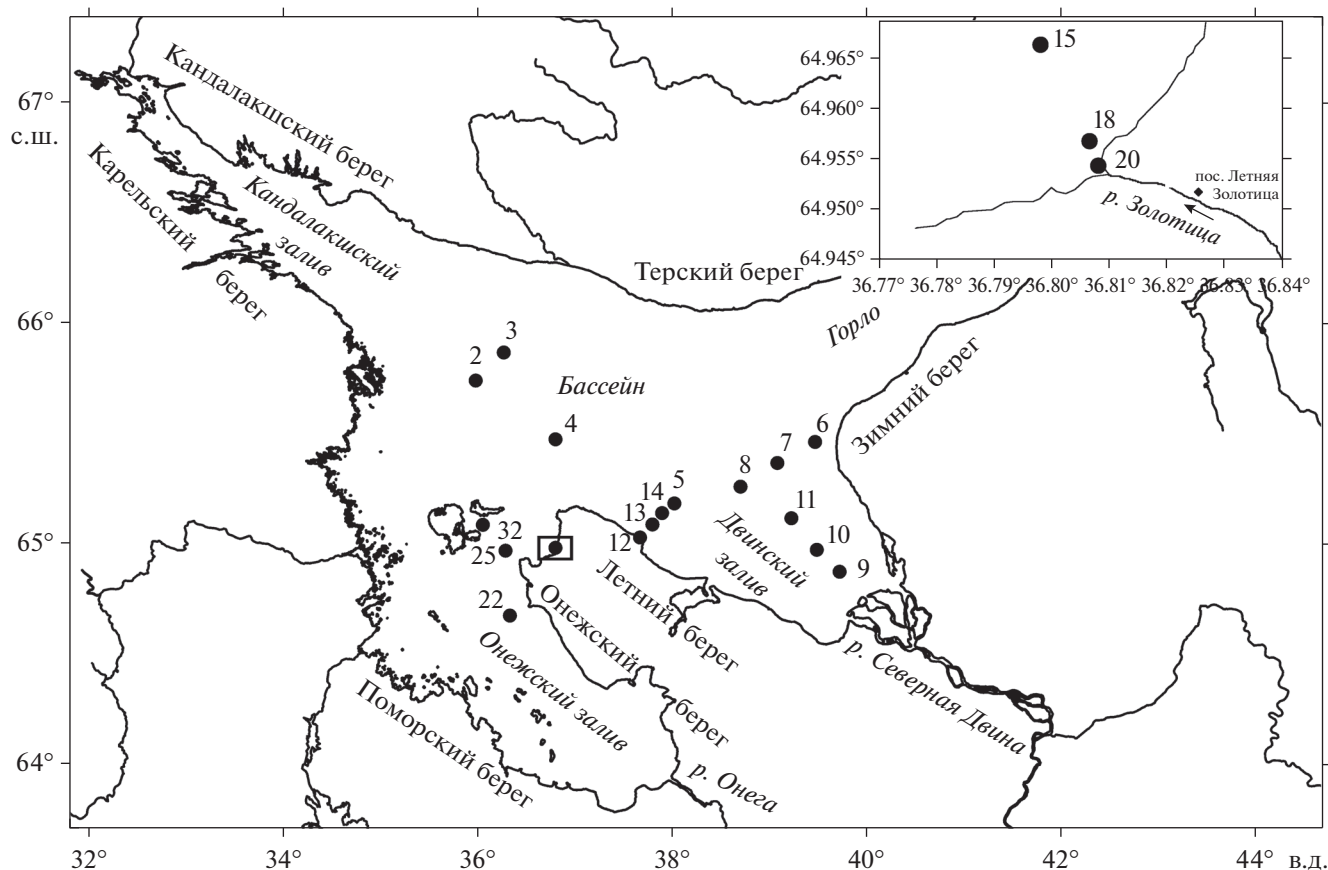


Рис. 1. Расположение станций с отбором проб фитопланктона.

пиков обилия — весеннего (апрель—май) и летнего (конец июня—июль) с доминированием диатомовых водорослей [3, 5]. Преобладание диатомовых водорослей в июле наблюдали в разных районах моря и в разные годы [3, 5, 6, 12, 15]. При этом на отдельных локальных участках акватории отмечали случаи преобладания динофлагеллят. Ситуации, когда динофлагеллянты доминируют в ФП на большей части акватории моря, характерны для периодов низкой концентрации биогенных элементов в верхнем перемешанном слое в конце мая—первой половине июня и августе после соответственно весеннего и летнего пиков с преобладанием диатомовых [3, 5].

В настоящей работе охарактеризовано пространственное распределение видового состава, обилия, структуры фитопланктона на акватории Белого моря в первой декаде июля 2009 г., когда на всей исследованной акватории преобладали динофлагеллянты. При этом различия в структуре ФП определялись не сменой характерных видов, а варьированием обилия одного и того же характерного вида динофлагеллят — *Heterocapsa triquetra*. Пространственное распределение фитопланктона проанализировано в связи с гидродинамическими процессами. Эта работа является

важным звеном многодисциплинарных исследований по проекту “Система Белого моря” (руководитель — академик А.П. Лисицын) [8, 9].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили пробы, отобранные на акватории Белого моря на 16 станциях (рис. 1) с 6 по 11 июля 2009 г. в ходе рейса НИС “Эколог”. На комплексных судовых станциях мультипараметрическим зондом STD90M (Sea & Sun) проводили вертикальное зондирование для измерения интенсивности флуоресценции хлорофилла, температуры (T), солёности (S) и плотности (δ) [19]. Степень стратификации водного столба оценивали двумя индексами: (1) по среднему градиенту плотности между глубинами 20 м и 1 м, ($E = \Delta\delta/\Delta z$) [11] и по частоте Брента-Вайсяля (N^2) [48]. Для расчетов индексов на станциях с глубиной <20 м (станции 6, 9 и 15) использовали значения плотности воды придонного слоя. Между индексами E и N^2 выявлена значимая линейная корреляция ($r^2 = 0.97$, $p < 0.0001$), поэтому при дальнейшем анализе использовали только индекс E . На станциях 18 и 20 в эстуарии реки Золотица глубина не превышала 2 м, соот-

ветственно для этих станций индекс E не рассчитывали.

Коэффициент поглощения фотосинтетически активной радиации (ФАР) K_d рассчитывали по глубине исчезновения белого диска [43], границей фотической зоны принимали глубину с 1% ФАР.

Воду отбирали с поверхностного горизонта, а на станциях 2, 5 и 22 — с нескольких горизонтов 10-литровыми батометрами Нискина. Определение растворенных минеральных форм фосфора, кремния и нитритного азота проводили согласно методам [14]. Определение концентрации хлорофилла “а” (хл “а”) проводили флуорометрическим методом [21] с помощью флуорометра Trilogy 1.1 (Turner Designs, США), предварительно откалиброванного при помощи стандарта — порошка хл “а” (С6144-1MG “Sigma”, Австрия), в растворе которого концентрация пигмента определена спектрофотометрически.

Для исследования фитопланктона пробы воды (объемом 1 л) 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 объема клеток определяли методом геометрического подобия [31] с последующим переводом в единицы углерода по аллометрическим зависимостям [41]. Отнесение водорослей к фотоавтотрофам, миксотрофам или гетеротрофам проводили на основе литературных данных [3, 33].

Для анализа сходства сообществ фитопланктона использовали пакет анализа экологических данных PRIMER Version 5.2.4 [24]. В качестве характеристики структуры фитопланктона рассчитывали значения биомассы популяций водорослей (мг С/м³). 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). Характерные виды, обуславливающие высокое сходство внутри каждой группы проб, выделяли с помощью процедуры SIMPER [24]. Достоверность различий средних значений биомассы оценивали по критерию Манна–Уитни. Для оценки зависимости между биомассой фототрофного фитопланктона и концентрацией хл “а” рассчитывали коэффициент корреляции Спирмена (R_s). Расчеты проводили с использованием программы PAST.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Гидрофизические условия и концентрация биогенных элементов. В первой декаде июля 2009 г. температура поверхностного слоя на исследован-

ной акватории изменялась от 7.9 до 13.3°C (таблица), что ниже значений, отмечавшихся в этот период сезона в другие годы [6, 15, 16]. На исследованной акватории стабильность водного столба, глубина пикноклина и соленость поверхностного слоя (таблица) существенно варьировали. Слабо стратифицированные воды отмечены в Онежском заливе (станции 32, 25 и 22) и на ст. 4 в Бассейне. Слабая стратификация водного столба, низкая температура и повышенная соленость поверхностного слоя на ст. 4 свидетельствуют о том, что эта акватория Бассейна, как и станции в Онежском заливе, находилась под воздействием приливного перемешивания. Поверхностные воды Двинского залива были более прогреты (за исключением ст. 6) и характеризовались меньшей соленостью по сравнению с Бассейном (за исключением ст. 3) и водами Онежского залива (таблица). Низкая температура и повышенное значение солености на ст. 6 свидетельствуют о том, что эта акватория находилась под воздействием вод Горла. Обращает на себя внимание относительно низкая соленость поверхностных вод (24.1 епс) на ст. 3 в Бассейне. На наш взгляд это обусловлено тем, что поверхностный слой на ст. 3 представлял собой линзу вод из Двинского залива. Основанием для такого заключения является нетипичное распространение опресненных вод Северной Двины в сторону Бассейна во время половодья в мае из-за преобладания северо-восточного ветра. О пространственном распространении вод Северной Двины судили на основе данных спутникового сканера цвета MODIS-Aqua (<http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/>).

Глубина фотического слоя в Бассейне достигала 24–29 м, в Двинском заливе — 10–19 м, в Онежском заливе — 15–24 м.

В поверхностном слое концентрация растворенного неорганического фосфора была ниже среднееголетних значений для летнего периода [10], концентрация кремния соответствовала среднееголетним значениям в Бассейне и Двинском заливе, а в Онежском даже превосходила таковые (таблица). На всей исследованной акватории концентрация кремния была выше порога лимитирования развития диатомовых водорослей (1–3 мкг-ат/л) [20, 40]. С глубиной концентрация биогенных элементов увеличивалась.

Структура фитопланктона. Анализ структуры ФП выявил три группы станций — I, II и III (рис. 2а). В группу I вошли мелководные станции 18 и 20 в эстуарии реки Золотица (Онежский залив). Сходство ФП на этих станциях составило 47%. Характерными видами были динофлагеллята *Heterocapsa triquetra* и центрическая диатомовая водоросль *Actinocyclus curvatulus*. Их вклад в суммарную биомассу составил 28 и 10% соответственно при среднем обилии 6.3 и 2.2 мг С/м³.

Глубина на станциях и верхняя граница пикноклина (цифры в скобках), температура (T , °C), соленость (S , епс), концентрация нитритного азота ($N-NO_2$, мкг-ат/л), фосфора ($P-PO_4$, мкг-ат/л), кремния (Si , мкг-ат/л), биомасса фитопланктона (B_o , мг C/m^3) и концентрация хлорофилла "а" (хл "а", мг/ m^3), численность вегетативных клеток и спор *Heterocapsa triquetra* в поверхностном слое

№ станции	Глубина, м	T	S	$N-NO_2$	$P-PO_4$	Si	B_o	хл "а"	<i>H. triquetra</i>	
									кл/л	спор/л
Двинский залив										
12	15 (1)	12.2	24.1	0.02	0.04	3.99	13.3	1.39	3026	5967
13	75 (11)	11.7	24.9	0.01	0.03	3.90	10.8	1.48	1000	8500
14	81 (11)	11.8	24.5	0.01	0.04	3.90	13.9	0.84	1700	6120
5	98 (11)	11.6	24.4	0.01	0.05	4.33	6.1	1.08	425	2873
8	123 (8)	11.3	22.1	0.03	0.03	8.67	17.2	1.28	1632	3196
7	70 (1)	10.5	21.5	0.24	0.05	9.93	12.1	1.11	731	2040
6	23 (1)	6.5	25.0	0.19	0.15	8.62	8.6	0.88	627	2211
11	78 (9)	11.7	20.6	0.04	0.09	12.32	11.7	1.00	462	1386
10	54 (1)	13.3	15.1	0.08	0.12	28.28	17.9	0.84	3729	3762
9	16.5 (1)	12.8	15.4	н.д.	н.д.	н.д.	5.5	0.98	1320	3333
Онежский залив										
22	64*	10.3	25.9	0.04	0.01	8.33	80.7	6.58	13365	104040
25	33*	7.9	26.1	0.15	0.27	11.39	29.4	1.81	7548	52054
32	60*	н.д.	н.д.	0.11	0.11	8.08	22.2	1.15	8118	14916
15	13 (1)	9.1	25.6	0.11	0.14	12.0	14.1	1.07	5831	16932
18	1*	н.д.	н.д.	0.24	0.27	30.4	8.6	1.05	804	8509
20	2*	н.д.	н.д.	0.45	0.44	53.0	2.5	1.33	84	2121
Бассейн										
2	250 (13)	10.2	25.8	0.01	0.06	4.82	30.2	1.42	7359	20064
3	275 (2)	10.1	24.3	0.08	0.03	6.04	6.6	1.14	952	1717
4	198*	8.3	26.4	0.14	0.14	10.71	20.2	1.52	11649	19140

Примечание. н.д. — нет данных.

* Пикноклин не выражен.

В группу II вошли станции 32, 15, 25, 22 Онежского залива и станции 2 и 4, находящиеся в Бассейне. Сходство ФП на этих станциях составило 58%. Характерным видом являлась *H. triquetra*. Ее вклад в суммарную биомассу составил 30% при среднем обилии 7.4 мг C/m^3 .

В группу III вошли станции 5, 7, 8, 10, 11, 12, 13, 14 в Двинском заливе и ст. 3, расположенная в Бассейне. Сходство ФП этой группы составило 61%. Характерными видами были динофитовые водоросли *H. triquetra* и *Protoperdinium pellucidum*. Их вклад в суммарную биомассу составил 12 и 9% соответственно при среднем обилии 4.1 и 3.0 мг C/m^3 . Обращает на себя внимание тот факт, что ФП на ст. 3 вошел в одну группу сходства с ФП Двинского залива. Это согласуется с высказанным выше предположением о том, что поверхностный слой в этом районе Бассейна

представляет собой линзу распресненных вод Двинского залива.

Далее по тексту сообщества пронумерованы соответственно номерам групп станций — сообщество I, II и III. Различие между ФП эстуария реки Золотица (сообщество I) и другими станциями Онежского залива и акватории Бассейна, находящейся под воздействием Онежских вод сообщество II, составило около 70%. Основной вклад в различие вносили водоросли *Pyrocystis hamulus* и *Melosira moniliformis* (3.2 и 2.7% соответственно). Динофлагеллята *P. hamulus* была отмечена только в эстуарии, а *M. moniliformis* хотя и отмечалась в водах Онежского залива, но именно в эстуарии ее обилие было наибольшим. Еще в большей степени ФП эстуария реки Золотица отличался от ФП Двинского залива (сообщество III) — различие достигало 78%. Основной вклад в различие вносили *P. pellucidum* и *Ceratium fusus*, эти динофлагелляты

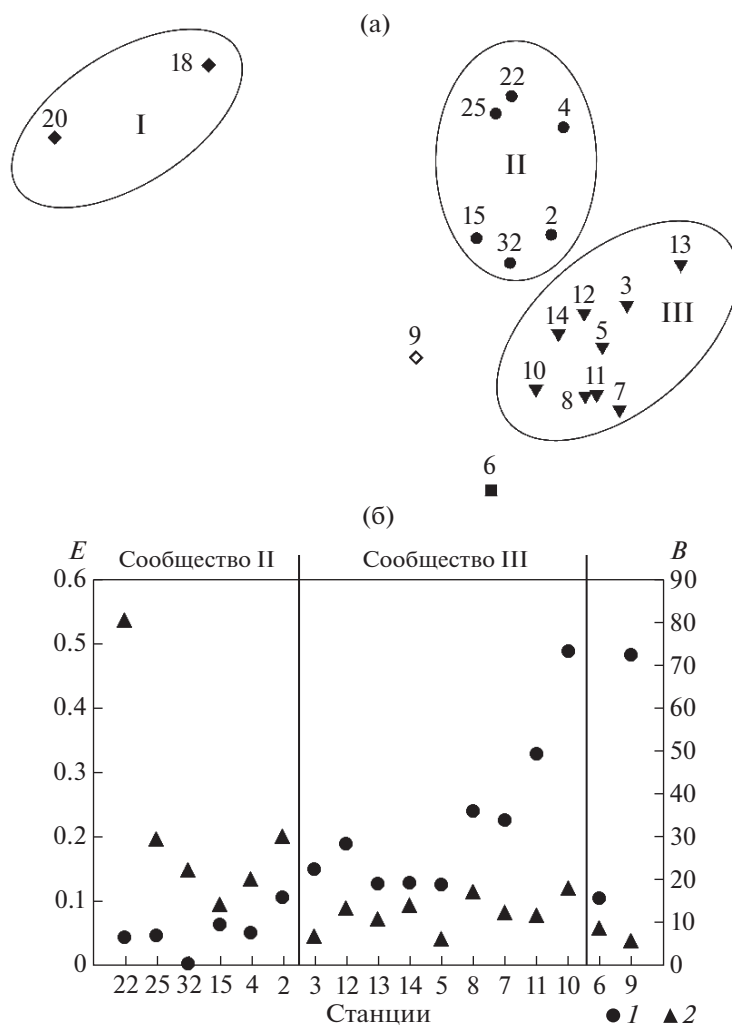


Рис. 2. (а) – Ординация станций по сходству фитопланктона (цифры – номера станций). Сплошной линией показаны группы станций, различающиеся по структуре фитопланктона (I, II и III). (б) – Показатель стабильности водного столба (*E*, 1) и биомасса фитопланктона в поверхностном слое (*B*, мг С/м³, 2).

в планктоне эстуария реки Золотица не отмечались. Различия сообществ II и III составили 53.8%. Основной вклад в различие вносили *H. triquetra* и *P. pellucidum* (7 и 4.2% соответственно). В сообществе II биомасса *H. triquetra* была выше, а *P. pellucidum* – ниже, чем в сообществе III. Станции 6 и 9 в Двинском заливе не вошли ни в одну из групп. Различия между ФП на станциях 6 и 9 и сообществом III, объединившем большинство станций Двинского залива, составляло 52 и 54% соответственно. Видами, в наибольшей степени обусловившими различия, являлись *Protoperidinium depressum* (более высокая биомасса на ст. 6) и *Gyrodinium* spp. (более высокая биомасса на ст. 9).

Оценка методом ANOSIM показала, что представленное выше разделение ФП на сообщества с различающейся структурой (разделение станций на группы) неслучайно и статистически достоверно. Различающиеся по структуре сообщества

приурочены к акваториям с разными гидрофизическими условиями. Так сообщество II приурочено к акватории с низкой стабильностью водного столба, сообщество III – к более стратифицированным водам (рис. 2б). В эстуарии реки Золотица, на ближайшей к куту Двинского залива ст. 9 и на акватории, подверженной воздействию вод Горла (ст. 6), развивается ФП со своеобразной структурой. При этом следует подчеркнуть, что во всех сообществах характерным видом выступает *H. triquetra*. Т.е. различия в структуре ФП определялись не сменой характерного вида, а варьированием обилия одного и того же характерного вида. В сообществе II, вегетирующем в водах с низкой стабильностью, биомасса *H. triquetra* выше таковой в сообществе III, развивающемся в стратифицированных водах.

Биомасса фитопланктона. Согласно спутниковым данным [1] концентрация хл “а” на всей ак-

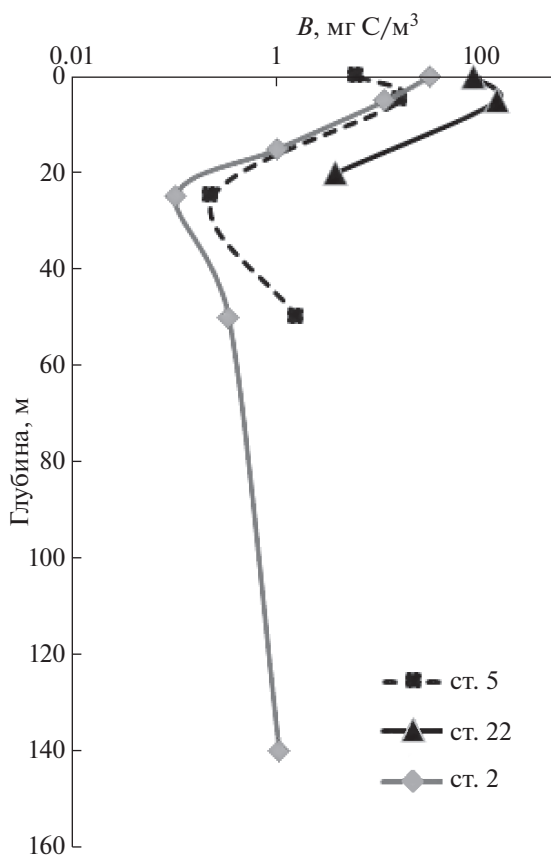


Рис. 3. Вертикальное распределение биомассы фитопланктона на станциях 2, 5, и 22.

ватории моря была ниже, чем в предшествующую рейсу неделю (29 июня–4 июля), т.е. проведенные исследования ФП пришлось на период снижения концентрации хл “а”, особенно в центральных районах Бассейна и Двинского залива.

На исследованной акватории суммарная биомасса ФП в поверхностном слое (B_0) и концентрация хл “а” варьировали в значительной степени: от 2.5 до 80.7 мг С/м^3 и от 0.84 до 6.58 мг/м^3 (таблица). Средние величины B_0 и хл “а” составили: в Двинском заливе — $12 \pm 4 \text{ мг С/м}^3$ и $1.09 \pm 0.23 \text{ мг/м}^3$ ($n = 10$), в Бассейне — $19 \pm 12 \text{ мг С/м}^3$ и $1.36 \pm 0.20 \text{ мг/м}^3$ ($n = 3$), в Онежском заливе $26.3 \pm 28.3 \text{ мг С/м}^3$ и $2.16 \pm 2.18 \text{ мг/м}^3$ ($n = 6$). С учетом других станций вблизи Соловецких островов, где измеряли концентрацию хлорофилла без оценки биомассы планктонных водорослей [19], средняя величина хл “а” в Онежском заливе составила $1.56 \pm 1.30 \text{ мг/м}^3$ ($n = 20$). Средние значения B_0 и хл “а” в Онежском заливе достоверно не отличались от таковых в Двинском заливе и Бассейне. Сопоставление обилия ФП в Двинском заливе и Бассейне показало, что средние значения B_0 достоверно не различались, тогда как сред-

няя величина хл “а” была достоверно ниже в Двинском заливе.

На всей исследованной акватории основной вклад в суммарную биомассу давали динофлагелляты. В сообществах II и III доля динофлагеллят варьировала в пределах 67–97%, снижаясь в эстуарии реки Золотица до 51–54%. В поверхностном слое на большинстве станций по биомассе преобладала *H. triquetra*. В популяции этой водоросли шло цистообразование (таблица), доля цист в биомассе *H. triquetra* составляла 56–97% и, как правило, снижалась с глубиной до 0–20% на горизонтах 20 м и глубже. Динофлагелляты рода *Protoperidinium* давали основной вклад в B_0 на ст. 6 (*P. depressum*), станциях 8 и 11 (*P. pellucidum*), станциях 7 и 10 (*Protoperidinium* sp.) в Двинском заливе. Видовое богатство динофлагеллят составляло 55 видов.

Вклад гетеротрофных форм в B_0 составлял в Двинском заливе 25–71%, в Бассейне 12–26%, в Онежском заливе 1–27%. Доля гетеротрофов была в среднем выше в Двинском заливе, чем в Бассейне ($p = 0.03$) и Онежском заливе ($p = 0.02$).

Видовое богатство диатомовых водорослей было относительно высоким (70 видов), однако их суммарная биомасса была низкой (0.02–5.43 мг С/м^3). Присутствовали виды, характерные для летнего беломорского ФП, такие как представители родов *Chaetoceros* (*C. borealis*, *C. contortus*, *C. constrictus*, *C. concavicornis*, *C. decipiens*, *C. diadema*, *C. lacinosus*, *C. radicans*, *C. simplex*, *C. teres* и др.), *Coscinodiscus* (*C. concinnus*, *C. asteromphalus*, *C. centralis*, *C. radiatus*), *Thalassiosira* (*T. anguste-lineata*, *T. cf. gravida*, *T. nordenskioldii*), а также *Skeletonema costatum* s. l., *Thalassionema nitzschioides* и др.

В целом по всему массиву данных (все горизонты всех станций) между биомассой фототрофного фитопланктона и хл “а” выявлена достоверная корреляционная зависимость ($R_s = 0.77$, $p < 0.01$). Коэффициент корреляции между этими величинами для поверхностного слоя равнялся 0.57 ($p < 0.01$). Связь между концентрацией фосфатов, нитритов, растворенного кремния и биомассой фототрофного фитопланктона, а также хл “а” не выявлена. Все зависимости были не достоверны, однако обращают на себя внимание отрицательные величины коэффициентов корреляции.

Вертикальное распределение фитопланктона. Изменение биомассы ФП по вертикали оценено на станциях 2, 5 и 22 (рис. 3). На ст. 5 в Двинском заливе наибольшая биомасса ФП отмечена на глубине 5 м, интегральная биомасса фитопланктона в слое 0–50 м составила 234 мг С/м^2 и 22.1 мг хл “а”/м^2 . В фотическом слое (0–19 м) было сосредоточено 70% биомассы водорослей и хл “а”. Согласно вертикальному профилю флуоресценции хл “а”, подповерхностный (3–5 м)

максимум биомассы ФП отмечался также на других станциях залива, кроме станций 10, 9 и 6. На последних максимум флуоресценции был приурочен к поверхностному слою.

В слабо стратифицированных водах Онежского залива на ст. 22 наибольшая биомасса ФП была приурочена к горизонту 5 м, интегральная биомасса в слое 0–20 м (фотический слой) составила 1608 мг С/м² и 93 мг хл “а”/м². Максимум флуоресценции хл “а” на станциях 25 и 32 был приурочен к поверхностному слою, а на ст. 15 – к слою 2–3 м.

В Бассейне на глубоководной ст. 2 (слабо стратифицированные воды) наибольшая концентрация водорослей отмечена в поверхностном слое, интегральная биомасса ФП в слое 0–140 м составила 237 мг С/м² и 43 мг хл “а”/м². В фотическом слое (0–20 м) было сосредоточено 72% биомассы ФП и 42% хл “а”.

Следует подчеркнуть присутствие планктонных водорослей на большой глубине. На горизонте 140 м ст. 2 биомасса ФП составляла 1.04 мг С/м³ и 0.05 мг хл “а”/м³. Присутствовали диатомовые водоросли *Coscinodiscus asteromphalus*, *Thalassiosira* spp., *Skeletonema costatum* s.l. и *Navicula* spp., гетеротрофные динофлагелляты *Amphidinium crassum*, *Gymnodinium simplex*, *Protoperdinium* spp. и цисты динофлагеллят, включая цисты *H. triquetra*. Отмечены также эвгленовые и неидентифицированные мелкие жгутиковые водоросли. Согласно вертикальному профилю флуоресценции хл “а”, на других станциях в Бассейне (станции 3 и 4), как и на ст. 2, отмечался поверхностный максимум биомассы ФП.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Выявленное доминирование динофлагеллят на всей исследованной акватории оказалось довольно неожиданным результатом, поскольку ранее в первой и второй декадах июля на большей части акватории Белого моря отмечали доминирование центральных диатомовых водорослей [3, 6, 12, 15]. Так в первой декаде июля 1972 г. в Бассейне доминировали *Chaetoceros contortus*, *C. lacinosus*, *C. constrictus*, *Thalassiosira nordenskioldii*, в Двинском заливе – *Skeletonema costatum*, *Chaetoceros karianus*, *Thalassiosira nordenskioldii*, *Odontella aurita* [15]. В конце июня–начале июля 2008 г. в Бассейне (в районе станций 2 и 4 настоящего исследования) и в Онежском заливе у Соловецких островов основной вклад в биомассу ФП давали представители рода *Thalassiosira*, среди которых преобладала *T. nordenskioldii*, а в Двинском заливе массового развития достигала *S. costatum* [6]. *S. costatum* также доминировала в Двинском заливе в конце июня – начале июля 1991 г. [12]. Ситуации, когда динофлагелляты доминируют в

ФП на большей части акватории моря, характерны для периодов низкой концентрации биогенных элементов в верхнем перемешанном слое в конце мая – первой половине июня и в августе после соответственно весеннего и летнего пиков с преобладанием диатомовых [3, 5]. Летнего максимума обилия ФП в Белом море достигает за счет ассимиляции в основном регенерируемых биогенных элементов [3–5]. В годы доминирования диатомей во время июльского пика ФП температура верхнего перемешиваемого слоя достигала годового максимума. В первой же декаде июля 2009 г. температура в Двинском заливе и Бассейне была ниже, чем, например, в конце июня – начале июля 1972, 1991 и 2008 гг. [6, 15, 16]. Причины низкой температуры воды, по-видимому, обусловлены общепланетарными климатическими процессами – 2009 г. был годом Эль-Ниньо, так называемый “холодный” год. В частности, освобождение Двинского и Онежского заливов ото льда, а также половодье Северной Двины отмечались на две недели позже средне-многолетней даты, что хорошо видно на спутниковых снимках.

Поскольку бактериальная деструкция органического вещества зависит от температуры [34], то низкая температура в исследуемый период могла обусловить низкую скорость минерализации органического вещества и поступления регенерированных форм азота и фосфора. Об этом косвенно свидетельствует тот факт, что концентрация растворенного неорганического фосфора была ниже среднемноголетних значений для летнего периода [10]. Поскольку скорость регенерации азота ниже таковой фосфора [23], то, по-видимому, соотношение этих биогенных элементов (N : P) было низким. Как показано многочисленными исследованиями, низкие величины соотношения N : P ведут к доминированию в ФП динофлагеллят, тогда как для преимущественного развития диатомей требуется соотношение больше 24 [30]. Развитие диатомей не было ограничено недостатком кремния, поскольку на всей исследованной акватории концентрация кремния была выше порога лимитирования. Типично летние виды диатомей в планктоне присутствовали. Вышесказанное дает основание полагать, что в первую декаду июля 2009 г. летнее цветение центральных диатомей не происходило из-за низкой температуры воды, обуславливающей недостаточную для диатомей скорость возобновления минеральных форм азота и фосфора. Согласно данным спутникового зондирования [1] концентрация хлорофилла по акватории моря оставалась невысокой и в третью декаду июля.

Преобладание на всей исследованной акватории динофитовых водорослей, по-видимому, обусловлено их миксотрофным и гетеротрофным типами питания. Доминирующая водоросль

H. triquetra — миксотроф, помимо фотосинтеза она способна питаться бактериями и другими водорослями (диатомовыми, примнезиофитовыми, криптофитовыми, динофитовыми, рафидофитовыми) с диаметром клеток менее 12 мкм [33]. Помимо этого, *H. triquetra* продуцирует значительное количество внеклеточного фермента щелочная фосфатаза, что дает ей возможность покрывать часть потребности в фосфоре за счет растворенных фосфорсодержащих органических веществ [45]. Миксотрофный тип питания обеспечивает рост и конкурентное преимущество этой водоросли при низкой концентрации минеральных ресурсов. Доминирование *H. triquetra* в ФП также могло быть обусловлено прорастанием цист этой водоросли, депонированных в донных осадках на мелководьях. Оптимум прорастания цист *H. triquetra* приходится как раз на температуру ниже 10°C [49]. При наличии благоприятных для прорастания цист условий происходит эффективное пополнение популяции *H. triquetra*, что в совокупности с ее конкурентным преимуществом при низкой концентрации минеральных ресурсов благодаря миксотрофии ведет к доминированию *H. triquetra* в ФП. Аналогичный механизм массового развития популяций за счет прорастания цист показан и для других динофлагеллят [36, 37].

Следует подчеркнуть, что *H. triquetra* доминировала в ФП как в слабо стратифицированных водах с низкой стабильностью, так и в водах с выраженной стратификацией, являясь характерным видом в трех различных сообществах ФП. Именно варьирование обилия *H. triquetra* определяло различия в структуре ФП. Такая картина существенно отличается от наблюдавшейся в конце июня—начале июля 2008 г., когда сообщества ФП, приуроченные к водам с определенными структурными и динамическими характеристиками, различались по характерным видам [6]. Так в Двинском заливе, для вод которого характерны выраженная стратификация, самая высокая температура и низкая соленость поверхностного слоя по сравнению с другими районами моря, вегетировало сообщество с характерным видом *S. costatum*. Сообщество с доминированием *Thalassiosira nordenskioeldii* было приурочено к перемешанным водам Онежского залива и прилегающим районам Бассейна с низкой температурой и высокой соленостью. Сообщество с доминированием динофлагеллят отмечалось на локальных участках в разных районах моря как в стратифицированных, так и в перемешанных водах.

Случаи изменения традиционно доминирующих в летний период видов фотоавтотрофов на *H. triquetra* при нетипичной низкой температуре воды отмечено и в других морских экосистемах. Так, в Финском заливе в июле 1998 г. при необычно низкой для этого периода температуре воды

характерное цветение цианобактерий не развивалось, а лидирующее положение в ФП занимала *H. triquetra* [35].

Интенсивное цистообразование в популяции *H. triquetra* свидетельствует о том, что пик развития этой водоросли уже пройден. Это согласуется с более низкой концентрацией хлорофилла по сравнению с неделями, предшествующей периоду исследования. Снижение доли цист в биомассе *H. triquetra* с глубиной (на фоне увеличения концентрации биогенных элементов) косвенно свидетельствует о том, что цистообразование было инициировано недостатком биогенных элементов в поверхностном слое. Биомасса *H. triquetra* в слабо стратифицированных водах была выше таковой в стратифицированных водах. По-видимому, в водах с низкой стабильностью обеспеченность ФП минеральными ресурсами была выше благодаря поступлению в результате приливного перемешивания биогенных элементов (“приливный насос”) [32], что поддерживало биомассу *H. triquetra* на относительно высоком уровне.

Диапазон температуры поверхностного слоя вод, где доминировала *H. triquetra*, варьировал от 6.5 до 13.3°C, а солености — от 15.1 до 26.1 епс. Это согласуется с характеристикой *H. triquetra* как широко распространенного эвритермного эвригалинного вида, формирующего в ряде случаев мощные цветения [38]. Величина биомассы *H. triquetra* в поверхностном слое 0–5 м в слабо стратифицированных водах у Онежского берега (ст. 22) соответствует уровню цветения. Доминирование *H. triquetra* в ФП Белого моря отмечалось в третьей декаде июня 2012 г. в стратифицированных водах в мелководной юго-восточной части Онежского залива [7]. Скопление *H. triquetra* в слое 0–5 м на ст. 22 несмотря на слабую стратификацию водного столба, по-видимому, обусловлено способностью этой водоросли противостоять перемешиванию за счет активного движения (“поведенческая агрегация”) [38]. Не следует также исключать возможности адвекции поверхностных вод из прибрежного района юго-восточной части Онежского залива, где воды стратифицированы за счет распреснения поверхностного слоя стоковым течением реки Онеги [7]. Именно в этом районе в июне 2012 г. выявлено массовое развитие *H. triquetra* и ее доминирование в ФП [7].

В настоящей работе на одной из станций в Бассейне (ст. 2) оценены состав и обилие ФП на глубине, значительно превышающую протяженность фотической зоны. На горизонте 140 м отмечено довольно разнообразное сообщество, включающее не только гетеротрофные формы и покоящиеся стадии водорослей, но и фотоавтотрофных диатомей. Полагают, что вне фотической зоны диатомеи представлены функционально не активными оседающими клетками. С другой стороны,

не следует исключать возможность того, что некоторые водоросли способны к фотосинтезу при крайне низкой освещенности. Так с использованием молекулярных методов показана экспрессия фотосинтетических генов у таких диатомей как *Thalassiosira* spp. в афотической зоне (765–790 м) Тихого океана [27].

Нашими предыдущими работами было показано, что в Белом море основную роль в формировании пространственной неоднородности структуры и обилия ФП играют такие гидрофизические факторы и процессы как термохалинная структура вод, фронтальные зоны разного генезиса (структурные, солёностные), стоковые течения, подъем промежуточных вод Бассейна в вершине Двинского залива и интрузии вод Горла в Бассейн [4, 6, 7]. Результаты настоящего исследования дают веские основания полагать, что в число значимых факторов может входить и распространение линз распресненных вод в центральную часть моря. Стоковое течение Северной Двины следует вдоль Зимнего берега Двинского залива и в обычных условиях поворачивает в Горло [13]. Однако при преобладании северо-восточных ветров течение может быть направлено в сторону Бассейна, что способствует формированию линз. Именно такая картина поступления стоковых вод в Бассейн отмечалась в мае 2009 г. – в период максимального объема стока Северной Двины. Влияние направления ветра на распространение распресненных линз выявлено и в других морских экосистемах [2, 25, 26, 39, 47 и др.]. С течением времени (с увеличением “возраста” линз) в линзах происходит увеличение солёности и снижение концентрации биогенных элементов [46], наблюдается смена доминирующих видов ФП [29, 44], формируются сообщества ФП, отличающиеся по структуре от ФП близлежащих морских акваторий [18, 29, 39 и др.]

Таким образом, в начале июля 2009 г. на всей исследованной акватории доминировали динофлагелляты. Мы предполагаем, что динофлагелляты занимали лидирующее положение в сообществе вследствие недостаточной для развития диатомей скорости регенерации биогенных элементов из-за низкой температуры воды. Обилие и структура ФП зависели от структуры вод. При этом различия в структуре ФП определялись не сменой характерных видов, а варьированием обилия одного и того же характерного вида – *Heterocapsa triquetra*. Наибольшая биомасса ФП отмечалась в слабо стратифицированных водах, где в результате приливного перемешивания происходит поступление минеральных биогенных элементов. В стратифицированных водах Двинского залива в период летней межени поступление биогенных элементов в фотический слой ограничено, и обилие ФП снижено. Результаты настоящего исследования дают основания полагать, что в число

факторов, определяющих пространственную неоднородность ФП Белого моря может входить распространение линз распресненных вод Двинского залива в центральную часть моря.

Авторы благодарят академика А.П. Лисицына и чл.-корр. РАН Н.Н. Филатова за поддержку, а также экипаж НИС “Эколог”, С.В. Вазюлю, А.Н. Новигатского, Н.В. Политову за помощь в экспедиции и предоставленные материалы.

Работа выполнена в рамках Государственного задания Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (тема АААА-А16-1160216600520) и Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН (проект № 0149-2014-0026).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Вазюля С.В. Данные спутника цвета MODIS-Aqua // Отчет о работах экспедиции в рейсе НИС “Эколог” в Белом море 5–17 июля 2009 г. М.: ИО РАН, 2009. С. 143–164.
2. Зацепин А.Г., Завьялов П.О., Кременецкий В.В. и др. Поверхностный опресненный слой вод в Карском море // Океанология. 2010. Т. 50. № 5. С. 698–708.
3. Ильяш Л.В., Житина Л.С., Федоров В.Д. Фитопланктон Белого моря. М.: Янус-К, 2003. 168 с.
4. 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.
5. 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.
6. Ильяш Л.В., Радченко И.Г., Шевченко В.П. и др. Контрастные сообщества летнего фитопланктона в стратифицированных и перемешанных водах Белого моря // Океанология. 2014. Т. 54. № 6. С. 781–790.
7. Ильяш Л.В., Белевич Т.А., Ступникова А.Н. и др. Влияние локальных гидрофизических условий на пространственную изменчивость фитопланктона Белого моря // Океанология. 2015. Т. 55. № 2. С. 241–251.
8. Лисицын А.П. Осадочно-геохимические процессы в толще вод Белого моря. Взаимодействие рассеянного осадочного вещества геосфер в высоких широтах // Система Белого моря. Т. 2. Рассеянный осадочный материал гидросферы, микробные процессы и загрязнения / Отв. ред. Лисицын А.П. М.: Научный мир, 2013. С. 482–507.
9. 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.
10. Максимова М.П. Гидрохимия Белого моря // Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Т. II. Белое море. Вып. 2 / Под ред. Затучной Б.М., Гершановича Д.Е. Л.: Гидрометеиздат, 1991. С. 8–152.
 11. Мамаев О.И. Термохалинный анализ вод Мирового океана. Л.: Гидрометеиздат, 1987. 296 с.
 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. Руководство по химическому анализу морских и пресных вод при экологическом мониторинге рыбохозяйственных водоемов и перспективных для промысла районов Мирового океана. М.: Изд-во ВНИРО, 2003. 202 с.
 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. Солянкин Е.В., Зозуля С.А., Кровнин А.С., Масленников В.В. Термохалинная структура и динамика вод Белого моря летом 1991 г. // Комплексные исследования экосистемы Белого моря. М.: ВНИРО, 1994. С. 8–25.
 17. 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.
 18. Суханова И.Н., Флинт М.В., Сергеева В.М. Фитопланктон поверхностной опресненной линзы Карского моря // Океанология. 2012. Т. 52. № 5. С. 688–699.
 19. Шевченко В.П., Здоровеннов Р.Э., Кравчишина М.Д. и др. Системные исследования Белого моря в период летней межени 2009 г. в рейсе научно-исследовательского судна “Эколог” // Океанология. 2010. Т. 50. № 4. С. 666–670.
 20. Allen J.T., Brown L., Sanders R. et al. Diatom carbon export enhanced by silicate upwelling in the northeast Atlantic // Nature. 2005. V. 437. P. 728–732.
 21. Arar E.J., Collins G.B. Method 445.0. In vitro determination of chlorophyll “a” and pheophytin “a” in marine and freshwater algae by fluorescence. Revision 1.2. Cincinnati: U.S. Environmental Protection Agency, 1997. 22 p.
 22. Berger V., Dahle S., Galaktionov K. et al. White Sea. Ecology and environment. St. Petersburg-Tromsø: Derzavets Publisher, 2001. 157 p.
 23. Clark L.L., Ingall E.D., Benner R. Marine phosphorus is selectively remineralized // Nature. 1998. V. 393. P. 426–431.
 24. 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.
 25. Falcieri F.M., Benetazzo A., Sclavo M. et al. Po River plume pattern variability investigated from model data // Cont. Shelf Res. 2014. V. 87. P. 84–95.
 26. Fernandez-Nyvoa D., Mendes R., deCastro M. et al. Analysis of the influence of river discharge and wind on the Ebro turbid plume using MODIS-Aqua and MODIS-Terra data // J. Mar. Syst. 2015. V. 142. P. 40–46.
 27. Gao W., Shi X., Wu J. et al. Phylogenetic and gene expression analysis of cyanobacteria and diatoms in the twilight waters of the temperate Northeast Pacific Ocean // Microb. Ecol. 2011. V.62. P. 765–775.
 28. Gettings R.M., Townsend D.W., Thomas M.A., Karp-Boss L. Dynamics of late spring and summer phytoplankton communities on Georges Bank, with emphasis on diatoms, *Alexandrium* spp., and other dinoflagellates // Deep-Sea Res. II. 2014. V. 103. P. 120–138.
 29. Goes J.I., Gomes H.D.R., Chekalyuk A.M. et al. Influence of the Amazon River discharge on the biogeography of phytoplankton communities in the western tropical north Atlantic // Progr. Oceanogr. 2014. V. 120. P. 29–40.
 30. Heil C.A., Revilla M., Glibert P.M., Murasko S. Nutrient quality drives phytoplankton community composition on the West Florida shelf // Limnol. Oceanogr. 2007. V. 52. P. 1067–1078.
 31. Hillebrand H., Dorselen C.-D., Kirschtel D. et al. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae // J. Phycol. 1999. V. 5. P. 403–424.
 32. Hu S., Townsend D.W., Chen C. et al. Tidal pumping and nutrient fluxes on Georges Bank: a process-oriented modeling study // J. Mar. Syst. 2008. V. 74. P. 528–544.
 33. 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.
 34. Kirchman D.L., Moran X.A.G., Ducklow H. Microbial growth in the polar oceans – role of temperature and potential impact of climate change // Nat. Rev. Microbiol. 2009. V. 7. P. 451–459.
 35. Kononen K., Huttunen M., Hollfors S. et al. Development of a deep chlorophyll maximum of *Heterocapsa triquetra* Ehrenb. at the entrance to the Gulf of Finland // Limnol. Oceanogr. 2003. V. 48. P. 594–607.
 36. Kremp A., Anderson D.M. Factors regulating germination of resting cysts of the spring bloom dinoflagellate *Scrippsiella hangoei* from the northern Baltic Sea // J. Plankton Res. 2000. V. 22. P. 1311–1327.
 37. Kremp A., Tamminen T., Spilling K. Dinoflagellate bloom formation in natural assemblages with diatoms: nutrient competition and growth strategies in Baltic spring phytoplankton // Aquat. Microb. Ecol. 2008. V. 50. P. 181–196.
 38. Litaker R.W., Tester P.A., Duke C.S. et al. Seasonal niche strategy of the bloom-forming dinoflagellate *Heterocapsa triquetra* // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2002. V. 232. P. 45–62.

39. *Lohrenz S.E., Carroll C.L., Weidemann A.D., Tuel M.* Variations in phytoplankton pigments, size structure and community composition related to wind forcing and water mass properties on the North Carolina inner shelf // *Cont. Shelf Res.* 2003. V. 23. P. 1447–1464.
40. *Martin-Júziquel V., Hildebrand M., Brzezinski M.A.* Silicon metabolism in diatoms: implications for growth // *J. Phycol.* 2000. V. 36. P. 821–840.
41. *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.
42. *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. II: Topical Studies in Oceanography.* 2012. V. 65–70. P. 84–97.
43. *Poole H.H., Atkins W.R.G.* Photoelectric measures of submarine illumination throughout the year // *J. Mar. Biol. Ass. U K.* 1929. V. 16. P. 297–324.
44. *Reifel K.M., Corcoran A.A., Cash C. et al.* Effects of a surfacing effluent plume on a coastal phytoplankton community // *Cont. Shelf Res.* 2013. V. 60. P. 38–50.
45. *Rudek J., Paerl H., Mallin M. et al.* Seasonal and hydrological control of phytoplankton nutrient limitation in the lower Neuse River Estuary, North Carolina // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1991. V. 75. P. 133–142.
46. *Schofield O., Moline M., Cahill B. et al.* Phytoplankton productivity in a turbid buoyant coastal plume // *Cont. Shelf Res.* 2013. V. 63. P. S138–S148.
47. *Skardhamar J., Slagstad D., Edvardsen A.* Plankton distributions related to hydrography and circulation dynamics on a narrow continental shelf off Northern Norway // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2007. V. 75. P. 381–392.
48. *Tritton D.J.* *Physical Fluid Dynamics.* 2nd edition. Oxford: Oxford University Press, 1988. 544 p.
49. *Yamochi S., Joh H.* Effects of temperature on the vegetative cell liberation of seven species of red-tide algae from the bottom mud in Osaka Bay // *J. Oceanogr. Soc. Jpn.* 1986. V. 42. P. 266–275.

Spatial Distribution of Phytoplankton in the White Sea during Atypical Dinoflagellates Domination (July 2009)

L. V. Ilyash, L. S. Zhitina, T. A. Belevich, V. P. Shevchenko, M. D. Kravchishina,
A. N. Pantyulin, A. V. Tolstikov, A. L. Tchultsova

The species composition and biomass of phytoplankton, concentrations of chlorophyll “a” (Chl) and nutrients, and accompanying hydrophysical conditions were studied in the White Sea on July 6–11, 2009. The temperature of surface water layer was below norm. Dinoflagellates dominated over the entire studied area which was not typical for July. We suggest that domination of dinoflagellates was caused by low water temperature. In such conditions the nutrient regeneration rate is not sufficient for the development of diatoms. Abundance and structure of phytoplankton depends on water structure. Variations in phytoplankton community structure were caused not by the substitution of specific species but rather by the changes in the abundance of one specific species (*Heterocapsa triquetra*). The highest phytoplankton biomass was found in the waters with low stratification, where tide mixing supplies nutrients in the mineral form. The supply of nutrients to the photic layer of stratified waters in Dvina Bay in summer low water period is limited. Therefore the phytoplankton abundance was low. We suggest that surface desalinated lens existed in the central part of the White Sea. Presumably the lens originated from Dvina River.