

УДК 551.465

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ФИТОПЛАНКТОНА В СУБАРКТИЧЕСКОМ ЭСТУАРИИ (РЕКА КЕМЬ, БЕЛОЕ МОРЕ)

© 2019 г. И. Г. Радченко^{1*}, Л. В. Ильяш¹, В. П. Шевченко², Р. Э. Здоровеннов³,
А. Н. Новигатский², Н. В. Политова², А. В. Толстикова³

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

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

³ Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН, Петрозаводск, Россия

*e-mail: IraRadchenko@yandex.ru

Поступила в редакцию 11.01.2017 г.

После доработки 29.05.2018 г.

Принята к публикации 02.07.2018 г.

Видовой состав и биомасса фитопланктона, а также гидрологические характеристики были оценены в ходе четырех пространственных съемок в субарктическом эстуарии р. Кемь и соседних районах Онежского залива (Белое море) в июне–июле 2008–2011 гг. С учетом пределов варьирования солености поверхностного слоя выделены три зоны эстуария — речная, градиентная и морская. Из 318 идентифицированных видов фитопланктона в речной зоне обнаружено 143, в градиентной — 225, морской — 106 видов. Наибольшим числом видов (48–58%) во всех зонах были представлены диатомовые водоросли. Средние значения суммарной биомассы фитопланктона в поверхностном слое (B_0) всей акватории в разные годы составляли 2.8–16.9 мг С/м³. Средние по зонам значения B_0 достоверно не отличались, за исключением 2011 г., когда B_0 была наиболее высокой в речной зоне, при этом отличия в структуре фитопланктона в речной, градиентной и морской зонах составляли 61–95%. Сходство структуры фитопланктона на станциях одной зоны было невысоким (22–53%) с наименьшими значениями в градиентной зоне. Показано, что в летний период именно приливы определяют пространственно-временную неоднородность состава, структуры и обилия фитопланктона в эстуарии реки Кемь.

Ключевые слова: фитопланктон, эстуарий, градиент солености, приливные циклы, река Кемь, Белое море

DOI: 10.31857/S0030-1574593335–346

Эстуарии представляют собой переходную зону между речными и морскими водами, смешение которых определяет выраженные градиенты физических и химических факторов [32], влияющих на структуру фитопланктона вдоль результирующего континуума абиотических условий [14, 17, 35 и др.]. Гидрологическому режиму каждого эстуария присущи свои характерные черты, которые в первую очередь определяются объемом речного стока, рельефом дна, циркуляцией вод, приливным и ветровым воздействием, формированием фронтальных зон, антропогенным воздействием и другими факторами. Все это обуславливает специфичность основных механизмов формирования пространственной неоднородности фитопланктона (ФП) в каждом эстуарии.

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

сти месяцев), низкую освещенность и наличие полярной ночи в зимний период, выраженную сезонность всех биологических процессов [7, 10, 18]. С другой стороны, по температуре поверхностного слоя в летний период Белое море приближается к умеренным морям [18]. Река Кемь является самой крупной рекой Карелии, впадающей в Белое море. Сведения о ФП эстуария р. Кеми немногочисленны и ограничены периодом до 2002 г. [3, 12, 41].

Цель настоящего исследования заключалась в оценке пространственного распределения видового состава, обилия и структуры фитопланктона в эстуарии реки Кемь в летний период в течение нескольких лет.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Характеристика района исследований. Эстуарий реки Кемь располагается в западной части Белого моря и открывается в Онежский залив (рис. 1). Средний годовой сток р. Кемь по разным оценкам, варьирует от 8.37 км³ [8]

до 8.82 км^3 [26], основная часть его, несмотря на зарегулированность режима (на реке имеется каскад из четырех ГЭС), приходится на весну и лето. Глубина в вершине эстуария составляет $0.5\text{--}1 \text{ м}$ и увеличивается по направлению к морю. В проливе Кемская Салма глубина составляет $12\text{--}14 \text{ м}$. В летний период эстуарий характеризуется выраженным градиентом солености и температуры как по горизонтали, так и по вертикали [3]. Слабостратифицированные воды приурочены, как правило, к мелководьям, стратифицированные — к акватории с глубиной более 10 м . Фронтальная зона располагается на некотором расстоянии от устья реки, ее положение зависит от фазы приливного цикла [3]. Приливы в эстуарии полусуточные, их высота в летний период варьирует от 0.5 до 1.97 м . Ско-

рость течения в отлив больше, чем при приливе, при смене фаз приливного цикла направление течения изменяется достаточно резко [3]. Согласно результатам моделирования гидродинамической обстановки [4], скорости приливных течений в приустьевой области р. Кемь незначительны, но существенно возрастают в узостях между островами и в устье р. Кемь, особенно в моменты полных и малых вод. Остаточная приливная циркуляция в акватории мала. Концентрация взвеси в вершине эстуария достигает в летний период 7.16 мг/л и резко снижается по направлению к морю [3]. Определяющее влияние на перенос примеси оказывают приливные течения, величина расхода реки играет второстепенную роль [4]. Взвесь представлена в основном минеральными частицами размером

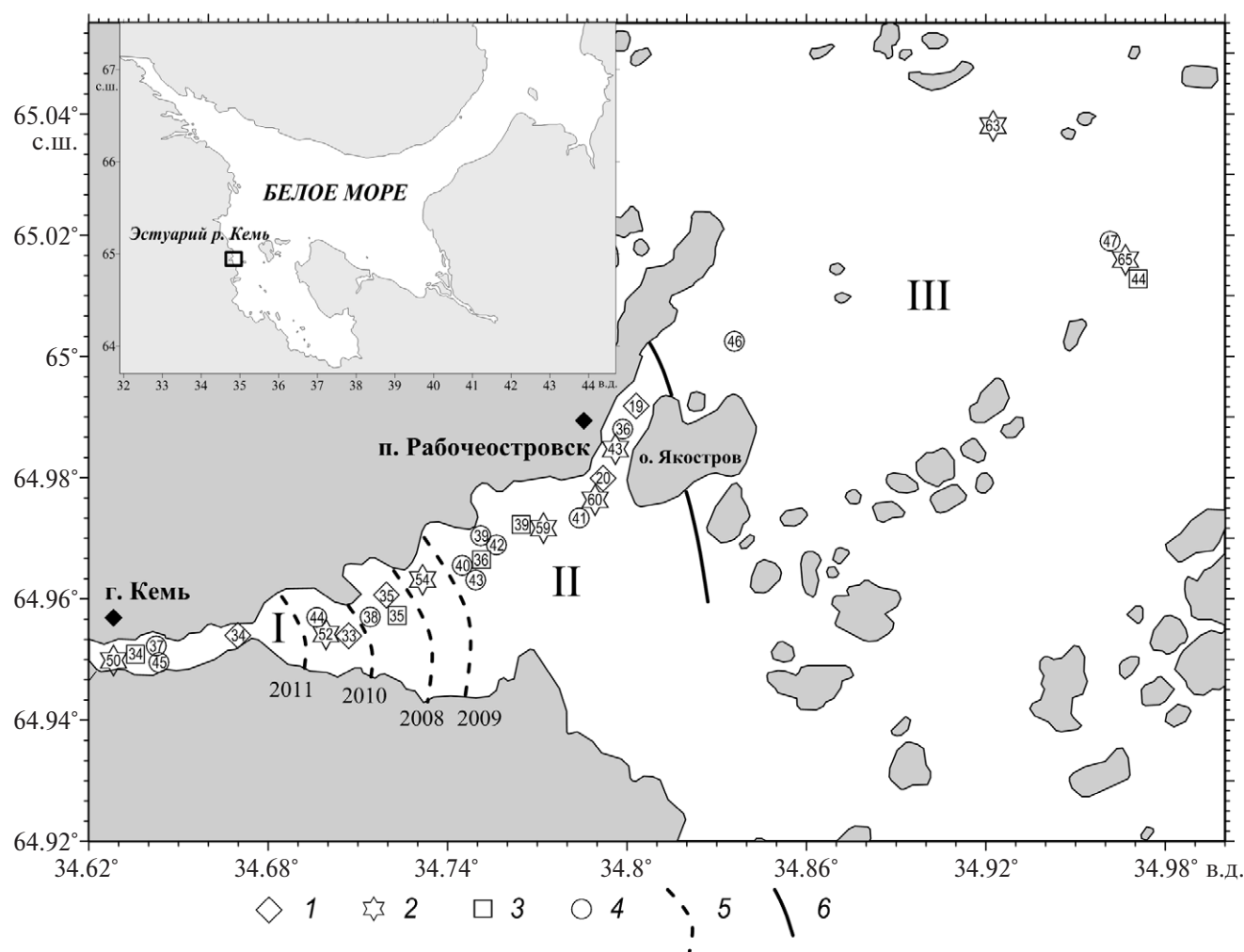


Рис. 1. Схема станций отбора проб фитопланктона в эстуарии р. Кемь и прилегающих районах Онежского залива Белого моря.

1 — станции, отобранные 25–27.06.2008 г., 2 — станции, отобранные 15–16.07.2009 г., 3 — станции, отобранные 24.07.2010 г., 4 — станции, отобранные 15–16.07.2011 г., 5 — граница между градиентной и речной зонами в разные годы, 6 — граница между градиентной и морской зонами.
I — речная зона, II — градиентная зона, III — морская зона.

1–10 мкм. Заметного влияния антропогенного фактора на экосистему эстуария не выявлено [3].

Отбор проб. Пробы воды отбирали с борта НИС «Эколог», а на мелководьях — с катера «Казанка-М» в ходе четырех пространственных съемок по акватории эстуария: 25–27 июня 2008 г., 15–16 июля 2009 г., 24 июля 2010 г. и 15–16 июля 2011 г. [15, 16] (рис. 1). Соленость и температуру определяли с помощью мультипараметрического зонда FSI (2008 г.) и зонда CTD-90M (Sea & Sun) (2009–2011 гг.).

Пробы воды из поверхностного слоя отбирали пластиковым ведром. На некоторых станциях пробы воды отбирали с помощью 10-литровых батометров Нискина на двух горизонтах — поверхностном и придонном (перед входом в Кемскую Салму), или трех горизонтах — поверхностном, промежуточном (3–5 м) и придонном (в самой Салме и в прилегающих водах Онежского залива).

Количественная обработка проб фитопланктона. Пробы воды (объем 0.5–3.7 л) концентрировали с помощью камеры обратной фильтрации [13], оснащенной лавсановыми фильтрами с диаметром пор 2 мкм, фиксировали раствором Люголя и просчитывали в камере типа Ножотта (объем 0.05 мл) под световым микроскопом «Микмед-1» (увеличение 150 и 600). Всего было отобрано и обработано 48 проб фитопланктона. Объемы клеток определяли методом геометрического подобия [25] с последующим переводом в единицы углерода по аллометрическим зависимостям [33].

Статистическая обработка данных. Для анализа сходства сообществ фитопланктона использовали пакет анализа экологических данных PRIMER6 [22]. В качестве характеристики структуры фитопланктона рассматривали значения квадратного корня биомассы популяций водорослей. Сходство оценивали с помощью индекса

Брея-Кёртиса. Затем проводили ординацию сообществ методом многомерного шкалирования (MDS). Характерные виды, обуславливающие высокое сходство внутри каждой группы проб, выделяли с помощью процедуры SIMPER [22].

Достоверность различий средних значений биомассы оценивали по критерию Манна-Уитни. Расчеты проводили с использованием программы PAST.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Гидрологические характеристики. С учетом пределов варьирования солености вод поверхностного слоя исследованная акватория эстуария и прилегающих районов Онежского залива была разделена на три зоны — речную, градиентную и морскую (рис. 1, табл. 1). Речная зона охватывала устье реки Кемь и прилегающую к ней акваторию эстуария с соленостью вод менее 0.16 psu. Глубина на станциях не превышала 3 м. В градиентную зону была включена акватория, где происходит смешение пресных и морских вод. Градиентная зона характеризовалась выраженным изменением солености в пространстве (по направлению от речного устья к морю и по вертикали) и времени (в ходе приливного цикла). Соленость в поверхностном слое варьировала от 1.13 до 25.38 psu, на приливе соленость была выше, чем на отливе. Положение границы между градиентной и речной зонами варьировало в разные годы исследования, наиболее близко к устью реки граница располагалась в 2011 г. Глубина на станциях градиентной зоны изменялась от 0.5 м на прибрежных мелководьях до 10–12 м в проливе Кемская Салма. Морскую зону составили прилегающие воды Онежского залива с соленостью поверхностных вод 23.92–26.38 psu и глубинами 8–23 м.

Таблица 1. Число станций (n), пределы варьирования солености (S , psu) и температуры воды (T , °C) в поверхностном слое в зонах эстуария реки Кемь

Зона	Параметры	2008 г.	2009 г.	2010 г.	2011 г.
Речная	n	3	3	1	2
	S	0.01–0.06	0.02–0.16	0.06	0.02–0.04
	T	14.9–15.3	16.2–17.4	20.1	19.3–20.0
Градиентная	n	2	3	3	8
	S	2.4–23.7	9.19–23.77	1.2–14.17	1.13–25.38
	T	6.1–14.4	11.8–15.9	16.0–19.2	12.6–19.4
Морская	n	1	2	1	2
	S	25.3	24.69–25.3	23.92	25.38–26.38
	T	6.4	11.3–11.9	12.8	12.1–13.0

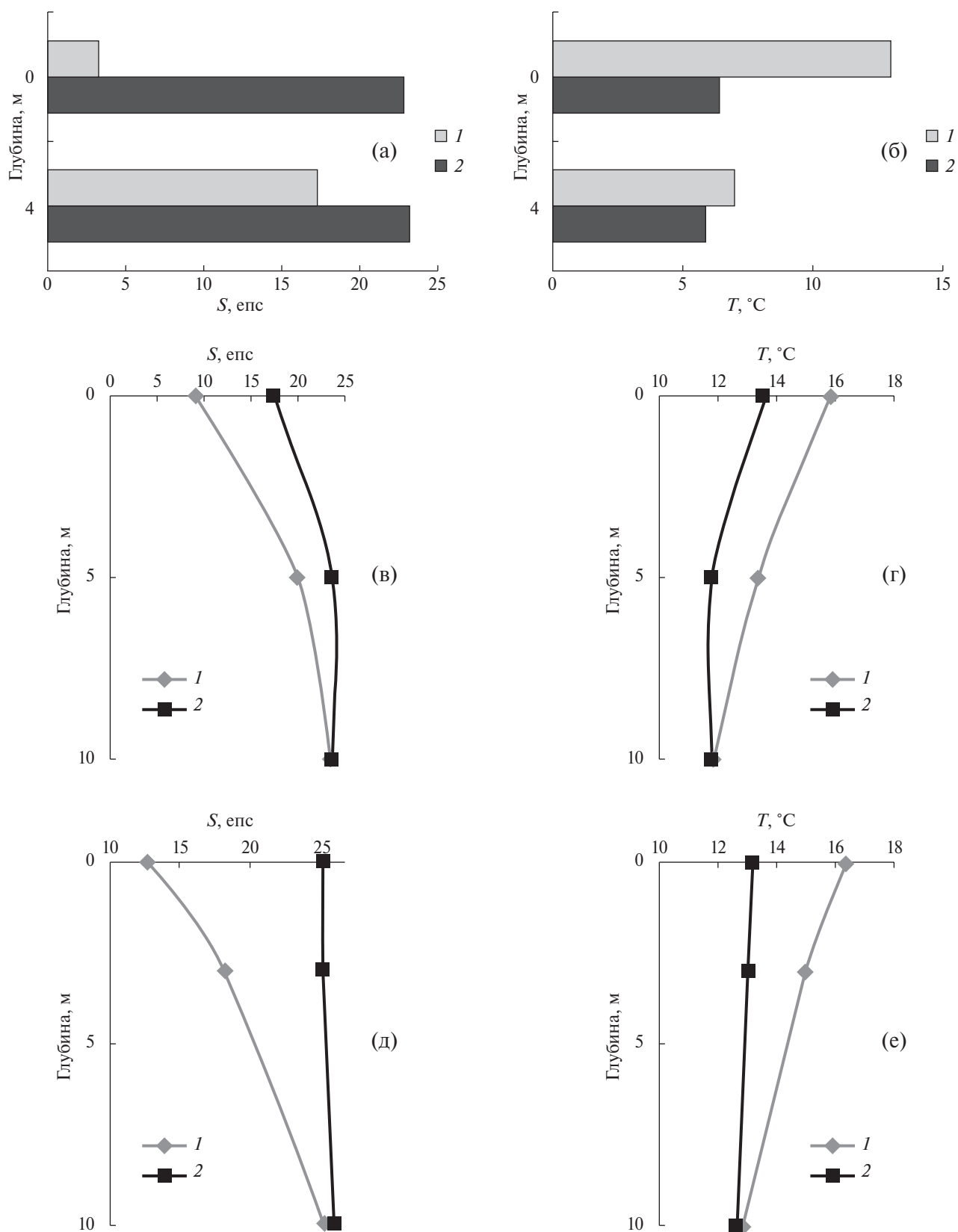


Рис. 2. Вертикальное распределение солёности (а, в, д) и температуры (б, г, е;) у входа в пролив Кемская Салма в 2008 г. (а, б) и в проливе Кемская Салма в 2009 г. (в, г) и 2011 г. (д, е) в малую (1) и полную (2) воду.

Температура поверхностного слоя воды (T_0) зависела от периода наблюдений, но всегда снижалась от речной зоны к морской (табл. 1). В градиентной зоне T_0 была выше в отлив.

В градиентной зоне вертикальная структура водного столба изменялась от стратифицированных вод на отливе до слабо стратифицированных при приливе. В качестве примера приведены вертикальные профили солености и температуры перед входом в Кемскую Салму и в самой Салме (рис. 2). В морской зоне (по данным 2011 г.) воды были слабо стратифицированы с изменением солености от 26.38 psu в поверхностном слое до 26.73 psu в придонном слое (глубина 17–18 м).

Состав фитопланктона. Всего по результатам четырех съемок идентифицировано 318 таксонов разного ранга, из них в речной зоне выявлено 143 таксона, в градиентной — 225, в морской — 106 таксонов. Число таксонов ФП, встреченных в каждый из периодов исследования, составляло от 92 до 185. Помимо этого, некоторые мелкие водоросли (3–8 мкм) были определены только до класса, например Срутофусеае, а часть таксонов идентифицировать не удалось даже до самого высокого ранга, поэтому они были объединены в группу, названную далее по тексту “неидентифицированные коккоидные” и “жгутиковые” (НКЖ). Вклад отдельных таксономических групп водорослей в суммарное число идентифицированных таксонов в разные годы составил: диатомовые водоросли — 48–58%, зеленые — 11–23%, динофлагелляты — 9–18%, цианобактерии — 7–10%, харовые — 2.2–5.5%, золотистые — 1.8–3.9%. Отмечено по 1–3 таксона эбриофициевых, диктиохофициевых, желто-зеленых, синуровых и примнезиофициевых. Харовые, золотистые, цианобактерии, желто-зеленые и синуровые были представлены только пресноводными формами, зеленые — преимущественно пресноводными, динофлагелляты —

преимущественно морскими, эбриофициевые, диктиохофициевые и примнезиофициевые — морскими, а диатомовые — пресноводными, морскими и эвригалинными формами.

Как пресноводные, так и морские виды встречались во всех зонах. Число видов пресноводных водорослей снижалось от речной зоны к морской, а число морских форм — увеличивалось. Из пресноводных видов в морской зоне наиболее часто встречались зеленая водоросль *Monoraphidium contortum*, цианобактерия *Pseudoanabaena* sp. и диатомовая водоросль *Aulacoseira distans*. Из морских видов в речной зоне наиболее часто отмечались диатомеи *Navicula directa* и *Skeletonema costatum sensu lato*.

Биомасса фитопланктона в поверхностном слое. Средние значения суммарной биомассы ФП в поверхностном слое (B_0) для всей исследованной акватории в разные годы достоверно отличались ($p < 0.05$), за исключением B_0 , в 2010 и 2011 гг. (табл. 2). Наименьшие величины выявлены в 2009 г. Для каждого периода наблюдений средние по зонам значения B_0 достоверно не отличались, за исключением 2011 г., когда B_0 в речной зоне была достоверно выше таковой в градиентной и морской зонах.

В речной зоне основной вклад в B_0 давали пресноводные формы, в градиентной зоне — пресноводные и морские водоросли (в зависимости от близости станции к речной зоне и стадии приливного цикла), в морской — морские формы (табл. 3).

Сходство структуры ФП на станциях одной зоны было невысоким с наименьшими значениями для станций градиентной зоны (табл. 4). В число характерных видов, обеспечивавших сходство, входили не только виды и группы водорослей, сделавшие основной вклад в суммарную биомассу ФП, но также достигавшие невысокой биомассы, например *M. contortum* (2009 г., градиентная зона), *N. peregrina* и *H. triquetra* (2009 г.,

Таблица 2. Средние значения \pm стандартное отклонение суммарной биомассы фитопланктона (мг С/м³) в поверхностном слое речной, градиентной и морской зон в разные периоды наблюдений (n — число станций)

Акватория	2008 г.	2009 г.	2010 г.	2011 г.
Вся исследованная акватория	8 \pm 5.1 $n = 6$	2.8 \pm 2.4 $n = 8$	16.9 \pm 7.3 $n = 5$	14.9 \pm 12.5 $n = 12$
Речная зона	11.3 \pm 6.1 $n = 3$	4.8 \pm 2.9 $n = 3$	12.3 $n = 1$	39.6 \pm 12.7 $n = 2$
Градиентная зона	6.9 \pm 3 $n = 2$	1.4 \pm 0.9 $n = 3$	16.6 \pm 9 $n = 3$	12.7 \pm 8.3 $n = 8$
Морская зона	2.9 $n = 1$	2 \pm 1.1 $n = 2$	22.5 $n = 1$	8.8 \pm 0.5 $n = 2$

Таблица 3. Водоросли, внесшие основной вклад в суммарную биомассу фитопланктона в поверхностном слое речной, градиентной и морской зон в разные периоды наблюдений

Год	Речная зона	Градиентная зона	Морская зона
2008	<i>Peridiniopsis elpatiewskyi</i> *, <i>Aulacoseira ambigua</i> *, <i>Cryptomonas sp.</i> *, <i>Mougeotia sp.</i> *	<i>P. elpatiewskyi</i> *, <i>Peridinium cinctum</i> *, <i>Thalassiosira nordenskioldii</i> , <i>Coscinodiscus sp.</i>	<i>Rhizosolenia setigera</i> , <i>T. nordenskioldii</i> , <i>Navicula peregrina</i> , <i>Pleurosigma angulatum</i>
2009	<i>Aulacoseira distans</i> *, <i>Aulacoseira italica</i> *, <i>Mougeotia sp.</i> *, <i>Aulacoseira islandica</i> *, <i>A. ambigua</i> *	<i>Licmophora ovulum</i> , <i>N. peregrina</i> , <i>A. distans</i> *, <i>A. ambigua</i> *, <i>A. italica</i> *, <i>Synedra ulna</i> , <i>Heterocapsa triquetra</i> , <i>A. islandica</i> *, <i>Thalassionema nitzschioides</i>	<i>Thalassiosira spp.</i>
2010	<i>Aphanothece clathrata</i> *	<i>N. peregrina</i> , <i>Heterocapsa rotundata</i> , <i>A. distans</i> *	<i>H. rotundata</i>
2011	<i>Spirogyra sp.</i> *, <i>Zygnema sp.</i> *	<i>Melosira lineata</i> , <i>A. ambigua</i> *, <i>Staurastrum sp.</i> *, <i>Navicula gregaria</i> , <i>Skeletonema costatum s.l.</i> , <i>S. ulna</i> , <i>Hormidium sp.</i> *, <i>H. rotundata</i> , <i>T. nordenskioldii</i>	<i>T. nordenskioldii</i> , <i>S. costatum s.l.</i> , <i>H. rotundata</i>

Примечание. * — пресноводные виды.

Таблица 4. Сходство структуры фитопланктона на станциях речной, градиентной и морской зон; характерные виды или группы водорослей; отличие структуры фитопланктона речной и градиентной (Р-Г), градиентной и морской (Г-М), речной и морской (Р-М) зон

Год	Сходство (%), характерные виды			Отличие между зонами (%)		
	Речная	Градиентная	Морская	Р-Г	Г-М	Р-М
2008	51 <i>P. elpatiewskyi</i>	43 <i>P. elpatiewskyi</i>	н.д.	65	67	95
2009	44 <i>A. ambigua</i> , <i>A. distans</i> , <i>A. italica</i>	22 <i>M. contortum</i>	49 <i>Thalassiosira spp.</i> , <i>N. peregrina</i> , <i>H. triquetra</i>	79	78	88
2010	н.д.	37 Неидентифицированные криптофитовые, <i>N. peregrina</i>	н.д.	62	81	91
2011	37 <i>Zygnema sp.</i>	30 <i>S. costatum</i>	53 <i>S. costatum</i>	84	68	91

Примечание. н.д. — нет данных.

Таблица 5. Суммарная биомасса фитопланктона поверхностного слоя (B_0 , мг С/м³) и водоросли с наибольшим вкладом (% в скобках) в суммарную биомассу в речной зоне на малой (м.в.) и полной воде (п.в.) в 2009 г.

Фаза приливного цикла	Участок	B_0	Первые по обилию водоросли
м.в.	Вблизи устья реки	5.5	<i>Aulacoseira distans</i> (14), <i>Aulacoseira italica</i> (13)
п.в.		2.6	<i>A. distans</i> (13), <i>A. italica</i> (12)
м.в.	На границе с градиентной зоной	1.0	<i>A. distans</i> (12), <i>Mougeotia sp.</i> (10)
п.в.		6.8	<i>Aulacoseira islandica</i> (31), <i>A. ambigua</i> (17), <i>A. italica</i> (11)

морская зона) и неидентифицированные криптофитовые водоросли (2010 г., градиентная зона). В 2008 г. характерным для речной и градиентной зон являлась пресноводная динофитовая водоросль *P. elpatiewskyi*, и различия между зонами (65%) определялись не сменой характерного вида, а изменением обилия *P. elpatiewskyi*. Аналогичная ситуация отмечалась в 2011 г., когда *S. costatum* s.l. являлась характерным видом и в градиентной, и в морской зонах. Различия структуры ФП между группами станций разных зон были гораздо выше сходства ФП на станциях одной зоны.

Изменение фитопланктона поверхностного слоя в зависимости от фазы приливного цикла. В речной и градиентной зонах величина биомассы варьировала на разных участках акватории и в отдельные периоды наблюдений. Так, в речной зоне на устьевом участке B_0 была меньше на приливе, чем на отливе, тогда как ближе

к градиентной зоне B_0 была больше на приливе (табл. 5). При этом на приустьевом участке состав массовых форм не изменялся, ближе к градиентной зоне происходило изменение состава водорослей, сделавших основной вклад в B_0 , и увеличивалось сходство структуры фитопланктона с таковой в градиентной зоне.

В градиентной зоне перед входом в Кемскую Салму в 2008 г. на полной воде B_0 была примерно в два раза ниже таковой на малой воде, что обусловлено более резким уменьшением биомассы пресноводных водорослей по сравнению с увеличением биомассы морских форм. Соответственно на малой и полной воде различался состав водорослей, сделавших основной вклад в B_0 (табл. 6). В 2009 г. в этом же районе значения B_0 в малую и полную воду не различались, но состав массовых видов изменялся. В самом проливе Кемская Салма значения B_0 в малую и полную воду были равны в 2009 г., а в 2011 г. — боль-

Таблица 6. Суммарная биомасса фитопланктона поверхностного слоя (B_0 , мг С/м³) и водоросли с наибольшим вкладом в суммарную биомассу (%; цифры в скобках) в градиентной зоне у входа в Кемскую Салму на малой (м.в.) и полной воде (п.в.) в 2008 и 2009 гг.

Фаза приливного цикла	B_0		Первые по обилию водоросли	
	2008 г.	2009 г.	2008 г.	2009 г.
м.в.	10.3	1.7	<i>P. elpatiewskyi</i> (60), <i>P. cinctum</i> (22)	<i>L. ovulum</i> (31), <i>Synedra ulna</i> (11)
п.в.	5.4	1.8	<i>Thalassiosira nordenskioldii</i> (30), <i>Coscinodiscus</i> sp. (15)	<i>Heterocapsa triquetra</i> (14), <i>A. islandica</i> (11)

Таблица 7. Суммарная биомасса фитопланктона (B_0 , мг С/м³) и водоросли с наибольшим вкладом (%; цифры в скобках) в суммарную биомассу в градиентной зоне в Кемской Салме на малой (м.в.) и полной воде (п.в.) в 2009 и 2011 гг.

Фаза приливного цикла	Глубина, м	B_0		Первые по обилию водоросли	
		2009 г.	2011 г.	2009 г.	2011 г.
м.в.	0	0.4	8.3	<i>Aulacoseira italica</i> (23), НКЖ (16), <i>Licmophora ovulum</i> (14)	<i>Melosira lineata</i> (27), <i>Navicula</i> spp. (20)
п.в.		0.4	16.7	<i>Navicula peregrina</i> (28), НКЖ (28), <i>A. italica</i> (19)	<i>Heterocapsa rotundata</i> (38), <i>Thalassiosira nordenskioldii</i> (11)
м.в.	5	0.1	6.5	НКЖ (96)	<i>M. lineata</i> (18), НКЖ (16), <i>Skeletonema costatum</i> s.l. (11)
п.в.		1.0	12.0	<i>N. peregrina</i> (25), НКЖ (25), <i>E. tripartita</i> (13)	<i>Gyrosigma fasciola</i> (17), НКЖ (15), <i>T. nordenskioldii</i> (12)
м.в.	10	2.0	12.1	<i>E. tripartita</i> (25)	<i>Navicula</i> spp. (33), <i>M. lineata</i> (13), <i>S. costatum</i> (10)
п.в.	11,5	2.1	12.9	НКЖ (32), <i>E. tripartita</i> (15)	<i>T. nordenskioldii</i> (18), <i>S. costatum</i> (18)

Примечание. НКЖ — неидентифицированные коккоидные и жгутиковые водоросли.

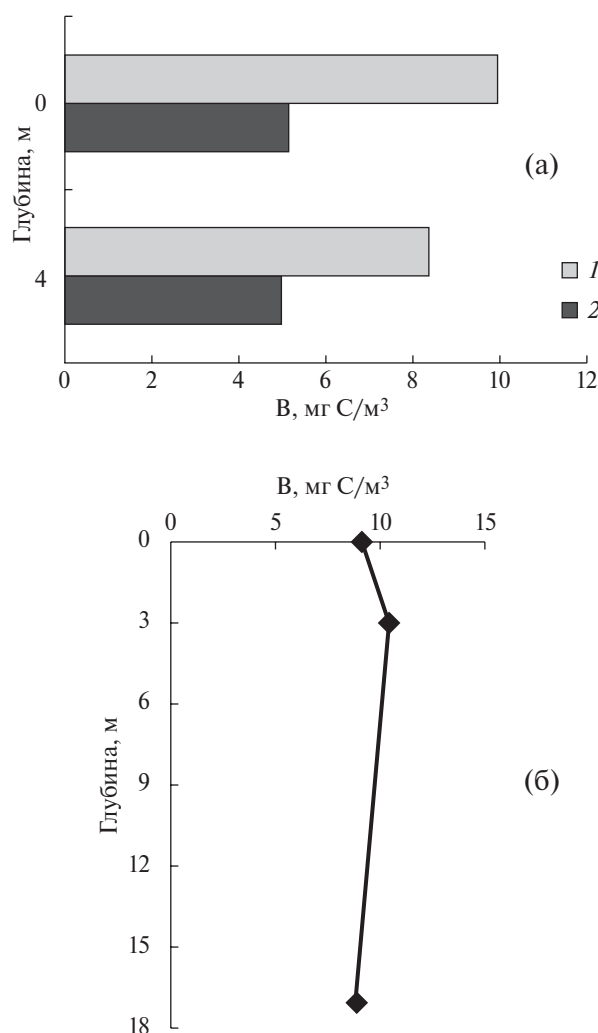


Рис. 3. Вертикальное распределение биомассы фитопланктона (B , мг С/м^3) в градиентной зоне у входа в Кемскую Салму (а) на малой (1) и полной (2) воде в 2008 г. и в морской зоне на малой воде (б) в 2011 г.

шая B_0 приходилась на полную воду (табл. 7). Как перед входом в Салму, так и в Салме на приливе повышалось сходство структуры ФП с таковой в морской зоне, на отливе — со структурой ФП речной зоны.

Вертикальное распределение фитопланктона в градиентной и морской зонах. Характер вертикального распределения зависел от глубины на станции и фазы приливного цикла. Так, в градиентной зоне перед входом в Салму при глубине до 5 м ФП был равномерно распределен в столбе воды как в полную, так и малую воду (рис. 3). В самой Салме при глубине 11–12 м наибольшая биомасса ФП была приурочена либо к придонному слою (табл. 7, 2011 г. — малая вода), либо к поверхностному слою (табл. 7, 2011 г. — полная вода). Структура ФП в придонном слое незави-

симо от фазы приливного цикла проявляла сходство со структурой ФП морской зоны.

Сведения о вертикальном распределении в морской зоне имеются только для 2011 г. При слабой стратификации водного столба биомасса водорослей незначительно изменялась с глубиной (рис. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Как и во многих эстуарных системах, в эстуарии реки Кемь гидрологические параметры существенно варьируют в пространстве (в зависимости от зоны эстуария) и времени (по сезону, в зависимости от фазы приливного цикла, высоты прилива). В период наших исследований (июнь—июль) при выраженном пространственном градиенте солености в поверхностном слое градиентной зоны вертикальная структура водного столба изменялась от стратифицированных вод на отливе до слабо стратифицированных при приливе. Это дает основание отнести эстуарий реки Кемь к типу частично перемешиваемых эстуариев [36]. Высота прилива сказывается на положении границы между речной и градиентной зонами, то есть насколько далеко в верхнюю часть эстуария проникают во время прилива морские воды. Так, наиболее близко к устью реки граница располагалась в июле 2011 г., когда высота прилива была наибольшей из всех четырех съемок. К особенностям эстуария реки Кемь следует отнести также то, что прилегающие воды Онежского залива перемешаны (наблюдения 2011 г.) или слабо стратифицированы [3] в силу сильного приливного перемешивания в самом заливе [10], тогда как для прилегающих морских акваторий многих эстуариев характерна выраженная стратификация водного столба.

Как мы уже говорили, видовое богатство эстуария реки Кеми, по данным съемок четырех лет, составляет 318 таксонов водорослей. Помимо этого, некоторые мелкие (3–8 мкм) водоросли не были идентифицированы не только до вида, но и класса. Так, не были идентифицированы криптофитовые водоросли, которые являлись характерной группой градиентной зоны в 2010 г. (табл. 4). Значимость криптофитовых в ФП эстуариев подчеркивается в ряде работ [17, 39]. Также среди мелких водорослей в эстуарии умеренной зоны [17] на основе молекулярных методов выявлено более высокое по сравнению с данными микроскопического анализа видовое богатство мелких жгутиковых водорослей из филогенетических линий Chloroplastida (Chlorophyta), Stramenopila (Chrysophyceae, Bolidophyceae),

MAST и даже Alveolata (Dinophyta). Следует ожидать, что реальное видовое богатство эстуария реки Кемь выше выявленного в настоящем исследовании, и для полной его оценки необходимо проведение наблюдений по сезону и с привлечением молекулярных методов.

Наибольшим числом видов во всех трех зонах были представлены диатомовые водоросли, что характерно для эстуариев умеренной и арктической зон [14, 21, 24, 35]. Однако выявлены случаи и более высокого видового богатства зеленых водорослей в зоне смешения [17].

Число таксонов, встреченных в ФП в ходе одной пространственной съемки, составляло от 92 до 185. Для небольшого эстуария это довольно высокие значения. Например, в эстуарии реки Оби — гораздо более крупном арктическом эстуарии — в ходе одной пространственной съемки (сентябрь) микроскопическим анализом обнаружено 170 видов планктонных водорослей, при этом также подчеркивалось, что часть водорослей из классов и отделов Chlorophyceae, Chrysophyceae, Cryptophyceae и Dinophyta осталась неидентифицированной [14]. В эстуариях умеренной зоны на основе микроскопического анализа выявлено 86 [17], 97 [35], 182 [40] таксонов водорослей.

Наибольшее видовое богатство ФП поверхностного слоя Кемского эстуария выявлено в градиентной зоне. Такая картина характерна для большинства эстуариев, поскольку в зоне смешения речных и морских вод в состав ФП входят водоросли, привносимые как речными, так и морскими водами. Однако не следует исключать тот факт, что именно в градиентной зоне ФП был исследован на наибольшем числе станций. Число видов пресноводных водорослей снижалось от речной зоны к морской, а число морских форм — увеличивалось. Солоноватоводные формы были представлены незначительным числом видов, и ни один из них не достигал значительного обилия. Такая картина согласуется с концепцией аллохтонной природы ФП в зоне выраженных градиентов солености [34, 35]. Отсутствие специфического солоноватоводного комплекса планктонных водорослей отмечено и в других эстуариях умеренной и арктической зон [14, 34, 35 и др.].

Некоторые пресноводные водоросли, например *Monoraphidium contortum*, *Pseudoanabaena* sp., *Aulacoseira distans*, присутствовали не только в градиентной зоне, но и в морской зоне с соленостью вод 23.92–26.38 psu. Аналогично морские водоросли, такие как *Navicula directa*,

Skeletonema costatum s.l., были обнаружены в речной зоне. Возможно, обнаруженные в морских водах пресноводные формы и морские формы в пресных водах — это еще сохранившие нормальную клеточную структуру, но уже нежизнеспособные клетки водорослей. С другой стороны, для многих видов морских и пресноводных водорослей показана способность акклимироваться к солевому стрессу [11, 19, 42 и др.].

Средние для всей исследованной акватории значения V_0 были не высокими (2.8–16.9 мг С/м³), с наименьшим значением в 2009 г. В те же календарные сроки, что и пространственные съемки в эстуарии р. Кемь, средняя биомасса ФП в поверхностных водах Онежского залива составила в 2008 г. 30 ± 33 мг С/м³ (13 станций), а в 2009 г. — 26.3 ± 28.3 мг С/м³ (6 станций) [5, 6]. Сопоставление с этими оценками показывает достоверно ($p < 0.05$) более низкое обилие ФП в эстуарии реки Кемь по сравнению с таковым в Онежском заливе. Это может быть обусловлено осмотическим стрессом и смертностью водорослей в результате резких изменений солености в ходе приливного цикла. Ориентировочные оценки концентрации хлорофилла «а» по средней суммарной биомассе ФП (в единицах углерода) в поверхностном слое (табл. 2) и соотношения С: хлорофилл «а», равного 25 [29], составляют 0.1–0.6 мг хлорофилла/м³. Эти величины укладываются в пределы варьирования концентрации хлорофилла в олиготрофных эстуариях.

За четыре года наблюдений только в 2011 г. V_0 была достоверно наиболее высокой в речной зоне. Такая картина пространственного распределения ФП отмечается для ряда эстуариев умеренной и арктической зон в определенные периоды сезонного развития [14, 28]. В другие годы наблюдений средние по зонам V_0 достоверно не отличались. Это обусловлено, с одной стороны, примерно одинаковым обилием (при разной структуре!) ФП в речной и морской зонах и, с другой стороны, способностью некоторых пресноводных и морских водорослей выдерживать флуктуации солености в зоне смешения вод [31, 38]. Следует отметить, что в июле 2001 г. наибольшая суммарная биомасса ФП в Кемском эстуарии была выявлена в морской зоне [3, 41]. В сентябре 2000 г. в эстуарии р. Кереть, впадающей в Кандакшский залив Белого моря, биомасса ФП была максимальной также в морской части эстуария [1]. По-видимому, соотношение биомассы ФП в разных зонах определяется различиями сезонной динамики обилия планктонных водорослей в реке и прилегающих морских водах.

Как и во многих эстуарных системах, основной вклад в суммарную биомассу в речной зоне давали пресноводные формы, в градиентной зоне — пресноводные и морские водоросли (в зависимости от близости станции к речной зоне и стадии приливного цикла), в морской — морские формы [14, 17, 21]. Аналогичная картина характерна и для зоопланктона Кемского эстуария [2]. Следует, однако, отметить, что в начале июля 2001 г. в фитопланктоне Кемского эстуария по биомассе во всех зонах доминировали морские водоросли [3, 41].

Структура ФП в речной, градиентной и морской зонах достоверно отличалась. Однако сходство структуры ФП на станциях одной зоны было невысоким с наименьшими значениями для станций градиентной зоны. Аналогичная картина выявлена и в других эстуариях умеренной зоны [37]. Низкое сходство структуры ФП в зоне смешения пресных и морских вод рассматривают как свидетельство отсутствия специфического эстуарного сообщества планктонных водорослей [37]. В пользу этой концепции говорит и тот факт, что в Кемском эстуарии в ряде случаев достоверные различия в структуре ФП отдельных зон определялись не сменой характерных видов, а изменением обилия характерного вида, общего для двух разных зон. Например, *Peridiniopsis elpatiewskyi* в 2008 г. являлся характерным видом для речной и градиентной зоны, а *Skeletonema costatum* s.l. оказалась характерным видом в градиентной и в морской зонах в 2011 г.

Биомасса и структура ФП поверхностного слоя варьировала в ходе приливного цикла. Характер изменения зависел от положения станции и периода наблюдения. Так, в речной зоне на устьевом участке V_0 была меньше на приливе, чем на отливе, тогда как ближе к градиентной зоне V_0 была больше на приливе (табл. 5). Такая картина, по-видимому, обусловлена положением фронтальной зоны в разные фазы приливного цикла. На приливе фронт сдвигается по направлению к устью реки, что способствует сдвигу в том же направлении области с более высокой концентрацией взвеси [9] и, возможно, биомассы ФП. Этим, вероятно, объясняется сходство структуры ФП с таковой в градиентной зоне.

В градиентной зоне на отдельных участках и в разные годы наблюдений отмечено как увеличение, так и уменьшение V_0 на полной воде, а также отсутствие значимых различий в величинах V_0 на полной и малой воде. Такое разнообразие характера изменения V_0 обусловлено целым комплексом причин, включая как разную ско-

рость приливных течений на отдельных участках акватории [4] и в разные годы наблюдений, соотношением величин биомассы ФП в речной и морской зонах, чувствительностью к солевому стрессу доминирующих форм в ФП речной и морской зон и др. Однако, при столь разнонаправленном характере изменений V_0 всегда отмечалось увеличение сходства структуры ФП с таковой в морской зоне на приливе, в то время как на отливе увеличивалось сходство со структурой ФП речной зоны. От фазы приливного цикла зависел и характер вертикального распределения биомассы ФП в градиентной зоне на акватории с глубинами больше 10 м (пролив Кемская Салма). При этом независимо от фазы приливного цикла структура ФП в придонном слое проявляла сходство со структурой ФП морской зоны. Существенное влияние приливных течений и приливного перемешивания на обилие и структуру эстуарного ФП подчеркивается в целом ряде работ [20, 23, 27, 30]. Учитывая зарегулированный характер реки Кемь и результаты модельных экспериментов [4], можно заключить, что в летний период именно приливы определяют пространственно-временную неоднородность состава, структуры и обилия ФП в эстуарии реки Кемь.

В качестве итога подчеркнем характерные черты фитопланктона субарктического эстуария реки Кемь в летний период, а именно: высокое видовое богатство с наибольшим числом видов (представленных пресноводными и морскими формами) в зоне выраженного пространственного градиента солености (градиентной зоне); отсутствие специфического солоноватоводного комплекса планктонных водорослей; преобладание диатомовых водорослей по числу видов; достоверное различие структуры ФП в речной, градиентной и морской зонах; невысокое сходство структуры ФП в пределах каждой зоны (наименьшие значения в градиентной зоне); невысокие значения суммарной биомассы ФП, которые были ниже аналогичных оценок для Онежского залива. Пространственно-временную неоднородность состава, структуры и обилия ФП определяют приливные циклы, ведущие к колебаниям солености и, предположительно, различия сезонной динамики обилия планктонных водорослей в реке и прилегающих морских водах.

Благодарности. Авторы благодарят экипаж НИС “Эколог”, сотрудников ИО РАН А. А. Ключевиткина, М. Д. Кравчишину, А. И. Мамочкину, А. С. Филиппова, сотрудника Института водных

проблем Севера КарНЦ РАН А.В. Митрохова за помощь в экспедиции и предоставленные материалы, академика РАН А.П. Лисицына, чл.-корр. РАН Ю.С. Долотова и Н.Н. Филатова за поддержку и ценные советы.

Источник финансирования. Работа выполнена в рамках Государственного задания МГУ имени М.В. Ломоносова, части 2 (тема № АААА-А16-116021660052-0) и при финансовой поддержке РФФИ (проект № 16-05-00502) и РНФ (проект № 14-27-00114).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Долотов Ю. С., Коваленко В. Н., Лифшиц В. Х. и др. О динамике вод и взвеси в эстуарии р. Кереть (Карельское побережье Белого моря) // *Океанология*. 2002. Т. 42. № 5. С. 765–774.
2. Долотов Ю. С., Филатов Н. Н., Шевченко В. П. и др. О характере природных процессов в фазы прилива и отлива в эстуариях Карельского побережья Белого моря // *Океанология*. 2004. Т. 44. № 5. С. 784–792.
3. Долотов Ю. С., Филатов Н. Н., Шевченко В. П. и др. Мониторинг приливо-отливных обстановок в эстуариях карельского побережья Белого моря // *Водные ресурсы*. 2005. Т. 32. № 6. С. 670–688.
4. Здоровеннов Р. Э., Здоровеннова Г. Э. Приливной перенос примеси в устье реки Кемь // *Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря*. Материалы IX международной конференции 11–14 октября 2004 г., Петрозаводск, Карелия, Россия. Петрозаводск, 2005. С. 120–124.
5. 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.
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., 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. Каталог озер и рек Карелии / Под ред. Филатова Н. Н. и Литвиненко А. В. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2001. 290 с.
9. Кравчишина М. Д., Новигатский А. Н., Филиппов А. С., Политова Н. В. Исследование морской взвеси // *Отчет о работах экспедиции в рейсе НИС “Эколог” в Белом море 5–17 июля 2009 г.* М.: ИО РАН, 2009. С. 55–68.
10. 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.
11. Радченко И. Г., Ильяш Л. В. Рост и фотосинтетическая активность диатомовой водоросли *Thalassiosira weissflogii* при снижении солености // *Изв. АН. Сер. Биологическая*. 2006. № 3. С. 306–313.
12. Радченко И. Г., Ильяш Л. В., Полякова Т. В., Федоров В. Д. Летне-осенний планктон разных районов Белого моря // *Вестн. МГУ. Сер. 16, Биология*. 1997. № 4. С. 24–29.
13. Суханова И. Н. Концентрирование фитопланктона в пробе // *Современные методы количественной оценки распределения морского планктона* / Отв. ред. Виноградов М. Е. М.: Наука, 1983. С. 97–108.
14. 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.
15. Шевченко В. П., Ананьев Р. А., Гусакова А. И. и др. Исследование системы Белого моря в июле 2010 г. в рейсе научно-исследовательского судна “Эколог” // *Океанология*. 2011. Т. 51. № 6. С. 1137–1140.
16. 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.
17. Bazin P., Jouenne F., Friedl T. et al. Phytoplankton diversity and community composition along the estuarine gradient of a temperate macrotidal ecosystem: Combined morphological and molecular approaches // *PLoS ONE*. 2014. V. 9. Issue 4: e94110. doi:10.1371/journal.pone.0094110.
18. Berger V., Dahle S., Galaktionov K. et al. White Sea: ecology and environment, Derzavents, St Peterburg / Tromso, Norway. 2001.
19. Bisson M. A., Kirst G. O. Osmotic acclimation and turgor pressure regulation in algae // *Naturwissenschaften*. 1995. V. 82. P. 461–471.
20. Blauw A. N., Benincà E., Laane R. W. P. M. et al. Dancing with the tides: fluctuations of coastal phytoplankton orchestrated by different oscillatory modes of the tidal cycle // *PLoS ONE*. 2012. V. 7. Issue 11: e49319. doi:10.1371/journal.pone.0049319.
21. Brogueira M. J., do Rosarrio Oliveira M., Cabeçadas G. Phytoplankton community structure defined by key environmental variables in Tagus estuary, Portugal // *Mar. Environ. Res.* 2007. V. 64. P. 616–628.
22. Clarke K. R., Gorley R. N. PRIMER v6: User Manual / Tutorial. Plymouth: PRIMER-E, 2006. 192 p.
23. Cloern J. E., Jassby A. D. Patterns and scales of phytoplankton variability in estuarine-coastal ecosystems // *Estuar. Coast.* 2010. V. 33. P. 230–241. doi: 10.1007/s12237-009-9195-3.
24. Gameiro C., Cartaxana P., Brotas V. Environmental drivers of phytoplankton distribution and composition in Tagus Estuary, Portugal // *Estuar. Coast. Shelf. Sci.* 2007. V. 75. P. 21–34.
25. Hillebrand H., Dürselen C.-D., Kirschtel D. et al. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae // *J. Phycol.* 1999. V. 35. P. 403–424.
26. Ivanov V. V., Brizgalo V. A. White Sea watershed hydrology and anthropogenic impact // *White Sea. Its Marine Environment and Ecosystem Dynamics Influences by Global Change* / Eds. Filatov N., Pozdnyakov D., Johannessen O. M. et al. Berlin: Springer, 2005. P. 15–52.
27. Jouenne F., Lefebvre S., Véron B., Lagadeuc Y. Biological and physicochemical factors controlling short-term variability in phytoplankton primary production and photosynthetic parameters in a macrotidal ecosystem

- (eastern English Channel) // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2005. V. 65. P. 421–439.
28. *Kromkamp J., Peene J.* Possibility of net phytoplankton primary production in the turbid Schelde Estuary (SW Netherlands) // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1995. V. 121. P. 249–259.
 29. *Lancelot C., Spitz Y., Gypens N. et al.* Modelling diatom and *Phaeocystis* blooms and nutrient cycles in the Southern Bight of the North Sea: the MIRO model // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2005. V. 289. P. 63–78.
 30. *Lauria M. L., Purdie D. A., Sharples J.* Contrasting phytoplankton distributions controlled by tidal turbulence in an estuary // *J. Mar. Syst.* 1999. V. 21. P. 189–197.
 31. *Lionard M., Muylaert K., Van Gansbeke D., Vyverman W.* Influence of changes in salinity and light intensity on growth of phytoplankton communities from the Schelde river and estuary (Belgium/The Netherlands) // *Hydrobiologia.* 2005. V. 540. P. 105–115.
 32. *McLusky D. S.* Marine and estuarine gradients — An overview // *Netherlands Journal of Aquatic Ecology.* 1993. V. 27. P. 489–493.
 33. *Menden-Deuer S., Lessard E. J.* Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton // *Limnol. Oceanogr.* 2000. V. 45. № 3. P. 569–579.
 34. *Muylaert K., Raine R.* Import, mortality and accumulation of coastal phytoplankton in a partially mixed estuary (Kinsale harbor, Ireland) // *Hydrobiologia.* 1999. V. 412. P. 53–65.
 35. *Muylaert K., Sabbe K., Vyverman W.* Changes in phytoplankton diversity and community composition along the salinity gradient of the Schelde estuary (Belgium/The Netherlands) // *Estuar. Coast. Shelf Science.* 2009. V. 82. P. 335–340.
 36. *Pritchard D. W.* Estuarine classification — a help or a hindrance // *Estuarine Circulation / Eds. Neilson B. J. et al.* Clifton: Human Press, 1989. P. 1–38.
 37. *Quinlan E. L., Philips E. J.* Phytoplankton assemblages across the marine to low-salinity transition zone in a blackwater dominated estuary // *J. Plankton Res.* 2007. V. 29. P. 401–416.
 38. *Resende P., Azeiteiro U., Pereira M. J.* Diatom ecological preferences in a shallow temperate estuary (Ria de Aveiro, Western Portugal) // *Hydrobiologia.* 2005. V. 544. P. 77–88.
 39. *Shalchian-Tabrizi K., Brâte J., Logares R. et al.* Diversification of unicellular eukaryotes: cryptomonad colonizations of marine and fresh waters inferred from revised 18S rRNA phylogeny // *Environ. Microbiol.* 2008. V. 10. P. 2635–2644.
 40. *Shevchenko O. G., Selina M. S., Orlova T. Yu. et al.* Phytoplankton of the Amur River Estuary (Sea of Okhotsk) during the Summer Periods of 2005–2007 // *Russian Journal of Marine Biology.* 2013. V. 39. № 2. P. 92–106.
 41. *Shevchenko V. P., Dolotov Y. S., Filatov N. N. et al.* Biogeochemistry of the Kem' River estuary, White Sea (Russia) // *Hydrology and Earth System Sciences.* 2005. V. 9. P. 57–66.
 42. *Sigaud-Kutner T. C. S., Aidar E.* The influence of osmotic shocks on the growth rate and chlorophyll *a* content of planktonic algae species // *Bolm Inst. Oceanogr., S Paulo.* 1995. V. 43. № 1. P. 89–98.

SPATIAL DISTRIBUTION OF PHYTOPLANKTON IN THE SUBARCTIC ESTUARY (KEM' RIVER, THE WHITE SEA)

© 2019 I. G. Radchenko^{1*}, L. V. Ilyash¹, V. P. Shevchenko², R. E. Zdorovenov³,
A. N. Novigatsky², N. V. Politova², A. V. Tolstikov³

¹ Department of Biology, Moscow State University, Moscow, Russia

² Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

³ Northern Water Problems Institute, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russia

*e-mail: IraRadchenko@yandex.ru

Received January 11, 2017

Revised version received May 29, 2018

After revision July 02, 2018

The species composition and biomass of the phytoplankton (Ph) as well as hydrological characteristics were estimated in 4 spatial surveys in the subarctic tidal estuary of the Kem' River and adjacent area of Onega Bay (White Sea, Russia) in June–July 2008–2011. The study area was divided into 3 zones (the river zone, the gradient zone and the marine zone), based on the salinity variation of the surface layer. In total, 318 species of Ph were registered, 143 species are found in the river zone, 225 — in the gradient zone, 106 — in the marine zone. The greatest number of species in all zones was represented by diatoms. The highest biodiversity of Ph in the surface layer was detected in the gradient zone. The averages of total biomass of the Ph in the surface layer (B_0) at different years varied in range 2.8–16.9 mg C/m³. Although B_0 did not differ significantly between zones, with the exception of 2011, when B_0 was the highest in the river zone, dissimilarity in the structure of the Ph in the river, gradient and marine zones were 61–95%. The similarity of the Ph at the stations of each zone was poor (22–53%) with the lowest values in the gradient zone. It is postulated that the tidal cycles determine the spatial and temporal heterogeneity of the composition, structure and abundance of Ph in the Kem' river estuary in summer.

Keywords: phytoplankton, estuary, salinity gradient, tidal cycles, Kem' River, White Sea