УДК 551.465

ВЛИЯНИЕ ЛОКАЛЬНЫХ ГИДРОФИЗИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ НА ПРОСТРАНСТВЕННУЮ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФИТОПЛАНКТОНА БЕЛОГО МОРЯ

© 2015 г. Л. В. Ильяш¹, Т. А. Белевич¹, А. Н. Ступникова², А. В. Дриц², М. В. Флинт²

¹Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет ²Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва

e-mail: ilyashl@mail.ru

Поступила в редакцию 12.12.2013 г., после доработки 10.02.2014 г.

Видовой состав и биомасса фитопланктона (ФП), концентрация хлорофилла "a" (ХЛ), сопутствующие гидрофизические условия были исследованы в Онежском и Кандалакшском (губы Чупа и Княжая) заливах Белого моря с 17 по 26 июня 2012 г. Анализ структуры ФП на основе индекса сходства Брея-Кертиса выявил две группы станций, одна из которых объединила станции в стратифицированных водах губ Кандалакшского залива, другая — станции в Онежском заливе. В свою очередь, станции Онежского залива разделились на две подгруппы, соответствующие перемешанным (ПВ) и стратифицированным водам (СВ). Средние для столба воды показатели биомассы ФП, биомассы диатомей и биомассы мелких жгутиковых в Онежском заливе были выше, чем в губах Кандалакшского залива достоверно не различались. В Онежском заливе средние величины ХЛ, биомассы динофитовых и криптофитовых водорослей в Онежском заливе и губах Кандалакшского залива достоверно не различались. В Онежском заливе средние величины биомассы ФП и ХЛ были выше в СВ, чем в ПВ. При этом вклад диатомей в интегральную биомассу ФП был выше в ПВ, а динофлагеллят — в СВ. Показана роль фронтальных зон в формировании структурных особенностей фитопланктонных сообществ.

DOI: 10.7868/S0030157415020045

ВВЕДЕНИЕ

Пространственно-временная неоднородность планктонных сообществ в значительной степени обусловлена гидрофизическими условиями. В частности, показана зависимость обилия и структуры фито-, зоо- и ихтиопланктона от характера стратификации водного столба, горизонтальной термохалинной структурированности вод, наличия фронтальных зон, круговоротов, линз и др. [7, 10, 15, 30, 34]. Гидрологическому режиму каждой морской акватории присущи свои характерные черты, которые в первую очередь определяются водообменом с соседними акваториями, топографией береговой линии, рельефом дна, речным стоком и господствующими ветрами. Все эти факторы определяют специфику основных механизмов формирования пространственной неоднородности планктона в каждом водоеме.

Для Белого моря характерно чередование зон с выраженной горизонтальной термохалинной структурированностью вод (при полной вертикальной однородности градиенты характеристик имеют горизонтальную направленность) и зон с выраженной вертикальной термохалинной структурой вод [8]. В Онежском заливе однородные по вертикали (в результате приливного перемешивания) воды приурочены к Соловецким Салмам и центральной части залива [6, 7]. В юго-восточной части залива воды стратифицированы из-за распреснения поверхностного слоя стоковым течением р. Онега. Воды с различными структурными характеристиками разделены фронтальной зоной, положение которой может изменяться как минимум с недельным интервалом [7]. Анализ пространственной неоднородности фитопланктона Белого моря в связи с гидрофизическими условиями проведен для ряда районов [5, 6], однако значительная часть акватории Онежского залива и губы Кандалакшского залива предыдущими исследованиями охвачены не были. Для Онежского залива до настоящего времени отсутствовали сведения об обилии такого важного компонента фитопланктона как пикопланктон, куда входят цианобактерии и эукариотные водоросли с размерами клеток менее 2 мкм [38], или, согласно более поздним работам [29] – менее 3 мкм. В периоды низкого обилия нано- и микрофитопланктона пикоформы могут давать основной вклад в суммарную биомассу и продукцию фитопланктона. Обилие пикофитопланктона в Белом море оценено только в губе Чупа и проливе Великая Салма Кандалакшского залива [1, 3, 9].

Цель настоящего исследования заключалась 1) в оценке распределения видового состава, обилия, структуры фитопланктона в Онежском заливе и губах Чупа и Княжая Кандалакшского залива



Рис. 1. Расположение станций с отбором проб фитопланктона.

Белого моря во второй половине июня; 2) в оценке обилия автотрофного пикопланктона и его относительного вклада в суммарную биомассу фитопланктона; 3) в анализе связи пространственного распределения фитопланктона с гидрофизическими условиями.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили пробы, отобранные на акватории Белого моря на 16 станциях (рис. 1) с 17 по 26 июня 2012 г. в ходе экспедиции на НИС "Эколог". На комплексных судовых станциях проводили вертикальное зондирование температуры, солености и флуоресценции хлорофилла зондом SBE 19*plus*. Прозрачность воды определяли по белому диску, по глубине видимости которого рассчитывали протяженность фотической зоны [31]. Воду отбирали с нескольких горизонтов (табл. 1) с помощью пятилитрового батометра Нискина.

При подготовке и количественной обработке проб фитопланктона принимали, согласно [29, 38], следующие диапазоны максимального линейного размера водорослей: пикофитопланктон – 0.2–

3 мкм, нанофитопланктон — 3—20 мкм, микрофитопланктон — 20—200 мкм.

Для оценки численности нано- и микрофитопланктона пробы воды (объем 1 л) фиксировали раствором Люголя и концентрировали методом обратной фильтрации (диаметр пор фильтра 2 мкм). Концентрированные пробы просчитывали под микроскопом Микромед 3 в камере Ножотта объемом 0.05 мл. Тотально просматривали 3–5 камер. Линейные размеры клеток измеряли окулярмикрометром. Для расчета биомассы (*B*) объемы клеток определяли методом геометрического подобия [19] с последующим переводом в единицы углерода по аллометрическим зависимостям [28]. Отнесение водорослей (динофитовых, криптофитовых и др.) к фотоавтотрофам или гетеротрофам проводили на основе литературных данных [4].

Подсчет численности пикофитопланктона проводили по общепринятому методу [36]. Фильтры с осажденными клетками пикофитопланктона помещали в жидкий азот и хранили до последующей обработки. Подсчет клеток на фильтрах проводили под люминесцентным микроскопом Leica DM5000B при увеличении ×1000, просмат-

Таблица 1. Дата отбора проб, глубина на станциях и верхняя граница пикноклина (цифры в скобках), температура (T, °C) и соленость (S, епс) поверхностного слоя, прозрачность по белому диску и горизонты отбора проб фитопланктона

№ станции	Дата	Глубина, м	Т	S	Прозрачность, м	Горизонты отбора проб, м					
Онежский залив											
2	17.06	23 (5)	14.2	24.5	5.5	0.5, 5, 10					
4	17.06	33 (3)	11.7	25.2	5.5	0.5, 5, 10, 20					
10	18.06	8 (0)	12.1	24.7	н.д.	0.5, 4, 7					
13	18.06	12 (5)	14.9	24.1	6.0	0.5, 5, 10, 20					
17	18.06	7.5 (3)	17.7	18.9	4.0	0.5, 7					
6	17.06	10*	13.5	25.5	н.д.	0.5, 5, 9					
8	18.06	23*	9.2	26.4	н.д.	0.5, 5, 10					
20	19.06	37*	6.7	27.1	н.д.	0.5, 5, 10, 20					
22	19.06	20*	6.1	26.9	9.0	0.5, 5, 10					
53	24.06	70*	6.8	27.3	8.0	0.5, 10, 20					
Кандалакшский залив, губа Чупа											
32	20.06	50 (2)	13.3	23.9	6.0	0.5, 10, 20					
26	19.06	48 (9)	12.8	23.3	6.0	0.5, 10, 20					
31	20.06	23 (4)	13.3	23.0	6.5	0.5, 5, 15					
29	19.06	30 (3)	13.0	22.6	7.5	0.5, 10, 20					
59	25.06	27 (5)	12.9	23.2	н.д.	0.5, 5, 15					
	1	Кандалаки	иский залив, гу	ба Княжая	1						
41	21.06	22 (2)	10.2	16.4	7.5	0.5, 5, 15					
п	•	•	•	•	•	•					

Примечание. н.д. – нет данных.

* Перемешанные воды.

ривая 30-50 полей зрения в зависимости от концентрации клеток. При подсчете учитывали "тип" свечения клеток (оранжевый – цианобактерии, или красный – эукариотные водоросли), а также измеряли размеры клеток. Объем клеток рассчитывали, исходя из объема соответствующих стереометрических фигур [19]. Клеточное содержание углерода рассчитывали по объемам клеток с использованием аллометрических зависимостей [41]. При просчете фильтров также учитывали гетеротрофные (отсутствие флуоресценции хлорофилла) формы нанофитопланктона с размерами 3-10 мкм, которые не были таксономически идентифицированы. Биомассу неидентифицированных гетеротрофных протистов в суммарную биомассу фитопланктона не включали.

Определение концентрации хлорофилла "а" проводили флуориметрическим методом [21] с помощью флуориметра Trilogy.

Интегральные показатели фитопланктона в столбе воды под 1 м² рассчитывали для слоя 0—20 м. На мелководных станциях глубина интегрирования равнялась глубине на станции минус 1 м. По интегральным величинам и глубине интегрирования рассчитывали средние для столба воды количественные показатели фитопланктона и концентрации хлорофилла "а".

Для оценки сходства сообществ фитопланктона использовали пакет анализа экологических

ОКЕАНОЛОГИЯ том 55 № 2 2015

данных PRIMER Version 5.2.4. [13]. Сходство оценивали с помощью индекса Брея-Кёртиса, рассчитанного по величинам средней в столбе воды биомассы популяций водорослей. Затем проводили ординацию сообществ методом многомерного шкалирования (MDS). Достоверность различий групп станций по структуре сообществ фитопланктона оценивали методом ANOSIM. Характерные виды, обусловливающие высокое сходство внутри каждой группы проб, выделяли с помощью процедуры SIMPER [13]. Достоверность различий средних значений биомассы оценивали по критерию Манна-Уитни. Для оценки зависимости между биомассой фототрофного фитопланктона и концентрацией хлорофилла "а" рассчитывали коэффициент корреляции Спирмена ($R_{\rm s}$). Расчеты проводили с использованием программы PAST.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Гидрофизические условия. Термохалинная структура и динамика вод в районах исследования подробно освещены в работе [7]. Здесь мы подчеркнем лишь ряд моментов, важных для описания структуры фитопланктона.

В прибрежных районах Онежского залива воды были стратифицированы (станции 2, 4, 10, 13 и 17; рис. 1), тогда как в центральной части залива и у Соловецких островов стратификация отсут-



Рис. 2. Ординация станций по сходству фитопланктона (цифры – номера станций). Сплошной линией показаны сообщества фитопланктона Кандалакшского (I) и Онежского (II) заливов, пунктиром выделены сообщества перемешанных (ПВ) и стратифицированных (СВ) вод Онежского залива.

ствовала (станции 6, 8, 20, 22, 53). В куту Онежского залива (станции 10, 13, 17) верхний перемешиваемый слой был в среднем на 2°С более теплым и имел пониженную ~на 2.5 епс соленость по сравнению с северо-западной частью залива (станции 2 и 4; табл. 1). Температура вод в Западной Соловецкой (станции 20, 22) и Анзерской (ст. 53) Салмах была ниже, а соленость выше, чем в перемешиваемых водах центральной части залива (станции 6, 8; табл. 1). Протяженность перемещиваемого слоя на станциях 20, 53, 22 превышала глубину фотической зоны. Согласно данным вертикального зондирования по дробной сетке станций, станции 13 и 17 были отделены от вод центральной части залива структурным фронтом [7].

Водная толща в губах Кандалакшского залива была стратифицирована, соленость поверхностного слоя была в среднем ниже, чем в Онежском заливе на 2 епс (губа Чупа) и ~на 9 епс (губа Княжая) (табл. 1). В губе Чупа пикноклин начинался с глубины 2-5 м, на ст. 26 – с 9 м, и был "растянут" практически на весь столб воды (рис. 3д). Исключение составляли станции 26 и 59, на которых глубже 25-30 м плотность не изменялась. Протяженность фотического слоя составляла 16-20 м. У входа в губу Княжая (ст. 41) из-за вытекающего из губы мощного потока пресных вод поверхностный слой был распреснен до 16.4 епс, пикноклин начинался с 2 м (рис. 3е), протяженность фотического слоя составляла 23 м. Температура поверхностного слоя была ниже, чем в губе Чупа более чем на 2°С.

Сообщества фитопланктона. Анализ структуры фитопланктона (ФП), проведенный на основе индекса сходства Брея-Кертиса, выявил две группы станций (рис. 2), одна из которых объединила станции губ Кандалакшского залива (Кз), другая – станции в Онежском заливе (Оз). Различия между группами станций в Кз и Оз составили 67%. Видами, определявшими эти различия, были Dinophisys acuta, Ebria tripartita, Skeletonema costatum и Thalassiosira nordenskioeldii.

В свою очередь, станции Оз разделились на две подгруппы, соответствующие перемешанным (станции 6, 8, 20, 22) и стратифицированным (станции 2, 4, 10, 13, 17) водам. Ст. 53 не вошла ни в одну группу, возможно из-за того, что отбор проб на ней проводили на 5–7 дней позже, чем на других станциях Оз. Различия между группами станций Оз составило 54%. Видами, определявшими различия, были *Prorocentrum minimum* и *Heterocapsa triquetra*.

Оценка методом ANOSIM показала, что представленное выше разделение ФП на сообщества с различающейся структурой (разделение станций на группы) неслучайно и статистически достоверно. Учитывая выявленные различия в структуре ФП, мы проводили дальнейший анализ для заливов отдельно, при этом в Оз сравнивали параметры ФП в стратифицированных (СВ) и перемешанных водах (ПВ), включая в последнюю группу и ст. 53 (табл. 2, 3).

Онежский залив. Средние значения интегральных для столба воды величин биомассы ФП, содержания хлорофилла "а" (ХЛ), биомассы диатомей, мелких неидентифицированных жгутиковых и криптофитовых водорослей в СВ и ПВ достоверно не различались, тогда как биомасса динофлагеллят была достоверно выше (p = 0.007) в СВ (табл. 2). Средние для столба воды (в 1 м³) величины биомассы ФП и ХЛ были выше в СВ (табл. 3). Вклад диатомей в интегральную биомассу ФП был выше в ПВ, а динофлагеллят — в СВ (p = 0.008). Удельное содержание ХЛ на единицу биомассы автотрофного $\Phi\Pi (X\Pi/C_{abt})$ было достоверно выше в ПВ (p = 0.008). Наибольшая интегральная биомасса ФП отмечена в СВ на ст. 4, где доминировала динофлагеллята Prorocentrum minimum. Наибольшая средняя биомасса (27 мг С/м³) встречена в стратифицированной области на самой мелководной ст. 17, где доминировала динофлагеллята Heterocapsa triquetra. Биомасса водорослей P. min*imum* и *H. triquetra*, а также вклад *P. minimum* в общую биомассу ФП были выше в СВ.

Характерные профили вертикального распределения ФП приведены на рис. 3. Распределение ФП по глубине в ПВ было практически равномерным (рис. 3г). В СВ наибольшая биомасса ФП была в основном приурочена к поверхностному слою (станции 4, 13, 17, рис. 3а), реже отмечалась на



Рис. 3. Вертикальное распределение плотности воды (тонкая линия), суммарной биомассы фитопланктона (кружки) и пикофитопланктона (треугольники) на станциях 13 (а), 2 (б), 10 (в), 8 (г), 29 (д) и 41 (е).

верхней границе пикноклина (ст. 2, рис. 36) или непосредственно под пикноклином (ст. 10, рис. 3в).

На всех станциях Оз численность пикофитопланктона на разных горизонтах варьировала в пределах от 0.02 до 2.21 млн кл/л, биомасса изменялась от 0.03 до 1.85 мг С/м³. Наименьшее обилие пикоформ выявлено на глубине 20 м на ст. 20, наибольшее — в поверхностном слое на ст. 6. Интегральная биомасса пикофитопланктона и его вклад в суммарную биомассу ФП в СВ и ПВ достоверно не различались. Наибольший вклад пикоформ в биомассу составлял 9% (ст. 6). Пико-

ОКЕАНОЛОГИЯ том 55 № 2 2015

Таблица 2. Интегральные для столба воды значения биомассы фитопланктона ($B_{\text{сум}}$, мг С/м²), пикофитопланктона ($B_{\text{пик}}$, мг С/м²), содержание хлорофилла "a" (ХЛ, мг/м²), удельное содержание хлорофилла в биомассе фототрофных водорослей (ХЛ/ $C_{\phi \text{отот}}$), относительная биомасса пикофитопланктона (ПФ, %), диатомей (ДТ, %), динофлагеллят (ДФ, %) и криптофитовых водорослей (КР, %), доминирующие виды и группы водорослей и их вклад в суммарную биомассу (цифры в скобках – %)

№ ст.	Всум	В _{пик}	ХЛ	$\frac{\rm X \Pi / C_{\rm potot} \times}{\times 10^{-2}}$	ΠΦ	ДТ	ДФ	KP	Доминирующие виды и группы водорослей	
Онежский залив										
2	292	4.1	11.0	3.98	1	21	57	2	Prorocentrum minimum (41), HX (19)	
4	416	4.5	15.7	4.06	1	21	59	2	P. minimum (35), HX (18)	
10	135	2.4	5.6	4.66	2	7	58	19	Heterocapsa triquetra (30), HX (30), Plagioselmis/Teleaulax (19)	
13	190	1.4	7.7	4.39	1	16	58	13	H. triquetra (31), HX (24), Plagioselmis/Teleaulax (18)	
17	176	1.8	5.6	3.58	1	8	60	13	HX (28), H. triquetra (27), Plagioselmis/Teleaulax (13)	
6	103	9.4	7.5	7.47	9	26	22	20	HX (42), <i>Plagioselmis/Teleaulax</i> (20), <i>Skeletonema costatum</i> (11)	
8	268	5.5	17.4	7.23	2	56	16	18	Thalassiosira spp. (37), HX (25), Plagioselmis/Teleaulax (18)	
20	160	0.9	10.8	7.26	1	64	12	14	Thalassiosira nordenskioeldii (36), HX (23), Plagioselmis/Teleaulax (14), Skeletonema costatum (11)	
22	32	0.8	3.3	11.91	3	36	28	18	HX (33), Plagioselmis/Teleaulax (18), Thalassiosira spp. (13), Gyrodinium fusiforme (11)	
53	226	2.9	23.2	11.81	1	55	28	2	<i>T. nordenskioeldii</i> (26), HX (12), <i>Skeletonema costatum</i> (10), <i>Chaetoceros radicans</i> (10)	
I	I		1	Кан	ндалакшо	ский зал	ив, губа ч	Чупа		
32	120	31.1	18.0	18.0	26	6	42	11	Dinophysis sp. (16), Plagioselmis/Teleaulax (11)	
26	69	17.3	11.1	20.6	25	5	42	10	Dinophysis acuta (16), Plagioselmis/Teleaulax (9)	
31	71	19.4	7.2	12.9	27	12	30	12	Plagioselmis/Teleaulax (12), Gyrodinium fusiforme (11)	
29	81	15.7	16.7	24.9	19	8	50	5	P. minimum (15), Dinophysis sp. (10)	
59	167	н.д.	17.1	12.5	н.д.	17	32	26	Plagioselmis/Teleaulax (25), HX (22)	
Кандалакшский залив, губа Княжая										
41	258	6.4	15.0	6.2	2	3	14	20	Dictyocha speculum (50), Plagioselmis/Teleaulax (20)	

Примечание. н.д. – нет данных, НЖ – неидентифицированные жгутиковые, *Plagioselmis/Teleaulax* – сумма биомасс двух видов криптофитовых.

планктон был представлен цианобактериями и эукариотными водорослями. В СВ биомасса пикоэукариот была выше биомассы пикоцианобактерий (p = 0.03), тогда как в ПВ достоверных отличий не выявлено (табл. 3). Как в СВ, так и в ПР величины биомассы пикоцианобактерий и пикоэукариот, а также вклад этих групп в общую биомассу пикофитопланктона достоверно не различались. Вертикальное распределение пикоформ в ПВ было практически равномерным за исключением станций 6 и 8 (рис. 3г). В СВ наибольшая биомасса пикоформ была приурочена к поверхностному слою (ст. 2, рис. 36), либо отмечена под пикноклином (ст. 4) или в придонном слое (станции 13, 10, рис. 3а, 3в).

Губы Кандалакшского залива. В губе Чупа интегральная биомасса ФП была наибольшей на входе в губу (ст. 32). Основной вклад в биомассу ФП давали динофитовые водоросли (табл. 3). Следует отметить значительный вклад пикофитопланктона в суммарную биомассу фитоцена, который колебался от 19.5% (ст. 29) до 27.3% (ст. 31) (табл. 3). На всех станциях губы Чупа численность пикоформ на разных горизонтах варьировала в пределах 0.25–11.3 млн кл/л, биомасса изменялась от 0.10 до 2.08 мг С/м³. Среди пико-

ОКЕАНОЛОГИЯ том 55 № 2 2015

Таблица 3. Средние для столба воды величины биомассы (мг С/м³) фитопланктона ($B_{\text{сум}}$), пикофитопланктона (ПФ), пикоцианобактерий (ПЦ), пикоэукариот (ПЭ), диатомей (ДТ), динофлагеллят (ДФ), криптофитовых (КР), неидентифицированных жгутиковых (НЖ) водорослей и концентрации хлорофилла "а" (ХЛ, мг/м³)

№ ст.	Всум	ΠΦ	ПЦ	ПЭ	ДТ	ДΦ	KP	НЖ	ХЛ	
Онежский залив										
2	14.59	0.21	0.09	0.11	3.12	8.37	0.33	2.74	0.55	
4	20.80	0.22	0.02	0.20	4.38	12.24	0.40	3.72	0.78	
10	19.34	0.35	0.06	0.29	1.37	11.20	3.72	5.86	0.80	
13	17.23	0.12	0.04	0.08	2.70	9.92	3.05	4.14	0.70	
17	27.12	0.28	0.05	0.23	2.07	16.39	3.51	7.60	0.86	
6	11.48	1.05	0.13	0.91	2.99	2.53	2.36	4.84	0.84	
8	13.38	0.28	0.07	0.21	7.56	2.13	2.47	3.36	0.87	
20	8.00	0.04	0.01	0.04	5.11	0.99	1.17	1.84	0.54	
22	1.71	0.04	0.04	0.00	0.61	0.47	0.30	0.57	0.17	
53	11.31	0.19	0.19	0.00	6.23	3.20	0.63	1.32	1.16	
Кандалакшский залив, губа Чупа										
32	5.98	1.56	1.42	0.14	0.35	2.48	0.67	0.32	0.90	
26	3.45	0.87	0.77	0.10	0.18	1.43	0.33	0.27	0.56	
31	3.55	0.97	0.79	0.19	0.43	1.07	0.44	0.29	0.36	
29	4.03	0.78	0.64	0.14	0.31	2.01	0.20	0.27	0.84	
59	8.37	н.д.	н.д.	н.д.	1.45	2.66	2.14	1.82	0.85	
Кандалакшский залив, губа Княжая										
41	12.92	0.32	0.27	0.05	0.39	1.87	2.54	1.14	0.75	

Примечание. н.д. – нет данных.

форм преобладали цианобактерии. В число доминантов вошли представители динофлагеллят и криптофитовых водорослей, а также группа мелких жгутиковых и *Ebria tripartita* (гетеротрофный протист неясного систематического положения). На всех станциях в губе Чупа биомасса ФП снижалась с глубиной (рис. 3д).

Проведение повторной съемки через 5 дней позволило показать, что биомасса ФП и содержание ХЛ существенно увеличились. На ст. 59 по сравнению со ст. 31 это увеличение составило 2.4 раза. Возросла биомасса всех групп ФП, однако в наибольшей степени — криптофитовых и мелких жгутиковых водорослей. Это вероятнее всего свидетельствует о том, что ФП находился на начальной стадии летнего цветения, которое в губе Чупа обычно отмечается в июле [4].

У входа в губу Княжая на ст. 41 биомасса ФП была выше в два с лишним раза, чем в среднем в губе Чупа (табл. 3), что связано с доминированием силикофлагелляты *Dictyocha speculum*. Несмотря на то, что здесь пикноклин начинался уже с 2 м, биомасса ФП на глубине 5 м по сравнению с поверхностным слоем снижалась незначительно (рис. 3е).

Сопоставление количественных характеристик $\Phi\Pi$ в Оз и губах Кз показывает, что в Оз следующие средние для столба воды величины были выше: биомасса $\Phi\Pi$ (p = 0.03), биомасса диатомей (p = 0.003) и биомасса мелких жгутиковых (p = 0.004), тогда как биомасса пикоцианобактерий (p = 0.002) и удельное содержание ХЛ в биомассе фототрофных водорослей (p = 0.008) в Оз были ниже, чем в губах Кз (табл. 3). Средние величины концентрации ХЛ, биомассы пикоэукариот, динофитовых и криптофитовых водорослей в Оз и губах Кз достоверно не различались. Если же сравнивать только стратифицированные области, то биомасса динофлагеллят была достоверно выше (p = 0.008) в Оз, чем в губах Чупа и Княжая.

Связь между биомассой фототрофного фитопланктона и концентрацией хлорофилла. В целом по всему массиву данных (в расчет брались все горизонты отбора на всех станциях) между биомассой фототрофного фитопланктона и концентрацией хлорофилла "а" выявлена достоверная связь ($R_s = 0.7006, p < 0.01$). Коэффициент корреляции между этими величинами, проинтегрированными на слой 0—20 м, равнялся 0.78 (p < 0.01). Соотношение биомассы фототрофов к концентрации ХЛ варьировало от 3 до 36.

Гетеротрофные нанопланктонные протисты. В Оз и Кз численность гетеротрофных мелких жгутиковых форм на разных горизонтах всех выполненных станций варьировала в пределах 20–270 тыс. кл/л, биомасса изменялась от 0.02 до 1.97 мг С/м³. С глубиной биомасса гетеротрофных жгутиковых, как правило, возрастала. Наибольшая биомасса выявлена на ст. 6 на глубине 9 м. Средние для столба воды величины биомассы гетеротрофных жгутиковых в Оз (0.21 ± 0.17 мг С/м³) и в губах Кз (0.29 ± 0.11 мг С/м³) достоверно не различались, не выявлено достоверных различий и между величинами биомассы гетеротрофных жгутиковых в СВ и ПВ в Оз.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные результаты выявили существенную мезомасштабную пространственную изменчивость обилия и структуры фитопланктона в Онежском заливе и исследованных губах Кандалакшского залива. В Оз взаимодействие интенсивного приливного перемешивания, речного стока и орографии залива приводит к формированию разнообразия структурных гидрофизических характеристик водной толщи в отдельных районах акватории, наличию и близкому соседству перемешанных по вертикали и стратифицированных участков акватории, разделенных фронтальными зонами. Локальные гидрофизические условия существенно влияют на обеспеченность ФП биогенными элементами и поддержание водорослей в зоне оптимальной облученности, определяют возможность поступления в фотический слой покоящихся стадий водорослей из придонных слоев. Различия в гидрофизических условиях обусловили развитие в Оз двух различающихся по структуре сообществ ФП, одно из которых приурочено к стратифицированной акватории, другое – к области, перемешанной по вертикали. В ПВ основной вклад в биомассу ФП давали диатомеи, в СВ – динофлагелляты. Такая картина согласуется с концептуальной схемой, говорящей о приуроченности динофлагеллят к стабильным водным массам [26]. Вертикальное перемешивание водной толщи, обеспечивающее поступление "новых" биогенных элементов в фотический слой, способствует преимущественному развитию диатомей, а формирование стабильного пикноклина, невысокая турбулентность и сниженный транспорт биогенных элементов в слой над пикноклином, благоприятствуют развитию динофлагеллят. При этом в СВ в разных районах Оз доминировали разные виды динофлагеллят. В северо-западной части (станции 2 и 4) доминировала водоросль Prorocentrum minimum, в юго-восточной части, подверженной влиянию стока реки Онеги (станции 10, 13, 17), преобладала Heterocapsa triquetra. На ст. 2 над пикноклином (глубина 5 м) численность *P. тіпітит* достигала 82 млн кл/м³, а биомасса – 21 мг С/м³. *Р. тіпітит* – широко распространенный эвритермный, эвригалинный вид, способный формировать мощные цветения, которые в большинстве случаев приурочены к стратифицированным водам с распресненным поверхностным слоем [18]. Ранее в Белом море доминирование *Р. тіпітит* отмечалось в ПВ в центральной части

Онежского залива (начало июля 2008 г.) при численности 48 млн кл/м³ и биомассе — 15 мг С/м³ [6]. Таким образом, новые данные позволили показать, что в Белом море *Р. minimum* может достигать высокого обилия как в ПВ, так и СВ, что согласуется с данными по количественному распределению этого вида в других морских экосистемах [18, 33].

Динофлагеллята *Heterocapsa triquetra*, как и *Р. тіпітит* – широко распространенный эвритермный эвригалинный вид, формирующий в ряде случаев мощные цветения [25]. *Н. triquetra* продуцирует значительное количество внеклеточного фермента щелочная фосфатаза, что дает ей возможность покрывать часть потребности в фосфоре за счет органических форм [33]. Это обеспечивает *H. triquetra* преимущество при недостатке минерального фосфора, которое можно ожидать в распресненном районе. Фронтальная зона, разделяющая СВ юго-восточной части Оз и ПВ его центральной части [7], является гидрофизическим фактором, приводящим к удержанию и накоплению $\Phi\Pi$ и, в том числе, *H. triquetra* в юго-восточной части залива (станции 13 и 17). Физическая аккумуляция водорослей (меньшая скорость дисперсии по сравнению со скоростью роста) способствует формированию цветения [26]. Значение фронтальной зоны Оз в накоплении биомассы динофлагеллят косвенно подтверждает тот факт, что в стратифицированных водах залива биомасса динофлагеллят практически в одни и те же календарные сроки была достоверно выше, чем в стратифицированных водах исследованных губ Чупа и Княжая Кандалакшского залива. В губе Чупа и перед входом в губу Княжая (ст. 41) фронтальных зон не выявлено [7].

Важную роль в приуроченности *H. triquetra* к мелководьям юго-восточной части Оз может также играть поступление значительного числа вегетативных клеток, проросших из цист, депонированных в донных осадках. При установлении благоприятных для прорастания цист условий по температуре и освещенности происходит эффективное пополнение популяции *H. triquetra*, что в совокупности с оптимальными условиями для роста популяции – стратификацией водной толщи, обеспеченности биогенными элементами, снижением дисперсии (благодаря наличию фронтальной зоны) ведет к доминированию вида в фитопланктонном сообществе. Аналогичный механизм массового развития популяций за счет прорастания цист показан и для других динофлагеллят [22, 23]. Формирование цист у Р. тіпітит не выявлено [27], и в отсутствие пополнения популяции из спор вид накапливает меньшую по сравнению с *H. triquetra* биомассу в юго-восточной мелководной части Оз, хотя при этом P. mini*тит*, как и *H. triquetra*, имеет широкий диапазон толерантности к солености и способен утилизировать органический фосфор [18]. Более того, известно, что *H. triquetra* способна поедать *P. minimum*, снижая, таким образом, численность конкурента [25]. В целом, в СВ Онежского залива между биомассой *P. minimum* и *H. triquetra* выявлена отрицательная корреляция ($R_s = -0.9, p = 0.02$). В ПВ корреляция между обилием этих видов водорослей не обнаружена.

Обращает на себя внимание существенный вклад мелких жгутиковых водорослей в биомассу фитоценоза как в ПВ, так и СВ в Оз (табл. 3). Абсолютные и относительные величины биомассы мелких жгутиковых в СВ и ПВ достоверно не различались. Известно возрастание роли мелких жгутиковых в ФП при увеличении продолжительности существования стратифицированных стабильных водных масс и повышении доли регенерированных форм биогенных элементов в минеральном питании, доступном водорослям в фотическом слое [20, 24, 26, 32]. Отсутствие различий в обилии мелких жгутиковых в СВ и ПВ Оз свидетельствует о том, что такая закономерность в динамике фитопланктонных сообществ присутствует не всегда. Причиной этого может быть следующее. Мелкие жгутиковые – это сборная группа водорослей, относящихся к разным таксонам (Cryptophyceae, Primnesiophyceae, Prasinophyta, Chlorophyta и др.). В силу малых размеров клеток (менее 8 мкм) они с трудом поддаются идентификации при использовании светового микроскопа. В результате в эту группу могут быть включены водоросли, различающиеся по оптимумам абиотических условий, что нивелирует указанную выше закономерность.

В условиях большей вертикальной протяженности верхнего перемешиваемого слоя моря по сравнению с фотическим слоем развитие фототрофных водорослей лимитировано недостатком световой энергии. Акклимация водорослей к низкому уровню доступной световой энергии ведет к увеличению удельного (на клетку или единицу биомассы) содержания фотосинтетических пигментов [14]. Такие условия отмечены на трех из пяти станциях с ПВ в Оз, а в целом в заливе удельное содержание ХЛ было выше в ПВ по сравнению с СВ. Не следует также исключать и влияние различий в составе фитоценов в ПВ и СВ. Известно, что водоросли не только разных таксономических групп, но и в пределах одной таксономической группы различаются по рангам варьирования удельного содержания пигментов [14].

Средние значения интегральных величин (под 1 m^2) биомассы водорослей и ХЛ в СВ и ПВ Оз достоверно не различались, тогда как средние для столба значения (в 1 m^3) были выше в СВ. Последнее может быть обусловлено тем фактом, что стратифицированные воды были, в основном, приурочены к прибрежным мелководным районам с протяженностью фотического слоя до дна.

Это вело к лучшей обеспеченности водорослей световой энергией в СВ. К тому же при близких значениях интегральной биомассы ФП в СВ и ПВ вертикальное распределение планктонных водорослей различалось. В ПВ фитопланктон был практически равномерно распределен в толще воды, тогда как в СВ биомасса существенно менялась с глубиной. Здесь наибольшие значения были приурочены к поверхностному слою, к верхней границе пикноклина, либо к слою, лежащему непосредственно под пикноклином. Такие различия в вертикальном распределении обусловлены тем, что динофлагелляты, давшие основной вклад в биомассу ФП в СВ, благодаря подвижности, "позиционировали" себя в слое с оптимальным сочетанием световых условий и условий минерального питания.

Влияние локальных гидрофизических условий на структурные параметры фитопланктонных сообществ проявилось и в разном составе доминирующих видов в двух губах Кандалакшского залива. В губе Княжая более 50% суммарной биомассы ФП формировала силикофлагеллята *Dictyocha* speculum, тогда как в губе Чупа преобладали динофлагелляты и криптофитовые водоросли. В губе Княжая гидрологические условия характеризовались более низкими температурой и соленостью, и меньшей протяженностью верхнего перемешиваемого слоя по сравнению с губой Чупа. По-видимому, низкая температура и небольшая протяженность верхнего перемешиваемого слоя благоприятствовали массовому развитию D. speculum. Это согласуется с характеристикой гидрофизических условий в других полярных районах, где было отмечено высокое обилие этого вида силикофлагеллят, - в море Росса (Антарктика) на акватории с небольшой вертикальной протяженностью верхнего перемешиваемого слоя [17] и в центральной Арктике в подледном фитопланктоне [39].

На исследованной акватории Белого моря отношение биомассы фототрофных водорослей к концентрации ХЛ варьировало от 3 до 36, что соответствует пределам изменения этой характеристики в других арктических морских районах [11, 37]. Соотношение интегрированных на весь столб воды величин биомассы фототрофов и концентрации ХЛ варьировало от 8 до 28, что соответствует аналогичным величинам в Карском море [2].

В настоящей работе впервые представлены данные об обилии пикофитопланктона в Оз. Обилие пикоформ в Оз было ниже, чем в более прогретых водах губ Кз, в основном за счет более низкой биомассы цианобактерий. Это согласуется с представлением о том, что температура воды является одним из основных факторов, определяющих абсолютное и относительное обилие пикоцианобактерий [16]. Обилие пикофитопланктона в губе Чупа соответствовало пределам варьирова-

ния численности пикоформ, полученных для этого района ранее [3]. Среди пикоформ в июне 1987 г. так же, как и в наших наблюдениях, преобладали цианобактерии [3], однако вклад мельчайших автотрофов в биомассу ФП был выше во время настоящих исследований. В целом, обилие пикоформ и их вклад в биомассу ФП в Оз и губах Кз укладываются в пределы варьирования этих параметров в других арктических районах [11, 40]. Считается, что основной пресс выедания на пикоформы оказывают гетеротрофные протисты [12]. Однако материалы настоящих наблюдений показывают только слабую корреляция ($R_{\rm s} = 0.18; p =$ = 0.24) между биомассой гетеротрофных жгутиковых и пикофитопланктона. Численность гетеротрофных мелких жгутиковых форм в Оз и Кз в наших сборах соответствовала нижним границам предела варьирования этого показателя в разных районах Арктики [35, 36].

Таким образом, в начале летнего периода в Белом море мезомасштабная пространственная изменчивость обилия и состава фитопланктона, его вертикального распределения в значительной степени определяется локальными гидрофизическими условиями, которые обусловливают преимущественное развитие тех видов и групп водорослей, чьи физиологические и биологические свойства, а также жизненные циклы наилучшим образом соответствуют комплексу локальных абиотических условий.

Авторы благодарят экипаж НИС "Эколог", сотрудников ИО РАН В.В. Кременецкого и С.Г. Пояркова, сотрудников института водных проблем Севера КарНЦ РАН А.В. Толстикова и А.П. Георгиева за помощь в экспедиции и предоставленные материалы.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проекты № 12-04-00477-а и № 13-05-00039-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белевич Т.А., Ильяш Л.В. Обилие пикофитопланктона в проливе Великая Салма Белого моря // Микробиология. 2012. Т. 81. № 3. С. 389–395.
- 2. Дриц А.В., Арашкевич Е.Г., Никишина А.Б. и др. Роль массовых видов мезозоопланктона в выедании фитопланктона в северных районах Карского моря в осенний сезон // Океанология. 2015. Т. 55. № 4.
- 3. Ильяш Л.В. Пикофитопланктон Кандалакшского залива Белого моря // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биология. 1998. № 2. С. 49–52.
- 4. Ильяш Л.В., Житина Л.С., Федоров В.Д. Фитопланктон Белого моря. М.: Янус-К, 2003. 168 с.
- 5. 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.

- 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. Кобылянский С.Г., Дриц А.В., Евсеенко С.А. и др. Влияние микромасштабных гидрофизических процессов на формирование скоплений личинок сельди (*Clupea pallasii marisalbi*) в Онежском и Кандалакшском заливах Белого моря // Океанология. 2014. Т. 54. № 6. С. 805–815.
- 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.
- 9. Ратькова Т.Н., Сажин А.Ф., Кособокова К.Н. Одноклеточное население беломорской пелагиали подо льдом в ранне-весенний период // Океанология. 2004. Т. 44. № 2. С. 259–266.
- 10. 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.
- Booth B.C., Horner R.A. Microalgae on the Arctic Ocean Section, 1994: species abundance and biomass // Deep-Sea Res. II. 1997. V. 44. P. 1607–1622.
- Callieri C., Karjalainen S.M., Passoni S. Grazing by ciliates and heterotrophic nanoflagellates on picocyanobacteria in Lago Maggiore, Italy // J. Plankton Res. 2002. V. 24. P. 785–796.
- 13. *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.
- Falkowski P.G., Raven J.A. Aquatic photosynthesis. Malden, Massachusetts: Blackwell Science, 1997. 375 p.
- Flint M.V., Sukhanova I.N., Kopylov A.I. et al. Plankton distribution associated with frontal zone in the vicinity of Pribilof Islands // Deep-Sea Res. II. 2002. V. 49. P. 6069–6093.
- Fogg G.E. Some comments on picoplankton and its importance in the pelagic ecosystem // Aquat. Microb. Ecol. 1995. V. 9. P. 33–39.
- Fragoso G.M., Smith W.O. Jr. Influence of hydrography on phytoplankton distribution in the Amundsen and Ross Seas, Antarctica // J. Marine Systems. 2012. V. 89. P. 19–29.
- 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.
- Hillebrand H., Dürselen C.-D., Kirschtel D. et al. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae // J. Phycol. 1999. V. 5. P. 403–424.
- Hodal H., Kristiansen S. The importance of smallcelled phytoplankton in spring blooms at the marginal ice zone in the northern Barents Sea // Deep-Sea Res. II. 2008. V. 55. P. 2176–2185.
- Holm-Hansen O., Riemann B. Chlorophyll a determination: improvements in methodology // Oikos. 1978. V. 30. P. 438–447.

ОКЕАНОЛОГИЯ том 55 № 2 2015

- 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.
- 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.
- Lee S.H., Whitledge T.E. Primary and new production in the deep Canada Basin during summer 2002 // Polar Biol. 2005. V. 28. P. 190–197.
- 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.
- Margalef R. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment // Oceanol. Acta. 1978. V. 1. P. 493–509.
- 27. *Matsuoka K., Fukuyo Y.* Taxonomy of cysts // Manual on Harmful Marine Algae / Eds. Hallegraeff G.M., Anderson, D.M., Cembella, A.D. Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO. Manuals and Guides. № 33. Paris: UNESCO, 1995. P. 281–401.
- 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.
- Moon-van der Staay S.Y., De Wachter R., Vaulot D. Oceanic 18S rDNA sequences from picoplankton reveal unsuspected eukaryotic diversity // Nature. 2001. V. 409. P. 607–610.
- 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.
- 31. Parsons T.H., Takahashi M., Hargrave B. Biological oceanographic processes. Oxford: Pergamon, 1984. 330 p.

- Richardson K., Markager S., Buch E. et al. Seasonal distribution of primary production, phytoplankton biomass and size distribution in the Greenland Sea // Deep-Sea Res. I. 2005.V. 52. P. 979–999.
- 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.
- 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.
- Sanders R.W., Gast R.J. Bacterivory by phototrophic picoplankton and nanoplankton in Arctic waters // FEMS Microbiol. Ecol. 2012. V. 82. P. 242–253.
- Sherr E.B., Sherr B.F., Fessenden L. Heterotrophic protists in the central Arctic Ocean // Deep-Sea Res. II. 1997. V. 44. P. 1665–1682.
- 37. Sherr E.B., Sherr B.F., Wheeler P.A. et al. Temporal and spatial variation in stocks of autotrophic and heterotrophic microbes in the upper water column of the central Arctic Ocean // Deep-Sea Res. I. 2003. V. 50. P. 557–571.
- Sieburth J.M., Smetacek V., Lenz J. Pelagic ecosystem structure: heterotrophic compartments of the plankton and their relationships to plankton size fractions // Limnol. Oceanogr. 1978. V. 23. P. 1256–1263.
- Takahashi K., Onodera J., Katsuki K. Significant populations of seven-sided *Distephanus* (Silicoflagellata) in the sea-ice covered environment of the central Arctic Ocean, summer 2004 // Micropaleontology. 2009. V. 55. P. 313–325.
- 40. *Terrado R., Lovejoy C., Massana R. et al.* Microbial food web responses to light and nutrients beneath the coastal Arctic Ocean sea ice during the winter–spring transition / J. Mar. Systems. 2008. V. 74. P. 964–977.
- 41. Verity P.G., Robertson C.Y., Tronzo C.R. et al. Relationship between cell volume and the carbon and nitrogen content of marine photosynthetic nanoplankton // Limnol. Oceanogr. 1992. V. 37. P. 1434–1446.

Effect of Local Hydrophysical Conditions on Spatial Variability of Phytoplankton in the White Sea

L. V. Ilyash, T. A. Belevich, A. N. Stupnikova, A. V. Drits, M. V. Flint

The species composition, biomass of phytoplankton, and chlorophyll *a* concentration (Chl), and hydrophysical characteristics of water masses were estimated in Onega and Kandalaksha (Chupa and Kniazhaja inlets) Bays of the White Sea at 16 stations during June 17–26, 2012. The similarity of the phytoplankton structure on the basis of the Bray–Curtis index revealed two groups of stations. The stations in stratified waters of Kandalaksha Bay formed one group, and the stations in Onega Bay formed another group. In their turn, the stations in Onega Bay separated into two groups corresponding to the mixed (MW) and stratified (SW) waters. Total phytoplankton biomass, biomass of diatoms, and small unidentified flagellates were higher in Onega Bay. Biomass of dinoflagellates and cryptophytes, as well as Chl, did not differ significantly in Kandalaksha Bay and Onega Bay. In Onega Bay total phytoplankton biomass, Chl, and contribution of dinoflagellates to the total biomass were higher in SW then in MW. Contribution of diatoms was higher in SW. Importance of frontal zone for formation of phytoplankton structural features was shown.