—— МОРСКАЯ БИОЛОГИЯ **—**

УЛК 551.465

СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ ФИТОПЛАНКТОНА В ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ МОРЯ ЛАПТЕВЫХ

© 2017 г. И. Н. Суханова¹, М. В. Флинт¹, Е. Ю. Георгиева², Е. К. Ланге³, М. Д. Кравчишина¹, А. Б. Демидов¹, А. А. Недоспасов¹, А. А. Полухин¹

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

²Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН, Севастополь, Россия ³Атлантическое отделение Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Калининград, Россия е-mail:m flint@ocean.ru

Поступила в редакцию 17.05.2016 г. После доработки 18.09.2016 г.

Исследования выполнены на разрезе по 130°30′ в.д. от дельты Лены (71°60′ с.ш.) до области континентального склона и прилежащих глубоководных районов (78°22′ с.ш) моря Лаптевых в сентябре 2015 г. Установлена четко выраженная широтная зональность в структуре фитопланктонных сообществ. Южная наиболее опресненная речным стоком область шельфа (южнее 73°10′ с.ш.) была населена сообществом фитопланктона, которое характеризовалось численностью $400-2000 \times 10^6$ кл/м², биомассой 175-840 мг/м², доминированием пресноводных диатомей рода Aulacoseira, значимым вкладом зеленых водорослей в численность и биомассу. Северная граница распространения южного комплекса вилов фитопланктона лежала межлу изогалинами 8 и 18 psu (~73°10′ с.ш.). Область континентального склона и глубоководные районы моря Лаптевых (севернее 77°30' с.ш.), при солености верхнего перемешенного слоя >27 рѕи, были населены сообществом, основу которого составляли широко распространенные в Арктике диатомеи родов Chaetoceros и Rhizosolenia, и динофлагелляты. Численность фитопланктона в этой области составляла $430-1100 \times 10^6$ кл/м², биомасса — 1600-3600 мг/м². В области внешнего шельфа между 73°20′ с.ш. и 77°30′ с.ш., прослеживалось умеренное опресняющее воздействие стока Лены, соленость в верхнем перемешанном слое составляла от 18 до 24 рѕи. Эта область характеризовалась мозаичной пространственной структурой фитоцена со сменой доли разных групп водорослей в сообществе от станции к станции и величинами численности водорослей $117-1200 \times 10^6$ кл/м², биомассы -350-590 мг/м². Показано, что в осенний сезон локальное поступление "свежих" биогенных элементов в эвфотический слой приводит к массовому развитию диатомовых.

DOI: 10.7868/S0030157417010208

введение

Море Лаптевых – один из эпиконтинентальных арктических морских водоемов, привлекающий наибольшее внимание океанологов. Это определяется его центральным положением в системе Сибирских морей и огромным влиянием речного стока, прежде всего стока крупнейшей Сибирской реки Лены, на его режим и экосистему в целом. Интенсификация исследований в море Лаптевых началась в девяностые годы двадцатого столетия в рамках различных международных программ. Существенный вклад в изучение этого бассейна внесла Российско-Германская программа "Система моря Лаптевых", начавшаяся в начале 1990-х годов и продолжавшаяся более 15 лет [7]. Программа "Система моря Лаптевых" в ее морской части была в основном ориентирована на исследование ледового режима, гидрологии, процессов осадконакопления, геохимии и

геологии, речного стока, проблем современного и палеоклимата. Биоокеанологические, тем более комплексные экосистемные исследования, были проведены в относительно небольшом объеме и, по сути, ключевые связи среда — биота, определяющие структуру и продуктивность экосистемы моря Лаптевых, роль ведущих компонентов биоты в потоках вещества остаются до настоящего времени недостаточно изученными.

Работ, связанных с исследованием фитопланктона моря Лаптевых, факторов, определяющих структурные и функциональные параметры этого ключевого компонента экосистемы крайне мало. Данные, касающиеся состава и количественного распределения планктонных водорослей, имеются в работах [1, 2, 4, 6, 8, 15, 16, 18, 20, 22, 23].

В ряде работ [2, 5] приведены списки встреченных видов фитопланктона и перечень доми-

Таблица 1. Сезонные изменения численности фитопланктона ($N \times 10^3$ кл/л), биомассы в углероде (B, мгС/м³) и содержания хл "а" (мг С/м³) в эстуарной зоне, опресненной поверхностной "линзе" и на станции в области континентального склона моря Лаптевых на разрезе по 130°30′ в.д. (на основе данных Tuschling [23])

Области*	Сезон	N	В	хл "а"
	Весна (май-июнь)	100-500	1–65	0.04-0.34
Эстуарная зона	Лето (начало августа)	250-400	25-80	2.2-2.7
	Осень (октябрь)	15.0	5.0	н.д.**
Опресненная поверхностная "линза"	Лето (начало августа)	100-2500	10.0-225.0	0.24-0.64
	Осень (октябрь)	8.0	1.0	н.д.
Область континентального склона	Лето (начало августа)	600	125	0.84

^{*} Названия областей даны по [23].

нирующих видов без анализа пространственной структуры фитоценов. В работах [2, 18] приводятся данные о составе и количественных характеристиках фитопланктона дельты Лены и бухты Буор-Хая в летний период (конец июля-начало августа). В монографии [23] дана характеристика сезонных изменений качественного состава и количественных характеристик фитопланктона в дельте Лены и на прилежащем шельфе моря Лаптевых. Сам автор относит к существенным недостаткам материала разнесенный по годам сбор проб в разные сезоны, большие расстояния между станциями в летний и осенний сезоны и отсутствие полноценных сопутствующих гидрофизических и геохимических данных. Ранне-осенний период сукцессии (первая половина сентября) и структура фитоценоза в глубоководной области моря Лаптевых автором не рассматривались. Полученные в [23] величины численности и биомассы фитопланктона свидетельствуют о существенных колебаниях количественных показателей в разные периоды сезонной сукцессии и не менее значительных межгодовых различиях в пределах каждого сезона (табл. 1). Данные, характеризующие фитоценозы в тех же районах и в то же время, когда проводились наши исследования, представлены в [16, 22]. В дельте Лены и на непосредственно прилежашем внутреннем шельфе была зарегистрирована высокая численность эвригалинной симбиотической инфузории Mesodinium rubrum, чем объяснялся сравнительно высокий уровень интегральной первичной продукции [22]. В этой же работе была определена граница массового распространения пресноводного фитопланктона на шельфе, совпадающая с изогалиной 15 psu. Во время исследований [16] северная граница опресненного речным стоком плюма располагалась между 75° и 76° с.ш. Перепад солености в периферической фронтальной зоне плюма составил 10 рѕи на протяжении ~ 50 км и граница доминирования пресноводного фитопланктона проведена этими авторами по изогалине 13 рѕи. На самой северной станции разреза в области континентального склона на глубине 30 м было обнаружено массовое скопление *Chaetoceros socialis* (8.5×10^6 кл/л), сформированное вегетативными клетками и покоящимися спорами. Последние составляли $\sim 30\%$ общей численности популяции. В работах [16, 22] отсутствуют анализ широтных изменений видовой структуры фитоценозов и данные по фитопланктону глубоководной части моря Лаптевых.

Целью настоящих исследований был анализ состава и распределения фитопланктона в разных широтных зонах восточной части моря Лаптевых от дельты Лены до глубоководной зоны, получение количественных характеристик широтной зональности фитоцена в терминах численности, биомассы и концентрации хл "а", определение областей доминирования и границ проникновения пресноводного комплекса фитопланктона на север в область шельфа и границ распространения морских видов на шельф, сравнение количественных характеристик фитоценозов, полученных в разные годы для ранне-осеннего периода сезонной сукцессии.

РАЙОН РАБОТ, МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Работы выполнены в восточной части моря Лаптевых с 8 по 14 сентября 2015 г. Станции располагались на меридиональном разрезе по 130°30′ в.д. между 72°00′ и 78°45′ с.ш. Только самая южная ст. 5216 в заливе Буор-Хая была сдвинута на полградуса в западном направлении в район, находящийся под интенсивным воздействием пресно-

^{**} Нет данных.

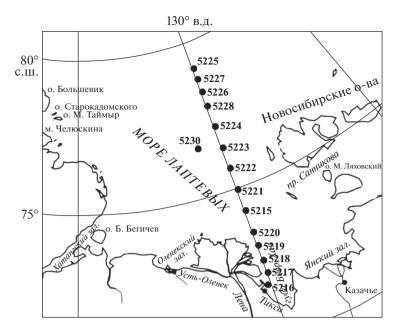


Рис. 1. Карта-схема положения станций.

водного стока Лены, поступающего через Быковскую протоку (рис. 1).

Пробы фитопланктона отбирали с помощью зонда SBE 911 с комплексом "Rosett" SBE 32 с двенадцатью 5-литровыми батометрами Нискина. Выбор горизонтов отбора проб фитопланктона проводили на основании данных предварительного зондирования температуры, солености и флуоресценции. Пробы отбирали с 3-5 горизонтов, которые распределялись следующим образом: верхний перемешанный слой (1-2 пробы), слой скачка плотности и максимума флуоресценции (1-2) пробы) и слой под пикноклином (1-2 пробы). Для анализа фитопланктона из батометров отбирали по 2 литра воды. Из тех же батометров отбирали пробы для определения содержания хл "а" и концентрации биогенных элементов.

Концентрирование фитопланктона проводили методом мягкой обратной фильтрации 2 л пробы на лавсановых фильтрах с размером пор 1 мкм. [9]. Объем полученного концентрата составлял 40-90 мл. Все пробы были обработаны в живом состоянии сразу же после отбора проб или в течение одного-двух дней. До обработки пробы хранили в холодильнике при температуре 2-3°C. Обработку проб проводили в камерах Ножотта (объем 0.085 мл) при увеличении ×400 и Наумана (объем 1 мл) при увеличении ×200. При обработке проводили подсчет мертвых клеток диатомовых для определения состояния популяций в период исследования. Использованы методы определения хлорофилла и концентрации взвеси, приведенные в работах [5, 17, 21]. Содержание углерода в клетках рассчитывали, используя соответствующие коэффициенты для разных таксономических и размерных групп [19, 24].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Гидрофизическая и гидрохимическая характеристика района

Море Лаптевых является наиболее мелководным из Евразийских морей. Изобата 60 м удалена от береговой линии на 450—550 км [1]. В целом, море характеризуется наименьшей соленостью верхнего квазиоднородного слоя по сравнению с другими арктическими морями [14].

Строение дельты р. Лены не имеет аналогов среди рек Российской Арктики. Дельта состоит из нескольких крупных протоков и многочисленных мелких поперечных рукавов, расположенных на выдвинутом в море полуострове. В восточной части полуострова расположены дельты двух крупных протоков — Быковской (длина 106 км) и Трофимовской (длина 148 км), сток которых в море прослеживается как самостоятельные изолированные плюмы.

Объем речного стока р. Лены в среднем составляет 542 км³/год. Весеннее половодье приходится на июнь. В июне и июле в море поступает 36.4 и 20.2% годового стока Лены, соответственно, в сентябре, когда проводились наши исследования — 11.9% [6]. Через Быковскую протоку в период летней межени, на который пришлись наши исследования, проходит 25% водного стока (25.6 км³), через Трофимовскую — до 65% (66.8 км³).

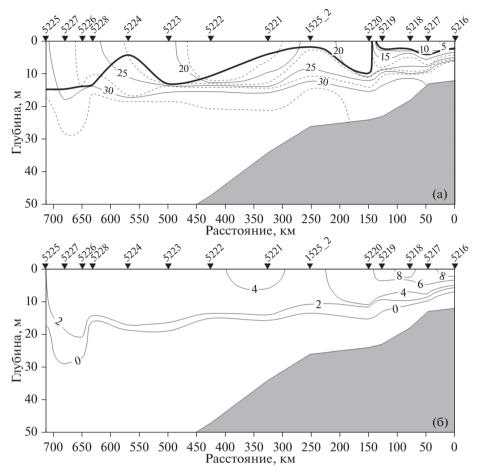


Рис. 2. Распределение солености (а) и температуры (б) на разрезе по 130°30′ в.д. На (а) жирной чертой показано положение верхней границы пикноклина.

Распределение солености и температуры на разрезе по 130°30′ в.д в период наших исследований представлено на рис. 2. Прилежащая к дельте Лены ~120 км область внутреннего шельфа (станции 5216—5219) характеризовалась сильно опресненным 2—4-метровым верхним перемешанным слоем с соленостью 2.5—8 рѕи, температурой от 7.1 до 8.3°С и резким пикноклином толщиной 2—3 м, в котором вертикальный градиент солености достигал 3—5 рѕи на метр. Прозрачность по диску Секки в этой области не превышала 3 м, слой фотосинтеза составлял не более 10 м. Низкую прозрачность водной толщи определяли высокие концентрации взвеси, поступающей с речным стоком — от 5 до 16 мг/л в поверхностном слое.

Сильно опресненные поверхностные воды прослеживались до 73° с.ш. (ст. 5219). На $73^{\circ}20'$ с.ш. (ст. 5220) в 35 км к северу соленость в верхнем слое резко возрастала на 10 рѕи и достигала ~18 рѕи, температура снижалась на два градуса (до 5.1° С), слой скачка плотности опускался на глубину 10 м. Концентрация взвеси в поверхностном слое падала до уровня 1.5 мг/л.

Ст. 5215-2 заслуживает специального внимания. Здесь наблюдался локальный подъем к поверхности пикногалоклина, что приводило к уменьшению глубины верхнего квазиоднородного слоя, возрастанию солености в этом слое до ~22 рѕи и понижению температуры до 3.4°С (рис. 2). Слой скачка плотности в этой области характеризовался большей протяженностью по вертикали (от 4 до 15 м), более низкими вертикальными градиентами солености и температуры по сравнению с южными районами и располагался в пределах слоя фотосинтеза.

Мористее ст. 5215-2 — на станциях 5221—5223 в верхних 10—12 м, а на ст. 5224 в верхних 4-х метрах водной толщи вновь проявлялось опресняющее воздействие речного стока и соленость снижалась до 15.9-21.6 рѕи. Температура на ст. 5221 возрастала до 4.3°С и севернее на ст. 5224 постепенно опускалась до 3.7°С. Концентрация взвеси во всем столбе воды, за исключением придонного слоя, не превышала 1 мг/л.

Между ст. 5224 (77° с.ш.) и склоновой ст. 5228 (77°39′ с.ш., глубина 90 м) проходила северная граница области внешнего шельфа, опресненной

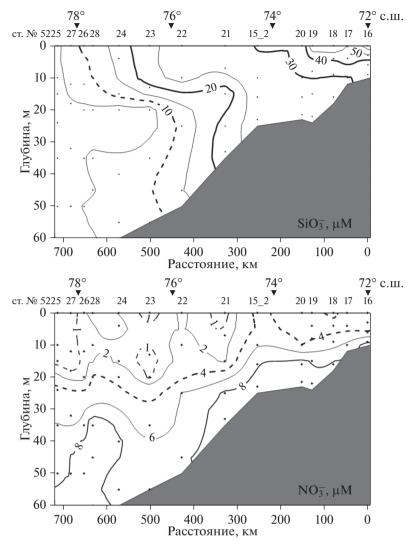


Рис. 3. Распределение растворенного кремния (SiO_3) и нитратов (NO_3) на разрезе по $130^\circ 30'$ в.д.

речным стоком. За пределами этой области соленость возрастала с 22 до 27 рѕи, температура снижалась до 3° С (рис. 2). На станциях 5225-5227 над глубинами >1000 м поверхностная арктическая водная масса характеризовалась соленостью 27-30 рѕи и температурой $2-3^{\circ}$ С, слабыми градиентами плотности в слое скачка, верхняя граница которого лежала на глубине 13-16 метров. Концентрация взвеси в этой области не превышала 0.5 мг/л.

Содержание биогенных элементов, за исключением кремния, было повсеместно низким. Самые высокие концентрации SiO_2 до 58.5—66.6 µM зарегистрированы в наиболее опресненной области внутреннего шельфа, прилежащей к дельте Лены (станции 5216—5219, рис. 3). До 77° с.ш. содержание кремния в верхних 10-15 м сохранялось на уровне 20 µM, далее по разрезу к 78° с.ш., наблюдалось снижение концентрации кремния в верхнем перемешанном слое до 10.5 µM (ст. 5228).

На глубоководных станциях 5227 и 5225 (глубины 1980 и 2700 м) концентрация SiO_2 в поверхностном слое составляла 7.6 и 4.1 μ M, соответственно (рис. 3).

Содержание нитратов в слое фотосинтеза изменялось на разрезе в широком диапазоне — от 0.15 (ст. 5227) до 5.2 μ M (ст. 5215-2) (рис. 3). Наиболее высокие концентрации — от 2.6 до 4.2 μ M наблюдались на южных станциях разреза в области, в наибольшей степени подверженной влиянию стока Лены. Севернее этой области концентрация снижалась до уровня 0.15—2.3 μ M. Исключение составила ст. 5215-2, где наблюдалось локальное обогащение биогенными элементами подповерхностных вод (рис. 3). Здесь концентрация NO_3 в поверхностном 10-метровом слое достигала максимальных для всего разреза величин — 5.2 μ M.

Концентрация нитритов на всех станциях разреза не превышала 0.9 µM, содержание аммония

колебалось от 0.5 до $1.4~\mu M$. Содержание фосфатов изменялось в пределах от 0.09 до $0.16~\mu M$, и находилось на уровне, лимитирующем развитие фитопланктона.

Видовой состав фитоценозов

В исследованном районе нами идентифицировано 136 видов пресноводных и морских водорослей, из них 60 видов диатомей, 36 видов динофлагеллят, 21 вид зеленых водорослей. Немногими видами были представлены Chrysophyceae (5 видов), Dictyophyceae (2 вида), Prymnesiophyceae (2 вида), Cryptophycea (5 видов), Prasinophyceae (2 вида), Суапорнусеае (3 вида). Часть клеток была определена только до рода. Большую трудность в определении представляли мелкие жгутиковые и ювенильные стадии в жизненном цикле динофлагеллят. В этих случаях при обработке проб проводилось измерение клеток, расчет их объема, и они распределялись по определенным размерным категориям. Нами учитывались жгутиковые с диаметром >5-6 мкм.

В таблице 2 приведен список тех видов водорослей, которые не упомянуты в имеющейся литературе как компоненты фитоценозов исследованного района [1, 2, 4, 6, 15, 16, 18, 20, 22, 23]. Часть видов из этого списка широко распространены в Арктических морях и вносят существенный вклад в общую численность и биомассу фитопланктона моря Лаптевых.

Видовой состав планктонных водорослей позволяет выделить два четко отличающихся комплекса фитопланктона: южный и северный. В южном, складывающемся под влиянием пресноводного стока Лены, господствовали пресноводные виды классов Bacillariophyceae, Chlorophyceae и Cyanophyceae (рис. 4). Bacillariophyceae доминировали на 3-х из 4 станций, расположенных в области максимального влияния пресноводного стока (станции 5216-5219). Наиболее многочисленными среди них были несколько видов Aulacoseira (Aulacoseira granulata, A. distans, A. italica). Максимальная численность Aulacoseira наблюдалась в поверхностном слое ст. 5216 (655 × \times 10³ кл/л) и была связана с минимальными значениями солености -2.7 psu. Там же зарегистрирована максимальная численность Fragilaria capuci $na~(73 \times 10^3 \,\mathrm{к}\mathrm{л}/\mathrm{л}), Asterionella formosa~(50 \times 10^3 \,\mathrm{к}\mathrm{л}/\mathrm{л}),$ Diatoma elongatum (63 × 10^3 кл/л). На северной периферии области максимального опреснения (ст. 5219) по числу клеток доминировали зеленые хлорококковые водоросли (табл. 3, рис. 4). Среди них наиболее многочисленными были Ankistrodesmus fusiformis, A. falcatus, Monoraphidium contortum, Chlorella sp., и несколько видов рода Scenedesmus. Синезеленые водоросли были крайне малочисленны.

Северная граница биотопа, населенного южным комплексом водорослей, совпадала с фронтальным разделом на периферии максимально опресненной прибрежной зоны шельфа, где соленость в верхнем перемешанном слое резко возрастала от 8 до 18 рѕи, и располагалась между станциями 5219 и 5220 ($73^{\circ}30'-74^{\circ}00'$ с.ш.) (рис. 1, 2a). За пределами этой области было встречено лишь небольшое число пресноводных видов, численность которых не превышала 1-2 тысяч клеток в литре. Группой, проявившей наибольшую толерантность по отношению к солености, были зеленые водоросли родов Scenedesmus и Monoraphydium (в частности M. arcuatum, M. griffithii). Следует отметить, что пространственные изменения в соотношении пресноводных и морских видов в наиболее опресненной южной области шельфа (станции 5216-5219) определялись локальным уровнем влияния пресноводного стока из Быковской и Трофимовской проток (табл. 4, рис. 5).

Подсчет мертвых клеток в популяциях видов самого многочисленного рода пресноводных диатомей рода Aulacoseira показал увеличение относительного содержания мертвых клеток по мере удаления от зоны влияния пресноводного стока и по мере опускания популяций в слои воды под пикноклином (табл. 5). На ст. 5217 в пробе, взятой с глубины 10 м (придонный слой), численность Aulacoseira была в 6 раз выше, чем в поверхностном слое и более чем на порядок выше, чем в подповерхностном слое. При этом мертвые клетки составляли ~60% от общей численности рода.

Северный комплекс фитопланктона, встреченный севернее 77°30′ с.ш. на склоновой и глубоководных станциях 5225-5228, состоял из морских видов, широко распространенных в Арктических морях. Во время наших исследований численность и биомасса водорослей этого комплекса определялись главным образом центрическими диатомовыми водорослями и в меньшей степени динофлагеллятами. Среди диатомей наиболее многочисленными были водоросли рода Chaetoceros, в частности широкораспространенные аркто-бореальные виды Chaetoceros debilis, неритический бореальный С. compressus, арктический вид С. furcellatus. Перечисленные виды были представлены не только вегетативными клетками, но и спорами (табл. 6). Практически только в виде спор был встречен C. furcellatus, чья вегетация, вероятно, прошла несколькими неделями раньше наших наблюдений. В биомассу северного комплекса фитопланктона. наряду с Chaetoceros, существенный вклад вносил аркто-бореальный вид диатомей Rhizosolenia hebetata, в основном R. hebetata f. semispina. Из динофлагеллят существенным компонентом северного комплекса были Heterocapsa triquetra, Ceratium arcticum, Protoperidinium pellucidum, P. brevipes, Gymnodinium sp. и ювенильные стадии динофла-

Таблица 2. Список видов фитопланктона моря Лаптевых, не отмеченных в имеющейся литературе [2-4, 6, 12, 14, 16, 17, 20]. Численность — кл/л

Таксоны	Экологическая характеристика	Биогеографическая характеристика	Максимальная численность вида (рода в наших материалах
Bacillariophyceae			
Chaetoceros borealis	M	B-A (K?)	110
Chaetoceros gracilis	M, E	K	7500
Chaetoceros simplex	N	B?	16800
Chaetoceros subtilis	Br	В	15450
Chaetoceros teres	M	B-A	400
Diatoma vulgare	S	B-A	200
Hemiaulus hauckii	M	В	200
Eucampia zodiacus	M	K	1100
Fragilaria capucina	S, E	K	72850
Fragilaria crotonensis	S, E	В	17 100
Fragilaria striatula	N	B-A	80
Fragilaria (Ulnaria) ulna	S	K	200
Fragilariopsis oceanica	M	A	500
Nitzschia longissima	N, E	K	4520
Rhizosolenia hebetata f. hebetata	M	B-A	560
Roperia tesselataMK430	M	K	430
Skeletonema subsalsum	Br	B?	8700
Dinophyceae			
Actiniscus pentasterias	M	K	40
Alexandrium sp.			40
Amphidinium sphaenoides	P	B-A	40
Cochlodinium sp.	N	В	50
Dinophysis acuminata	N, E	T-B-A	2690
Gymnodinium simplex	N	T-A-B	1600
Gymnodinium vitiligo	N	В	750
Gymnodinium veneficum	N	В	450
Gymnodinium wulffii	P	В	200
Gyrodinium aureolum	M	В	40
Gyrodinium fusiforme	P	T-B-A	120
Gyrodinium lachryma	P	B-A	50
Gyrodinium pinque	N	В	130
Gyrodinium spirale	N	K	20
Heterocapsa triquetra	P, E	B (K)	6500
Katodinium glaucum	N	B-T (K)	260
Katodinium rotundatum	N	B-T	1620
Prorocentrum sp.			2270
Protoceratium reticulatum	N	В	20
Chlorophyceae			
Ankistrodesmus falcatus	S	A-B	7350
Ankistrodesmus fusiformis	S	A-B	23900
Chlorella sp.	S		33100

Таблица 2. Окончание

Таксоны	Экологическая характеристика	Биогеографическая характеристика	Максимальная численность вида (рода) в наших материалах
Coelastrum sp.	S		200
Coenochloris fottii	S	A-B	800
Dictyosphaerium ehrenbergianum	S	A-B	1500
Dictyosphaerium pulchellum	S	A-B	5450
Monoraphidium arcuatum	S	A-B	620
Monoraphidium contortum	S	A-B	20300
Monoraphidium griffithii	S	A-B	5120
Pediastrum duplex	S	A-B	60
Pediastrum biradiatum	S	A-B	460
Scenedesmus acuminatus	S	A-B	1700
Scenedesmus arcuatus	S	A-B	7700
Scenedesmus parvus	S	A-B	2840
Scenedesmus quadricauda.	S		10200
Oocystis sp.	S		70
Chrysophyceae			
Calycomonas wulffii	P	A-B?	12750
Meringosphaera tenerrima	N	A-B	2750
Olisthodiscus luteus	N, E	В	1000
Cryptophyceae			
Hillea fusiformis	N	В	5000
Leucocryptos marina	P	B-A	860
Plagioselmis prolonga	N	В	7730
Rhodomonas sp.			30
Prasinophyceae			
Pyramimonas grossii	P	K	41600
Tetraselmis sp.	N	В	950
Euglenophyceae			
Eutreptiella braarudii	N	B-A	550
Eutreptiella sp.			2550
Dictyochophyceae			
Parapedinella reticulata	N	В	80
Cyanophyta			
Oscillatoria sp.	P	T-B	230
Raphidophyceae			
Olisthodiscus luteus	Br	B?	1000

Примечание. Жирным выделены цифры, превышающие $10 \times \overline{10^3}\, \text{кл/л.}$

M — морские виды, E — эвригалинные; Br — солоноватоводные, S — пресноводные, N — неритические, P — панталассные; A — арктические, B — бореальные, T — тропические, K — космополиты.

геллят. В северный комплекс видов входил также представитель класса Dictyochophyceae *Dictyocha speculum*.

Часть видов северного морского комплекса фитопланктона проникала далеко на юг в область

внешнего шельфа и встречалась при солености в верхнем перемешанном слое от 22 до 18 psu. Среди них были динофлагелляты Dinophysis acuminata, Protoperidinium bipes, P. pellucidum, Katodinium glaucum, K. rotundatum, Gymnodinium vitiligo, Gyrod-

^{? —} Виды имеющие нечеткую биогеографическую характеристику.

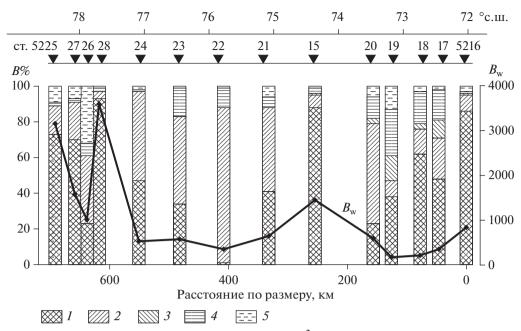


Рис. 4 . Изменение суммарной биомассы фитопланктона ($B_{\rm w}$, мг/м²) и вклад (%) разных групп водорослей в суммарную биомассу на разрезе по $130^{\circ}30'$ в.д. I — диатомовые, 2 — динофлаггеляты, 3 — зеленые водоросли, 4 — флагелляты, 5 — прочие.

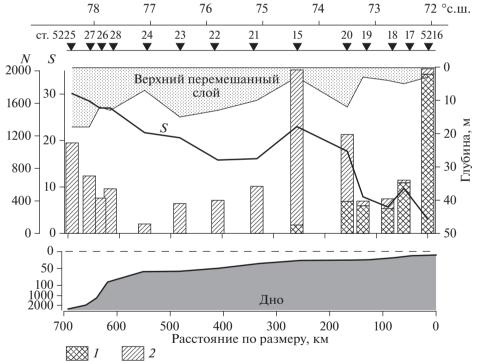


Рис. 5. Распределение солености (S, psu) и вклад пресноводных и морских видов водорослей в суммарную численность ($N \times 10^6$ кл/м 2) фитопланктона на разрезе по 130°30′ в.д. I — пресноводные виды, 2 — морские виды.

inium fusiforme, G. pinque, Heterocapsa triguetra и диатомеи Chaetoceros wighamii, C. subtilis, C. gracilis, Thalassionema nitzschioides. Из других видов и групп водорослей в опресненной области внешнего шельфа были встречены Dinobryon balticum, Calycomonas wulfii, Pyramimonas sp. и криптофиции. В зоне внешнего шельфа (станции 5220—5224), разделяющей прибрежную наиболее опресненную область и глубоководный морской район, населенные, соответственно, южным и северным комплексами фитопланктона, наблюдалась мозачиная пространственная структура фитоцена

Таблица 3. Общая численность ($N \times 10^6 \, \text{кл/м}^2$) и биомасса (B, мг/м²) фитопланктона, численность и биомасса отдельных групп водорослей и их вклад (%) в общую численность и биомассу

№ станции	Слой, м	1	щая		гомеи	Диноф ля	лагел-	Зеле	ные	Флаге	лляты
9	%	N	В	N	В	N	В	N	В	N	В
5216	0-6	2025.0	840.0	1940.0	722.5	16.2	71.8	53.1	7.5	5.3	10.1
9	%			94.1	86.0	0.8	8.5	2.6	0.9	0.3	1.2
5217	0-10	655.8	353.7	463.1	169.3	11.6	80.3	70.3	36.4	86.0	61.2
9	%			70.6	47.9	1.8	22.7	10.7	10.3	13.1	17.3
5218	0-10	426.0	216.0	228.4	133.0	39.0	31.2	64.3	6.2	82.0	39.6
9	%			53.6	61.6	9.2	14.4	15.1	2.9	19.2	18.3
5219	0-10	398.0	174.0	100.0	65.1	14.8	15.3	164.6	25.0	91.8	45.2
Ģ	%			25.1	37.5	3.7	8.8	41.4	14.4	23.1	26.0
5220	0-14	1216.7	593.5	240.2	138.1	233.4	330.7	146.0	19.5	259.5	71.2
9	%			19.8	23.3	19.2	55.7	12.0	3.3	21.3	12.0
5215	0-16	2025.3	1450.4	1331.0	1271.0	80.3	99.8	6.6	2.4	411.6	59.6
9	%			66.2	87.6	4.0	6.9	0.3	0.2	20.5	4.1
5221	0-15	578.0	646.0	98.8	262.5	117.8	303.0	_	_	190.4	40.7
Ģ	%			17.1	40.6	20.4	46.9			32.9	6.3
5222	0-15	406.8	353.0	1.2	1.5	152.8	306.0	+	+	237.6	42.2
9	%			0.3	0.4	37.6	86.7			58.4	12.0
5223	0-15	366.3	576.0	10.4	192.8	89.6	287.6	+	+	257.6	89.4
9	%			2.8	33.5	24.5	49.9			70.3	15.5
5224	0-20	117.0	530.1	10.1	247.2	90.9	206.4	_	_	8.4	2.8
9	%			8.6	46,6	77.7	50.3			7.1	0.5
5228	0-22	548.9	3592.2	424.7	3332.1	40.4	157.1	_	_	16.1	6.0
9	%			77.4	92.8	7.4	4.4			2.9	0.2
5226	0-27	434.7	1010.4	61.6	235.3	165.1	386.8	_	_	66.5	67.0
Ģ	%			14.2	23.3	38.0	38.3			15.3	6.6
5227	0-27	707.1	1585.5	333.7	1116.4	165.3	335.6	_	_	146.9	35.1
9	%			47.2	70.4	23.4	21.2			20.8	2.2
5225	0-25	1114.0	3155.0	668.3	2297.0	187.5	508.5	_	_	155.1	44.3
9	%			60.0	72.8	16.8	16.1			13.9	1.4
5230	0-20	325.3	1929.0	125.7	1539.0	135.0	317.6	_	_	9.8	18.8
9	%			38.6	79.8	41.5	16.5			3.0	1.0
Применание Курсивом выделен вудал группы в общую писленность и биомассу в %											

Примечание. Курсивом выделен вклад группы в общую численность и биомассу в %.

(табл. 3, рис. 4). Так на ст. 5220 по численности почти в равной мере были представлены Prasinophyceae (24.6%), жгутиковые (21.3%), Bacillariopyceae (19.8%), Dinophyceae (19.2%), а на ст. 5221 — жгутиковые (32.9%), Dinophyceae (20.4%), Cryptophyceae (22.0%), Bacillariopyceae (17.1%). Станции 5222 и 5223 характеризовались крайне низким обилием диатомовых водорослей (0.3 и 2.8% общей численности клеток, соответственно), максимальной численностью флагеллят (58.4 и 70.3%) и доминированием Dinophyceae в биомассе. На ст. 5224 по численности доминировали ювенильные стадии Dinophyceae, давая 48% от общего числа клеток.

Таблица 4. Численность $(N \times 10^6 \text{ кл/м}^2)$, сырая биомасса фитопланктона $(B_{\text{сыр}}, \text{мг/м}^2)$, биомасса в углероде $(B_{\text{с}}, \text{мг/м}^2)$, вклад морских видов (%, мв), содержание хлорофилла (хл "а" мг/м²), средний вес клеток (W, рg) в слое фотосинтеза на разрезе

5216; 0-6 M 2025.0 840.0 122.0 7.1 415 % _{MB} 3.2 26.6 15.1 5217; 0-10 M 655.8 353.7 49.1 7.7 540 % _{MB} 4.8 30.9 26.5 5218; 0-10 426.0 216.0 29.3 4.0 507 % _{MB} 28.2 38.2 35.5 507 % _{MB} 12.1 23.5 3.4 435 435 5219; 0-10 397.9 174.1 23.5 3.4 435 490	Станция; слой	N	$B_{\text{сыр}}$	$B_{\rm c}$	хл "а"	W
5217; 0—10 M 655.8 353.7 49.1 7.7 540 % _{MB} 4.8 30.9 26.5 5218; 0—10 426.0 216.0 29.3 4.0 507 % _{MB} 28.2 38.2 35.5 5219; 0—10 397.9 174.1 23.5 3.4 435 5219; 0—10 397.9 174.1 23.5 3.4 435 % _{MB} 14.4 37.6 32.6 32.6 5220; 0—14 1216.7 593.5 67.9 8.7 490 % _{MB} 67.6 85.7 86.1 5215; 0—16 2010.6 1450.4 164.9 8.3 720 % _{MB} 98.5 97.9 97.2 5221; 0—15 578.0 646.0 64.2 6.3 1120 % _{MB} 100 100 100 100 5222; 0—15 406.8 353.0 37.7 6.2 870 % _{MB} 99.95 99.9 99.9 99.9 5224; 0—2 117.0 530.1<	5216; 0-6 м	2025.0	840.0	122.0	7.1	415
% _{MB} 4.8 30.9 26.5 5218; 0-10 426.0 216.0 29.3 4.0 507 % _{MB} 28.2 38.2 35.5 5219; 0-10 397.9 174.1 23.5 3.4 435 % _{MB} 14.4 37.6 32.6 5220; 0-14 1216.7 593.5 67.9 8.7 490 % _{MB} 67.6 85.7 86.1 5215; 0-16 2010.6 1450.4 164.9 8.3 720 % _{MB} 98.5 97.9 97.2 5221; 0-15 578.0 646.0 64.2 6.3 1120 % _{MB} 100 100 100 5222; 0-15 406.8 353.0 37.7 6.2 870 % _{MB} 99.95 99.9 99.9 5223; 0-15 366.3 576.0 52.6 4.3 1500 % _{MB} 100 100 100	% _{MB}	3.2	26.6	15.1		
5218; 0-10 426.0 216.0 29.3 4.0 507 % _{MB} 28.2 38.2 35.5 35.5 5219; 0-10 397.9 174.1 23.5 3.4 435 % _{MB} 14.4 37.6 32.6 32.6 5220; 0-14 1216.7 593.5 67.9 8.7 490 % _{MB} 67.6 85.7 86.1 90 66.2 85.7 490 % _{MB} 98.5 97.9 97.2 <	5217; 0—10 м	655.8	353.7	49.1	7.7	540
% _{MB} 28.2 38.2 35.5 5219; 0-10 397.9 174.1 23.5 3.4 435 % _{MB} 14.4 37.6 32.6 490 32.6 490 32.6 490	% _{MB}	4.8	30.9	26.5		
5219; 0-10 397.9 174.1 23.5 3.4 435 \$\mathbb{K}_{MB}\$ 14.4 37.6 32.6 32.6 5220; 0-14 1216.7 593.5 67.9 8.7 490 \$\mathbb{K}_{MB}\$ 67.6 85.7 86.1 86.1 85.7 86.1 \$5215; 0-16 2010.6 1450.4 164.9 8.3 720 \$\mathbb{K}_{MB}\$ 98.5 97.9 97.2 97.2 \$5221; 0-15 \$578.0 646.0 64.2 6.3 1120 \$\mathbb{K}_{MB}\$ 100 100 100 100 \$5222; 0-15 406.8 353.0 37.7 6.2 870 \$\mathbb{K}_{MB}\$ 99.95 99.9 99.9 99.9 \$5223; 0-15 366.3 \$76.0 \$2.6 4.3 1500 \$\mathbb{K}_{MB}\$ 100 100 100 100 \$\mathbb{K}_{MB}\$ 100 100 100 100 \$\mathbb{K}_{MB}\$ 100	5218; 0-10	426.0	216.0	29.3	4.0	507
%MB 14.4 37.6 32.6 5220; 0-14 1216.7 593.5 67.9 8.7 490 %MB 67.6 85.7 86.1 85.7 86.1 5215; 0-16 2010.6 1450.4 164.9 8.3 720 %MB 98.5 97.9 97.2 97.2 5221; 0-15 578.0 646.0 64.2 6.3 1120 %MB 100 100 100 100 870 870 %MB 99.95 99.9 99.9 99.9 99.9 99.9 99.9 99.9 99.9 99.5 99.7 99.5 99.5 99.7 99.5 99.7 99.5 99.5 99.7 99.5 99.5 99.7 99.5 99.5 99.7 99.5 99.5 99.7 99.5 99.5 99.7 99.5 99.5 99.7 99.5 99.7 99.5 99.7 99.5 99.7 99.5 99.7 99.5 99.7 99.5 99.7 99.5 99.7 99.5 99.7 99.5 99.7 7.6	% _{MB}	28.2	38.2	35.5		
5220; 0-14 1216.7 593.5 67.9 8.7 490 % _{MB} 67.6 85.7 86.1 8.3 720 \$\text{MB}\$ 98.5 97.9 97.2 97.2 97.2 \$221; 0-15 578.0 646.0 64.2 6.3 1120 \$\text{MB}\$ 100 100 100 100 \$222; 0-15 406.8 353.0 37.7 6.2 870 \$\text{MB}\$ 99.95 99.9 99.9 99.9 99.5 99.7 99.5 \$224; 0-2 117.0 530.1 37.1 1.1 4500 <td< td=""><td>5219; 0-10</td><td>397.9</td><td>174.1</td><td>23.5</td><td>3.4</td><td>435</td></td<>	5219; 0-10	397.9	174.1	23.5	3.4	435
%MB 67.6 85.7 86.1 5215; 0-16 2010.6 1450.4 164.9 8.3 720 %MB 98.5 97.9 97.2 97.2 5221; 0-15 578.0 646.0 64.2 6.3 1120 %MB 100 100 100 100 5222; 0-15 406.8 353.0 37.7 6.2 870 %MB 99.95 99.9 99.9 99.9 99.9 99.9 99.5 99.7 99.5 99.5 99.7 99.5 99.5 99.7 99.5 99.5 99.7 99.5 99.5 99.7 99.5 99.5 99.7 99.5 99.5 99.7 99.5 99.5 99.7 99.5 99.5 99.7 99.5 99.5 99.7 99.5 99.5 99.7 99.5 99.5 99.7 99.5 99.5 99.7 99.5 99.5 99.5 99.7 99.5 99.5 99.5 99.5 99.5 99.5 99.5 99.5 99.5 99.5 99.5 99.5 99.5 99.5 </td <td>%_{MB}</td> <td>14.4</td> <td>37.6</td> <td>32.6</td> <td></td> <td></td>	% _{MB}	14.4	37.6	32.6		
5215; 0-16 2010.6 1450.4 164.9 8.3 720 % _{MB} 98.5 97.9 97.2 97.2 5221; 0-15 578.0 646.0 64.2 6.3 1120 % _{MB} 100 100 100 100 5222; 0-15 406.8 353.0 37.7 6.2 870 % _{MB} 99.95 99.9 99.9 99.9 5223; 0-15 366.3 576.0 52.6 4.3 1500 % _{MB} 99.5 99.7 99.5 99.5 99.7 99.5 5224; 0-2 117.0 530.1 37.1 1.1 4500 % _{MB} 100 100 100 100 5228; 0-22 548.9 3592.2 166.2 7.6 6540 % _{MB} 100 100 100 100 100 5226; 0-2 434.7 1010.4 110.3 8.4 2325 % _{MB} 100 100 100	5220; 0-14	1216.7	593.5	67.9	8.7	490
% _{MB} 98.5 97.9 97.2 5221; 0-15 578.0 646.0 64.2 6.3 1120 % _{MB} 100 100 100 100 5222; 0-15 406.8 353.0 37.7 6.2 870 % _{MB} 99.95 99.9 99.9 99.9 99.9 99.9 99.9 99.9 99.5 99.7 99.5 99.7 99.5 99.5 99.7 99.5 99.5 99.7 99.5 99.5 99.7 99.5 99.5 99.7 99.5 100 <	$\%_{_{ m MB}}$	67.6	85.7	86.1		
5221; 0-15 578.0 646.0 64.2 6.3 1120 % _{MB} 100 100 100 100 5222; 0-15 406.8 353.0 37.7 6.2 870 % _{MB} 99.95 99.9 99.9 99.9 5223; 0-15 366.3 576.0 52.6 4.3 1500 % _{MB} 99.5 99.7 99.5 99.5 99.7 99.5 5224; 0-2 117.0 530.1 37.1 1.1 4500 % _{MB} 100 100 100 100 5228; 0-22 548.9 3592.2 166.2 7.6 6540 % _{MB} 100 100 100 100 100 5226; 0-2 434.7 1010.4 110.3 8.4 2325 % _{MB} 100 100 100 100 5227; 0-27 707.1 1585.5 106.1 7.5 2240 % _{MB} 100 100 100 <t< td=""><td>5215; 0-16</td><td>2010.6</td><td>1450.4</td><td>164.9</td><td>8.3</td><td>720</td></t<>	5215; 0-16	2010.6	1450.4	164.9	8.3	720
% _{MB} 100 100 100 5222; 0-15 406.8 353.0 37.7 6.2 870 % _{MB} 99.95 99.9 99.9 99.9 5223; 0-15 366.3 576.0 52.6 4.3 1500 % _{MB} 99.5 99.7 99.5 99.6 2840 99.6 2840 99.6 2830 96.8 2830 96.8 100 100 100 100 99.7 7.5 5900 5230; 0-20 325.3 1929.0 99.7 7.5 5900	$\%_{_{\mathrm{MB}}}$	98.5	97.9	97.2		
5222; 0-15 406.8 353.0 37.7 6.2 870 % _{MB} 99.95 99.9 99.9 99.9 5223; 0-15 366.3 576.0 52.6 4.3 1500 % _{MB} 99.5 99.7 99.5 5224; 0-2 117.0 530.1 37.1 1.1 4500 % _{MB} 100 100 100 100 100 5228; 0-22 548.9 3592.2 166.2 7.6 6540 % _{MB} 100 100 100 100 100 5226; 0-2 434.7 1010.4 110.3 8.4 2325 % _{MB} 100 100 100 100 100 5227; 0-27 707.1 1585.5 106.1 7.5 2240 % _{MB} 100 100 100 100 5225; 0-25 1114.0 3155.0 278.5 9.6 2830 % _{MB} 100 100 100 100 100 5230; 0-20 325.3 1929.0 <	5221; 0-15	578.0	646.0	64.2	6.3	1120
% _{MB} 99.95 99.9 99.9 5223; 0—15 366.3 576.0 52.6 4.3 1500 % _{MB} 99.5 99.7 99.5 99.5 5224; 0—2 117.0 530.1 37.1 1.1 4500 % _{MB} 100 100 100 100 100 5228; 0—22 548.9 3592.2 166.2 7.6 6540	% _{MB}	100	100	100		
5223; 0-15 366.3 576.0 52.6 4.3 1500 % _{MB} 99.5 99.7 99.5 599.7 599.5 599.7 599.5 599.7 599.5 599.7 599.5 599.7 599.5 599.7 599.5 599.7 599.5 599.7 599.5 599.7 599.5 599.7 599.5 599.5 599.5 599.5 599.5 599.5 599.5 599.5 599.6 599.5 599.5 599.6	5222; 0-15	406.8	353.0	37.7	6.2	870
% _{MB} 99.5 99.7 99.5 5224; 0-2 117.0 530.1 37.1 1.1 4500 % _{MB} 100 100 100 100 5228; 0-22 548.9 3592.2 166.2 7.6 6540 % _{MB} 100 100 100 100 5226; 0-2 434.7 1010.4 110.3 8.4 2325 325 327; 0-27 707.1 1585.5 106.1 7.5 2240 3227; 0-27 707.1 1585.5 106.1 7.5 2240 325; 0-25 1114.0 3155.0 278.5 9.6 2830 325; 0-25 1100 100 100 100 100 5230; 0-20 325.3 1929.0 99.7 7.5 5900	$\%_{_{\mathrm{MB}}}$	99.95	99.9	99.9		
5224; 0-2 117.0 530.1 37.1 1.1 4500 % _{MB} 100 100 100 100 5228; 0-22 548.9 3592.2 166.2 7.6 6540 % _{MB} 100 100 100 100 5226; 0-2 434.7 1010.4 110.3 8.4 2325 % _{MB} 100 100 100 100 5227; 0-27 707.1 1585.5 106.1 7.5 2240 % _{MB} 100 100 100 100 5225; 0-25 1114.0 3155.0 278.5 9.6 2830 % _{MB} 100 100 100 100 100 5230; 0-20 325.3 1929.0 99.7 7.5 5900	5223; 0-15	366.3	576.0	52.6	4.3	1500
% _{MB} 100 100 100 5228; 0-22 548.9 3592.2 166.2 7.6 6540 % _{MB} 100 100 100 100 100 5226; 0-2 434.7 1010.4 110.3 8.4 2325 2325 2325 2325 2325 2325 2325 2325 2325 2325 2325 2325 2325 2325 2326 2325 2326	% _{MB}	99.5	99.7	99.5		
5228; 0-22 548.9 3592.2 166.2 7.6 6540 % _{MB} 100 100 100 100 5226; 0-2 434.7 1010.4 110.3 8.4 2325 % _{MB} 100 100 100 100 5227; 0-27 707.1 1585.5 106.1 7.5 2240 % _{MB} 100 100 100 100 5225; 0-25 1114.0 3155.0 278.5 9.6 2830 % _{MB} 100 100 100 100 5230; 0-20 325.3 1929.0 99.7 7.5 5900	5224; 0-2	117.0	530.1	37.1	1.1	4500
% _{MB} 100 100 100 5226; 0-2 434.7 1010.4 110.3 8.4 2325 % _{MB} 100 100 100 100 5227; 0-27 707.1 1585.5 106.1 7.5 2240 % _{MB} 100 100 100 100 5225; 0-25 1114.0 3155.0 278.5 9.6 2830 % _{MB} 100 100 100 100 5230; 0-20 325.3 1929.0 99.7 7.5 5900	$\%_{_{ m MB}}$	100	100	100		
5226; 0-2 434.7 1010.4 110.3 8.4 2325 % _{MB} 100 100 100 100 5227; 0-27 707.1 1585.5 106.1 7.5 2240 % _{MB} 100 100 100 100 5225; 0-25 1114.0 3155.0 278.5 9.6 2830 % _{MB} 100 100 100 5230; 0-20 325.3 1929.0 99.7 7.5 5900	5228; 0-22	548.9	3592.2	166.2	7.6	6540
% _{MB} 100 100 100 5227; 0-27 707.1 1585.5 106.1 7.5 2240 % _{MB} 100 100 100 100 5225; 0-25 1114.0 3155.0 278.5 9.6 2830 % _{MB} 100 100 100 100 100 5230; 0-20 325.3 1929.0 99.7 7.5 5900	$\%_{_{ m MB}}$	100	100	100		
5227; 0-27 707.1 1585.5 106.1 7.5 2240 % _{MB} 100 100 100 2830 5225; 0-25 1114.0 3155.0 278.5 9.6 2830 % _{MB} 100 100 100 5230; 0-20 325.3 1929.0 99.7 7.5 5900	5226; 0-2	434.7	1010.4	110.3	8.4	2325
% _{MB} 100 100 100 5225; 0-25 1114.0 3155.0 278.5 9.6 2830 % _{MB} 100 100 100 100 5230; 0-20 325.3 1929.0 99.7 7.5 5900	$\%_{_{ m MB}}$	100	100	100		
5225; 0-25 1114.0 3155.0 278.5 9.6 2830 % _{MB} 100 100 100 100 5230; 0-20 325.3 1929.0 99.7 7.5 5900	5227; 0-27	707.1	1585.5	106.1	7.5	2240
% _{MB} 100 100 100 5230; 0-20 325.3 1929.0 99.7 7.5 5900	$\%_{_{ m MB}}$	100	100	100		
5230; 0-20 325.3 1929.0 99.7 7.5 5900	5225; 0-25	1114.0	3155.0	278.5	9.6	2830
	$\%_{_{ m MB}}$	100	100	100		
% _{MB} 100 100 100	5230; 0-20	325.3	1929.0	99.7	7.5	5900
	% _{MB}	100	100	100		

Численность и биомасса фитопланктона

Численность и сырая биомасса фитопланктона в исследованном районе в слое фотосинтеза колебалась в очень широких пределах — от $117 \times 10^6 \,\mathrm{kg/m}^2 \,(6 \times 10^3 \,\mathrm{kg/m})$ до $2025 \times 10^6 \,\mathrm{kg/m}^2 \,(340 \times 10^6 \,\mathrm{kg/m}^2)$

Таблица 5. Структура популяций рода Aulacoseira в эстуарной фронтальной зоне. Общая численность Aulacoseira ($N_{\text{обш}}$), численность живых ($N_{\text{жив}}$) и мертвых ($N_{\text{мерт}}$) клеток ($N \times 10^3$ кл/л), доля мертвых клеток ($\%_{\text{мерт}}$) в общей численности Aulacoseira

(% _{мерт}) в общей численности Aulacosena							
№	Гори-	$N_{ m o 6 m}$	$N_{\scriptscriptstyle m MMB}$	$N_{\mathrm{мертв}}$	$\%_{\mathrm{мерт}}$		
станции	30HT, M	ООЩ	жив	мертв	мері		
	0	705.8	655.6	50.2	7.1		
5216	3	220.1	199.7	20.4	9.3		
	6	13.4	11.9	1.5	11.2		
	0	25.9	19.2	6.7	25.9		
5217	4	4.0	2.7	1.3	32.5		
	10*	160.1	68.6	91.5	57.2		
	0	38.3	29.8	8.5	22.2		
5218	4	17.7	4.7	13.0	73.4		
	9	1.3	0.6	0.7	53.8		
	17	1.7	_	1.7	100.0		
	0	17.4	11.0	6.4	36.8		
5210	4	9.9	6.4	3.5	35.4		
5219	8	22.6	2.9	19.7	87.2		
	15	3.9	_	3.9	100.0		
5220	0	1.3	0.5	0.8	61.5		
	5	0.7	0.2	0.5	71.4		
	10	19.1	3.2	15.9	83.2		

^{*} Лов из придонного слоя, содержит ~90% живых клеток с видоизмененным хлоропластом.

 $\times 10^3$ кл/л) и от 174 мг/м² (17.4 мг/м³) до 3592 мг/м² (163.3 мг/м³) (рис. 5, 6).

Самая высокая численность фитопланктона зарегистрирована на станциях 5216 и 5215-2 (табл. 4, рис. 5). На этих же станциях наблюдалась и высокая биомасса водорослей — $178.0 \,\mathrm{MF/m^3}$ на ст. 5216 и 97 мг/м 3 на ст. 5215-2. На обеих станциях доминировали диатомовые водоросли, составляя 96.0 и 68% общей численности и 97.0 и 89.0% общей биомассы фитопланктона, соответственно (рис. 4). Эти станции принципиально различались по условиям среды и составу фитоцена. Ст. 5216 была выполнена в наиболее опресненной прибрежной области (рис. 2а), где доминировал пресноводный комплекс диатомей, и виды рода Aulacoseira составляли 78.0% от числа клеток диатомовых. На ст. 5215-2, где на северной границе опресненной прибрежной области шельфа наблюдался подъем к поверхности пикногалоклина и обогащение эвфотической зоны биогенными элементами, доминировал морской диатомовый комплекс, в котором 92.2% общей численности диатомей составляли несколько видов рода Chaetoceros. Существенно различалось и вертикальное распределение водорослей. На

Таблица 6. Структура популяций рода Chaetoceros, численность ($N \times 10^3$ кл/л), доля спор (% спор) от общей численности Chaetoceros

№ станции	Горизонт, м	N, общая	N, вегетативные клетки	<i>N</i> , споры	%, споры
	0	12.6	12.6	0	0
5228	10	23.1	22.0	1.1	4.8
3226	20	3.7	1.8	1.9	51.4
	35	0.2	0	0.2	100.0
	0	0.2	0.2	0	0
5226	12	3.0	0.8	2.2	73.3
3220	20	0.4	0.2	0.2	50.0
	35	8.2	0	8.2	100.0
	0	4.1	2.2	1.9	46.3
5227	12	19.4	4.4	15.0	77.3
	18	2.6	1.9	0.7	27.0
	32	22.8	2.5	20.3	89.0
	0	19.2	13.0	6.2	32.3
5225	10	31.0	23.4	7.6	24.5
	15	24.7	4.9	19.8	80.2
	24	10.2	1.9	8.3	81.4

ст. 5216, как и во всей наиболее опресненной стоком Лены прибрежной части шельфа, максимальная численность клеток была приурочена к поверхностному слою над резким скачком плотности (рис. 7). На ст. 5215-2 основная масса фитопланктона концентрировалась в нижней части слоя фотосинтеза на глубине 10 м (рис. 7).

Самые высокие для всего исследованного района значения сырой биомассы фитопланктона, биомассы в углероде и содержания хл "а" — 174.8 мг/м^3 , 25.0 мг/м^3 и 1.2 мг/м^3 , соответственно, наблюдались в самой южной наиболее опресненной части разреза (ст. 5216) в слое фотосинтеза (табл. 4). При этом 75% общей биомассы фито-

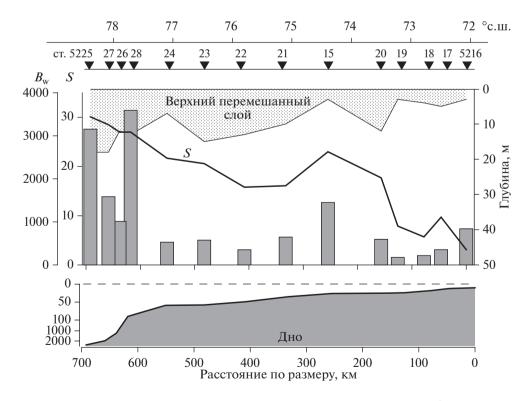


Рис. 6. Распределение солености (S, psu) и суммарной биомассы фитопланктона ($B_{\rm w}$, мг/м²) на разрезе по 130°30′ в.д.

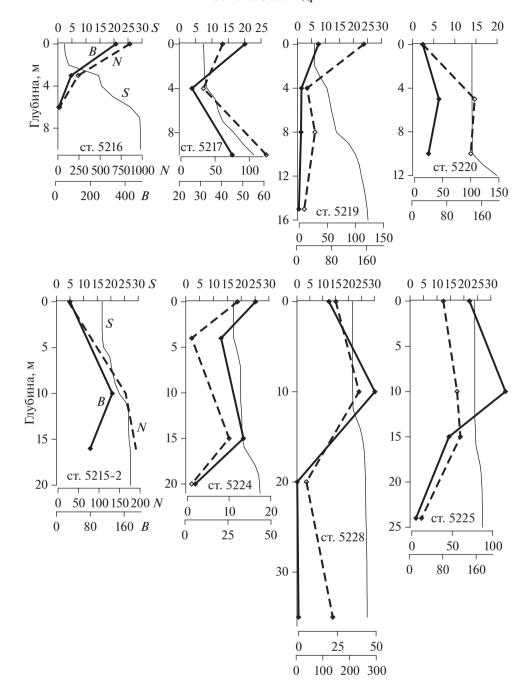


Рис. 7. Вертикальные распределения солености (S, psu), численности ($N \times 10^3$ кл/м 3) и биомассы (B, мг/м 3) фитопланктона на станциях разреза по 130°30′ в.д.

планктона были сконцентрированы в верхних 2-х метрах, где наблюдались и максимальные концентрации хлорофилла "а" (рис. 7). На этой же станции популяции доминирующих видов рода Aulacoseira имели самый низкий процент мертвых клеток — (табл. 5). Ст. 5216 находилась в зоне непосредственного влияния пресноводного стока из Быковской протоки. На всех остальных станциях в прибрежной наиболее опресненной области шельфа процент мертвых клеток в популяци-

ях Aulacoseira был существенно выше (табл. 5), что свидетельствовало о деградации пресноводного фитоцена по мере удаления от устья протоки.

Сравнительно высокой численностью водорослей отличались станции 5220 и 5225. Ст. 5220 находилась у фронтального раздела на северной периферии опресненной речным стоком прибрежной области и характеризовалась существенным увеличением солености — с 8 до 18 рѕи в верхнем перемешанном слое, снижением концен-

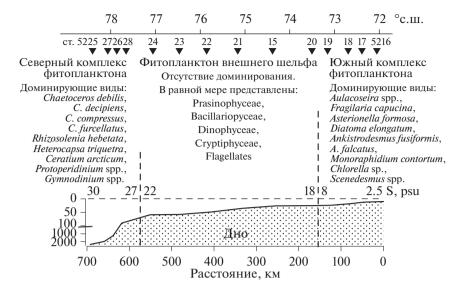


Рис. 8. Широтная зональность в структуре фитопланктонных сообществ моря Лаптевых.

трации взвеси до 1.5 мг/л и многократным увеличением прозрачности. При этом содержание нитратов в слое фотосинтеза сохранялось на уровне 3.0-3.5 µМ, характерном для прибрежной зоны шельфа. На ст. 5220 резко снижалось обилие пресноводного фитопланктона, доминирующего в наиболее опресненной области шельфа, и увеличивалась численность морских видов. Максимальная численность и биомасса водорослей 107×10^3 кл/л и 62 мг/м³, соответственно, зарегистрированы в подповерхностном слое на глубине 5 м (рис. 7).

На ст. 5225 высокая численность фитопланктона более чем на 50% формировалась несколькими видами Chaetoceros северного комплекса, при этом значительная часть клеток была найдена в виде спор (табл. 6). Вертикальное распределение численности фитопланктона в верхних 20-ти метрах было почти равномерным, что определялось высокой прозрачностью и глубоким положением градиентного слоя (рис. 7).

Северный комплекс фитопланктона на глубоководных станциях 5225—5227 и склоновой ст. 5228 характеризовался самой высокой для всего исследованного района биомассой (табл. 4, рис. 6) Максимальная биомасса на станциях 5225 и 5228 определялась высокой численностью крупноклеточных видов рода Chaetoceros (средний объем клеток 3×10^3 мкм³), *Rhizosolenia hebetata f. semispina* (объем клеток от 13×10^3 до 27×10^3 мкм³) и ауксоспор (R. hebetata f. hebetata) с объемом клеток от 30×10^3 до 70×10^3 мкм³. На долю Rhizosolenia hebetata на станциях 5225 и 5228 приходилось 64.1 и 43.0% общей биомассы фитопланктона, соответственно. На станциях 5225—5228 споры вносили значительный вклад в численность и биомассу

популяций Chaetoceros, их относительное содержание увеличивалось с глубиной и ниже 20 м достигало 80-100% (табл. 6).

ОБСУЖДЕНИЕ

Наши исследования и данные предшествующих работ позволяют установить четко выраженную широтную зональность в структуре фитопланктонных сообществ моря Лаптевых. Схематично она представлена на рис. 8.

Южная наиболее опресненная стоком Лены область шельфа была населена сообществом фитопланктона, в котором господствовали пресноводные виды водорослей, составляя от 71.8 до 96.8% общей численности фитопланктона (табл. 4. рис. 8). Южный комплекс видов характеризовался относительно высокой общей биомассой фитопланктона — $175-840 \text{ мг/м}^2$ (рис. 6) доминированием пресноводных диатомей, значимым вкладом зеленых водорослей в численность и биомассу (табл. 3, рис. 4) и небольшим средним объемом клеток водорослей (~500 мкм³). В наших исследованиях сильно опресненные поверхностные воды и широтное распространение южного комплекса видов фитопланктона прослеживались до 73° с.ш. Однако очевидно, что северная граница области распространения южного комплекса видов с доминированием пресноводных форм не имеет четкой привязки к определенным координатам и смещается в зависимости от интенсивности стока Лены и распределения поверхностной солености на шельфе моря Лаптевых. Можно говорить о достаточно четкой приуроченности этой границы к определенным величинам солености в верхнем перемешанном слое, что подтверждается данными, полученными в обла-

Таблица 7. Количественные характеристики фитопланктона: численность $(N \times 10^3 \text{ кл/л})$, сырая биомасса $(B_{\text{сыр}}, \text{мг/м}^3)$, биомасса в углероде $(B_c, \text{мг/м}^3)$, концентрация хлорофилла (хл "а", мг/м³) в поверхностном слое в районе исследования по данным разных авторов

Области	Показатели	Наши данные (8–9 сентября)	Sorokin & Sorokin [22] средняя для района (4–9 сентября)	Heiskanen & Keck [16] средняя для района (3–8 сентября)
Внутренняя наиболее	N	60-850		520
опресненная стоком Лены область шельфа (>8 psu)	Всыр	50-345	140.0	
	B_c	7—52		
	Хл "а"	0.6-1.2		0.6
Опресненная речным стоком	N	40-106		
поверхностная "линза" на шельфе (18—22 psu)	В _{сыр}	33–62	70.0	75.0
	B_c	3.1-7.3		
	Хл "а"	0.4-0.9		0.4

сти влияния стока Лены и в эстуарных районах Оби и Енисея [10, 13, 16, 22]. В наших исследованиях граница была четко выражена и лежала между изогалинами 8 и 18 psu.

В предшествующих исследованиях, выполненных в районе дельты Лены и на шельфе моря Лаптевых, также выделено сообщество, связанное с областью опресненного речным стоком плюма, отличающееся по составу и количественным характеристикам (табл. 7), и проведена северная граница опресненной зоны внутреннего шельфа с преимущественным развитием пресноводного комплекса видов фитопланктона [16, 22]. Ю.И. Сорокин и П.Ю. Сорокин [22] проводят эту границу по изогалине 15 psu. Другие авторы [16] привязывают ее к солености 13 psu. При большом расстоянии между станциями в градиентных условиях шельфа эту границу было определить трудно и указанным различиям не следует придавать принципиального значения. Однако авторами был четко выделен южный комплекс фитопланктона с доминированием пресноводных диатомей, распространение которого было приурочено к внутреннему опресненному стоком Лены шельфу моря Лаптевых [16, 22, 23].

По нашим данным севернее 77°30′ с.ш. область континентального склона и глубоководные районы моря Лаптевых были населены хорошо выделявшимся по составу и биомассе северным комплексом видов фитопланктона (табл. 4). Он состоял из морских видов, широко распространенных в Арктических морях. В северном комплексе фитопланктона, помимо крупноразмерных диатомей родов Chaetoceros и Rhizosolenia, существенную роль играли динофлагелляты. Средний размер клеток был в 8 раз большим, чем в южном комплексе видов — ~4000 мкм³, численность фитопланктона составляла 430—1100 × 106 кл/м², биомасса — 1010—3600 мг/м².

Вклад диатомовых в численность и биомассу составлял, соответственно, 14–80% и 23–93%, динофлагеллят — 7–42% и 4–38%. Главным фактором, ограничивающим широтное распространение северного комплекса видов водорослей, также как и южного комплекса, была соленость. Южная граница области, занятой северным комплексом фитопланктона была приурочена к границе опресняющего влияния стока Лены на свойства верхнего перемешанного слоя моря, где соленость в северном направлении возрастала от 22 до 27 psu (рис. 2, 8).

Во всех проведенных ранее исследованиях фитопланктона моря Лаптевых северная глубоководная часть бассейна и область континентального склона не рассматривались. Лишь в работе [15] на основании анализа остатков водорослей в поверхностных осадках говорится о северном комплексе фитопланктона со значительным вкладом динофлагеллят, южная граница распространения которого приурочена к солености 24—25 psu.

Таким образом, в восточной части моря Лаптевых в первой половине сентября (ранний осенний период сукцессии) в южном наиболее опресненном речным стоком районе шельфа и в северном глубоководном районе с максимальной соленостью в верхнем перемешанном слое господствовали диатомовые водоросли (рис. 4, 8). Главным фактором, ограничивающим распространение диатомовых южного и северного комплексов видов водорослей, была соленость.

Область внешнего шельфа между 73°20′ с.ш. и 77°30′ с.ш., в период наших исследований характеризовалась умеренным опресняющим воздействием стока Лены. Соленость в верхнем перемешанном слое в направлении с юга на север здесь плавно возрастала от 18 до 22 рѕи. Эта область характеризовалась мозаичной пространственной структурой фитоцена с резкой сменой доли раз-

ных групп водорослей в сообществе от станции к станции. Доля пресноводных видов в общей численности и биомассе фитопланктона в этой области практически не превышала нескольких процентов. Характерные величины численности водорослей составляли $117-1200 \times 10^6$ кл/м², биомассы -350-590 мг/м².

Широтная зональность в структуре сообществ фитопланктона в море Лаптевых прослеживается и по остаткам диатомовых водорослей в современных поверхностных осадках [15]. Указанными авторами на акватории, ограниченной 40-метровой изобатой, было выделено несколько сообществ. Сообщество с доминированием пресноводных форм занимало прибрежную опресненную зону, ограниченную 74° с.ш. Севернее, до 76° с.ш., преобладало сообщество ледовых водорослей с пятнистым включением *Thalassiosira nordenskioldii* и спор Chaetoceros. Район севернее Новосибирских островов (~76° с.ш.) и восточнее 134° в.д. характеризовался доминированием Chaetoceros, представленного спорами.

Специального рассмотрения заслуживают локальные особенности гидрофизической структуры и количественные характеристики фитопланктона на ст. 5215-2. Численность фитопланктона здесь достигала уровня, близкого к максимальному для всего района исследований — $2010 \times 10^6 \text{ кл/м}^2$, биомасса была самой высокой для всей области шельфа — 1450 мг/м² (табл. 4, рис. 4, 6) В фитоцене было хорошо выражено доминирование морских диатомовых водорослей. Существенный вклад в сообщество вносили несколько видов Chaetoceros, составляя 62% от общей численности и 74% от общей биомассы фитопланктона. Доля пресноводного компонента в численности и в биомассе не превышала 3%.

Станция 5215-2 была выполнена на краю опресненной речным стоком поверхностной "линзы", лежащей во внешней области шельфа между станциями 5215-2 и 5224 (рис. 2). На южной периферии "линзы" глубина верхнего перемешанного слоя резко уменьшалась до 4 м. При этом, приуроченные к области пикноклина и подстилающим горизонтам (глубины 5–15 м) относительно высокие концентрации нитратов (5.2 µM) — биогенного элемента, важнейшего для развития фитопланктона на арктическом шельфе, оказались в слое фотосинтеза, который составлял 12 м. Именно на этих горизонтах численность фитопланктона достигала $165-190 \times 10^3$ кл/л, а биомасса 80-132 мг/м 3 , что определило высокие значения этих параметров в целом для станции.

Локальные процессы и относительное обилие фитопланктона на ст. 5215-2 во многом объясняют причину крайне низких значений численности и биомассы водорослей, характерных не только для шельфа моря Лаптевых, но и других эпи-

континентальных Сибирских Арктических морей в летний и осенний сезоны. Она состоит в низких концентрациях биогенных элементов, прежде всего нитратов, в слое фотосинтеза, лимитирующих развитие фитопланктона. Это связано с жесткой плотностной (соленостной) вертикальной стратификацией водной толщи на шельфе, которая блокирует вертикальное перемешивание и связана с масштабным опресняющим воздействием речного стока. Феномен подъема к поверхности сезонного пикногалоклина на периферии опресненных речным стоком областей [3], и связанное с этим увеличение доступных биогенных элементов в зоне фотосинтеза и существенное возрастание численности и биомассы фитопланктона было описано и для Карского моря [11, 12].

Авторы благодарны анонимному рецензенту за внимательное отношение к работе и критические замечания.

Работа была выполнена при поддержке РНФ (проект № 14-50-00095 — экспедиционные исследования, проект № 14-17-00681 — сбор и обработка гидрофизического и гидрохимического материала) и РФФИ (проект № 16-05-00055 — обработка проб и первичных материалов по фитопланктону).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 1. *Гуков А.Ю.* Гидробиология устьевой области реки Лены. М.: Научный мир, 2001. 285 с.
- Дружкова Е.И., Макаревич П.Р. Исследования фитопланктона моря Лаптевых: история и современность // Тр. КНЦ РАН. 2013. Вып. 1(14). С. 71—79.
- 3. 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.
- 4. Зернова В.В, Нютик Е.М., Шевченко В.П. Вертикальные потоки микроводорослей в северной части моря Лаптевых (по данным годичной постановки седиментационной ловушки) // Океанология. 2000. Т.40. № 6. С. 850—858.
- 5. Лисицын А.П., Кравчишина М.Д. Геолого-геохимические методы исследования взвеси // Система Белого моря. Т. III. Рассеянный осадочный материал гидросферы, микробные процессы и загрязнения. М.: Научный мир, 2013. С. 43—52.
- 6. Никаноров А.М., Иванов В.В., Брызгало В.А. Реки Российской Арктики в современных условиях антропогенного воздействия. Ростов-на-Дону: Изд-во "НОК", 2007. 280 с.
- 7. Система моря Лаптевых и прилежащих морей Арктики. М.: МГУ, 2009. 605 с.
- 8. *Тимофеев С.Ф.* Пелагическая экосистема моря Лаптевых // Биологические ресурсы прибрежья Российской Арктики. М.: Изд-во ВНИРО, 2000. С. 137—139.
- 9. *Суханова И.Н.* Концентрирование фитопланктона в пробе // Современные методы количественной

- оценки распределения морского планктона. М.: Наука, 1983. С. 97–105.
- 10. *Суханова И.Н.*, *Флинт М.В.*, *Мошаров С.А.*, *Сергеева В.М.* Структура сообществ фитопланктона и первичная продукция в Обском эстуарии и на прилежащем Карском шельфе // Океанология. 2010. Т. 50. № 5. С. 785—800.
- 11. *Суханова И.Н., Флинт М.В., Сергеева В.М.* Фитопланктон поверхностной опресненной линзы Карского моря // Океанология. 2012. Т. 52. № 5. С. 688–699.
- 12. Суханова И.Н., Флинт М.В., Дружкова Е.И. и др. Фитопланктон северо-западной части Карского моря // Океанология. 2015. Т. 55. №4. С. 605—619.
- 13. Суханова И.Н., Флинт М.В., Сергеева В.М. и др. Структура сообществ фитопланктона Енисейского эстуария и прилежащего Карского шельфа // Океанология. 2015. Т.55. № 6. С. 935—949.
- Bauch H.A., Kassens H., Erlenkeuser H. et al. Depositional environment of the Laptev Sea (Arctic Siberia) during the Holocene // Boreas. 1995. V. 28. P. 194–204.
- Fahl K., Cremer H., Erlenkeuser H. et al. Sources and pathways of organic carbon in the modern Laptev Sea (Arctic Ocean): implications from biological, geochemical and geological data // Polarforschung. 1999. V. 69. P. 193–205.
- Heiskanen A., Keck A. Distribution and sinking rates of phytoplankton, detritus and particulate biogenic silica in the Laptev Sea and Lena River (Arctic Siberia) // Marine Chemestry, 1996, V. 53. P. 229–245.

- Holm-Hansen O., Riemann B. Chlorophyll a determination: improvements in methodology // Oikos. 1978.
 V. 30. P. 438–447.
- 18. *Kraberg A.C.*, *Druzhkova E.*, *Heim B. et al.* Phytoplankton community structure in the Lena Delta (Siberia, Russia) in relation to hydrography // Biogeosciences. 2013. V. 10. P. 7263–7277.
- 19. *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.
- Okolodkov Yu.B. A checklist of dinoflagellates recorded from Russian Arctic seas // Sarsia. 1998. V. 83. P. 267– 292.
- 21. *Small L.F., McIntire C.D., Macdonald K.B. et al.* Primary production, plant and detrital biomass, and particle transport in the Columbia River Estuary // Prog. Oceanogr. 1990. V. 25. P. 175–210.
- 22. Sorokin Yu. I., Sorokin P. Yu. Plankton and primary production in the Lena river estuary and in the south-eastern Laptev Sea // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 1996. V. 43. P. 399–418.
- 23. *Tuschling K.* Phytoplankton ecology in the arctic Laptev Sea a comparison of three seasons // Berichte zur Polarforschung. 2000. 347. 144 p.
- 24. *Strathmann R.R.* Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume, cell area or plasma volume // Limnol. Oceanigr. 1967. V. 12. № 3. P. 411–418.

Structure of Phytoplankton Comminities in the Eastern Part of the Laptev Sea

I. N. Sukhanova, M. V. Flint, E. Ju. Georgieva, E. K. Lange, M. D. Kravchishina, A. B. Demidov, A. A. Nedospasov, A. A. Polukhin

The research was performed at a transect along 130°30′ E from Lena river delta (71°60′ N) to the continental slope and adjacent deep-water area (78°22' N) of the Laptev Sea in September of 2015. Well pronounced latitudinal zoning in structure of phytoplankton communities was found out. The southern and most desalinated by riverine discharge part of the shelf (southward of 73°10′ N) was populated by phytoplankton community which was characterized by biomass of 175–840 mg/m², domination of fresh-water diatoms of Aulacoseira genus, significant input of green algae in numbers and biomass. Northern border of the area occupied by southern complex of phytoplankton species was located between isohalines 8 and 18 psu (~73°10′ N). The continental slope and deep-water areas of the Laptev Sea (to the north of 77°30′ N) at the salinity of >27 psu in upper mixed layer were populated by the community which basis was formed by diatoms of Chaetoceros and Rhizosolenia genera widely distributed in the Arctic and dinoflagellates. Phytoplankton numbers in the zone made up $430-1100 \times$ 10⁶ cell/m², biomass – 3600 mg/m². In the outer shelf zone between 73°20' and 77°30' N moderate desalinating impact of Lena discharge was indicated and salinity in the upper mixed layer was from 18 to 24 psu. The zone was characterized by mosaic spatial structure of phytocenosis with changes of different groups of algae share in the community from station to station and algae numbers and biomass of $117-1200 \times 10^6$ cell/m² and 1600-3600 mg/m², respectively. It was shown that in fall season local inflow of "fresh" nutrients in the euphotic zone gives rise to mass development of diatoms.