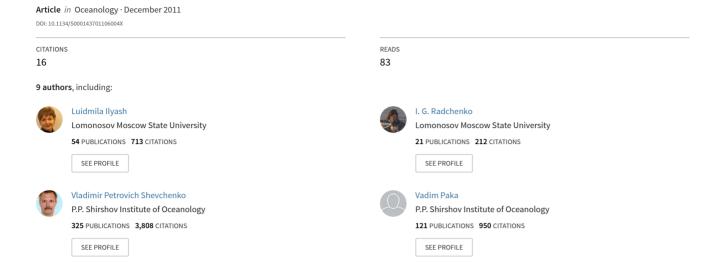
Spatial Distribution of Phytoplankton in the White Sea in the Late Summer Period with Regard to the Water Structure and Dynamics



= МОРСКАЯ БИОЛОГИЯ =

УДК 551.465

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ФИТОПЛАНКТОНА БЕЛОГО МОРЯ В КОНЦЕ ЛЕТА В СВЯЗИ СО СТРУКТУРОЙ И ДИНАМИКОЙ ВОД

© 2011 г. Л. В. Ильяш 1 , И. Г. Радченко 1 , В. П. Шевченко 2 , А. П. Лисицын 2 , В. Т. Пака 3 , В. И. Буренков 2 , А. Н. Новигатский 2 , А. Л. Чульцова 4 , А. Н. Пантюлин 5

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

Поступила в редакцию 16.02.2011 г., после доработки 06.06.2011 г.

Видовой состав и биомасса фитопланктона, гидрофизические и гидрохимические характеристики вод были оценены по акватории Белого моря на 24 станциях с 26 августа по 3 сентября 2007 г. Содержание биогенных элементов оказалось ниже среднемноголетних значений для лета. Интегральная биомасса фитопланктона (B_t) варьировала в пределах 87—1914 мг С/м². На большей части акватории B_t была невысока, а основной вклад в B_t давали динофлагелляты. В зонах повышенной динамической активности, таких как перемешанные по вертикали воды Горла, интрузии вод Горла в Бассейне, на периферии Двинского течения B_t достигала значительных величин, и доминировали диатомовые водоросли.

ВВЕЛЕНИЕ

Количественные данные о пространственном распределении биомассы фитопланктона Белого моря в позднелетний период немногочисленны [4, 5, 7, 30]. Сведения о вертикальном распределении биомассы фитопланктона (ФП) и, соответственно, данные о величинах биомассы ФП в столбе воды по акватории моря в позднелетний период отсутствуют. На пространственное распределение биомассы ФП существенное влияние оказывают гидродинамические процессы. Для Белого моря характерно чередование зон с выраженной горизонтальной термохалинной структурированностью вод (при полной вертикальной однородности градиенты характеристик направлены горизонтально) и зон с вертикальной термохалинной структурой вод. Между водами с разной структурой располагаются фронтальные зоны. Динамика вод имеет сложный характер [12, 16, 29]. До настоящего времени анализ пространственного распределения биомассы ФП Белого моря в связи с гидрофизическими процессами не проводился.

Практически отсутствуют данные о биомассе ФП стокового течения Северной Двины, самой крупной реки беломорского бассейна. Стоковое, или Двинское течение следует вдоль Зимнего берега Двинского залива и в обычных условиях поворачивает в Горло, где может прослеживаться вплоть до его северной границы. По ходу стокового течения происходит смешение речных и морских вод, и соленость поверхностного слоя возрастает. Изменение абиотических условий обусловливает из-

менение обилия и структуры $\Phi\Pi$. До настоящего время данные о биомассе $\Phi\Pi$ стокового течения были получены только для позднезимнего периода [18].

Цель настоящего исследования заключалась в (1) оценке распределения видового состава, обилия, структуры фитопланктона по акватории Белого моря — в основном в Бассейне и Двинском заливе, а также в Двинском течении в конце августаначале сентября; (2) анализе пространственного распределения фитопланктона в связи с гидродинамическими процессами. Эта работа является важным звеном многодисциплинарных исследований по проекту "Система Белого моря" (руководитель — академик А.П. Лисицын) [10].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили пробы, отобранные на акватории Белого моря на 24 станциях (рисунок) с 26 августа по 3 сентября 2007 г. в ходе 53-го рейса НИС "Академик Мстислав Келдыш". На комплексных судовых станциях проводили вертикальное зондирование температуры и солености зондом Idronaut 316. На переходах между станциями проводились измерения таким же зондом в режиме непрерывного сканирования от поверхности до безопасного расстояния до дна (около 10 м). Прозрачность воды определяли по глубине видимости белого диска. Воду отбирали с 3—4 горизонтов (выше термоклина, в слое термоклина и под термоклином) с помощью комплекса Розетта с шестью 30-литровыми батометрами Нискина.

 $^{^{3}}$ Атлантическое отделение Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Калининград

⁴Северо-Западное отделение Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Архангельск

⁵Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, географический факультет e-mail: ilyashl@mail.ru

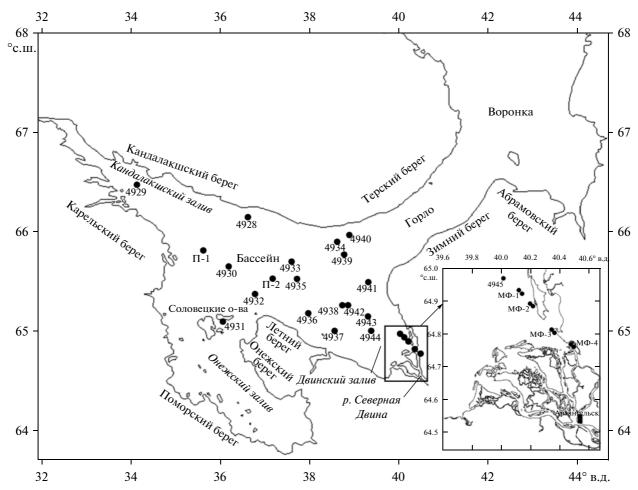


Схема станций отбора проб фитопланктона в Белом море в 53-м рейсе НИС "Академик Мстислав Келдыш" (26.08—3.09.2007 г.).

На 6-ти станциях (П-1, П-2, МФ-1 — МФ-4) пробы были отобраны пластиковым ведром только с поверхности. Определение растворенных минеральных форм фосфора, кремния и нитритного азота проводили согласно методам [14]. Концентрацию биогенных элементов на станциях МФ-1—МФ-4, расположенных в водах Двинского течения, не определяли. Во второй половине августа 2004 г. гидрохимические определения проводили на 20 станциях, которые были выполнены в районе расположения станций МФ-1—МФ-4.

Для исследования фитопланктона пробы воды (объемом 0.5—4.9 л) концентрировали методом обратной фильтрации (диаметр пор 2 мкм) и фиксировали раствором Люголя. Концентрированные пробы просчитывали под микроскопом в камере типа Ножотта (объем 0.05 мл). Просчитывали 3—5 камер. Для расчета биомассы (В) объемы клеток определяли методом геометрического подобия [26] с последующим переводом в единицы углерода по аллометрическим зависимостям [27]. Отнесение водорослей к фотоавтотрофам или гетеротрофам проводили на основе литературных данных [6].

Для анализа сходства сообществ фитопланктона использовали пакет анализа экологических данных PRIMER Version 5.2.4 [20]. В качестве характеристики структуры фитопланктона рассматривали значения биомассы популяций водорослей (мг С/м³). Сходство оценивали с помощью индекса Брея—Кёртиса, чувствительного к изменению обилия как доминирующих, так и редких видов. Затем проводили ординацию сообществ методом многомерного шкалирования (MDS). Характерные виды, обусловливающие высокое сходство внутри каждой группы проб, выделяли с помощью процедуры SIMPER [20].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Гидрофизические и гидрохимические характеристики. Относительная прозрачность по белому диску изменялась в пределах 6.5—9.5 м, что соответствует толщине фотической зоны от 18 до 28 м.

Согласно спутниковым данным [3], области пониженной температуры на поверхности располагались у Соловецких островов и при выходе из Горла вдоль Терского берега, что вызвано интенсив-

Таблица 1. Температура (T), соленость (S), концентрация биогенных элементов, биомасса фитопланктона в поверхностном слое (B) и под 1 м² (B_t)

	№ стан- ции	T, °C	S, епс	P-PO ₄ , мкг- ат/л	N-NO ₂ , мкг-ат/л	Si, мкг-ат/л	<i>В</i> , мг С/м ³	B_t , мг C/m^2
Кандалакш- ский залив	4929	12.37	24.51	0.42	0.02	11.04	57	297
Онежский залив	4931	12.26	25.74	0.27	0.09	6.33	19	461
Двинский	4936	11.86	25.77	0.24	0.10	6.14	10	299
залив	4937	11.75	25.86	0.15	0.06	3.32	12	340
	4938	10.86	25.91	0.18	0.05	3.46	19	218
	4941	12.53	25.66	0.22	0.04	4.40	90	1914
	4942	12.30	25.72	0.18	0.04	3.41	94	548
	4943	13.03	24.84	0.18	0.06	5.20	10	111
	4944	12.32	25.45	0.17	0.04	3.17	68	1283
	4945	13.06	22.76	_	_	_	10	87
Стоковое	МФ-1	_	8.9-11.6	_	_	_	10	_
течение	МФ-2	_	5.8-5.9	_	_	_	15	_
Северной Двины	МФ-3	_	1.2-1.6	_	_	_	27	_
дыны (МФ-4	_	0.28-0.33	_	_	_	44	_
Бассейн	4928	12.37	25.85	0.09	0.03	2.42	171	1434
	4930	13.73	25.3	0.13	0.08	3.37	32	471
	4932	10.38	25.81	0.45	0.16	9.80	20	226
	4933	11.57	25.55	0.16	0.06	3.71	17	491
	4934	10.12	26.92	0.18	0.03	3.27	18	332
	4935	11.74	25.71	0.17	0.06	4.45	24	552
	4939	11.63	25.15	0.20	0.08	1.39	22	174
	4940	9.72	27.35	0.38	0.23	6.14	7	1398
	П-1	12.80	25.25	_	_	_	77	_
	П-2	11.10	25.67		_		40	

Примечание. "-" - данные отсутствуют.

ным приливным перемешиванием в этих районах моря. На станциях, где отбирались пробы фитопланктона, температура поверхностного слоя менялась от 9.7°С до 13.7°С (табл. 1). Пониженные значения температуры вблизи Терского берега (станции 4934, 4940) указывают на проникновение сюда в результате трансфронтального переноса перемешанных вод из Горла, что подтверждается также повышенными до 27—27.35 епс значениями солености.

Термохалинная структура верхнего слоя вод характеризовалась следующими чертами. На большинстве станций на поверхности располагался теплый квазиоднородный слой толщиной 10—15 м, подстилаемый резким термоклином. На мелководной (глубина 14 м) ст. 4945 в Двинском заливе и на ст. 4940, расположенной при выходе из Горла у Терского берега (глубина 60 м), наблюдалась вертикальная гомотермия. На ст. 4940 толщина перемешанного слоя превышала протяженность фотической зоны.

Соленость (S) поверхностного слоя на большинстве станций находилась в пределах 2526 епс, что соответствует характерным величинам для Бассейна. Только на ст. 4940, как уже отмечалось выше, *S* оказалась повышенной до 27.35 епс.

Различия в вертикальном распределении температуры и солености на ст. 4940 и станциях 4934, 4939 говорят о том, что между ними располагалась фронтальная зона, разделяющая перемешанные воды Горла и стратифицированные воды Бассейна [12, 16, 29]. Этот фронт хорошо проявился на разрезе между станциями 4939 и 4940 в западной части Горла. В восточной части Горла характерных признаков фронтальной зоны не обнаружено.

На ст. 4928 у Терского берега верхний 11-ти метровой слой с соленостью 25.85—25.90 епс подстилался полуметровым слоем с более низкой соленостью (25.4 епс). Такая термохалинная структура свидетельствует о том, что верхний слой на ст. 4928 представлен интрузией вод Горла.

На станциях, расположенных вдоль Двинского течения, соленость увеличивалась от 0.28-0.33 епс (ст. МФ-4) до 11.6 епс (ст. МФ-1). Пониженная соленость на ст. 4945 указывает на то, что эта станция также оказалась в области Двинского течения. Со-

гласно классификации вод по солености [17], воды на станциях МФ-4 и МФ-3 соответствуют олигогалинной зоне, на станциях МФ-2 и МФ-1 — мезогалинной, а на ст. 4945 — полигалинной зоне.

В поверхностных водах концентрация растворенного неорганического фосфора изменялась от 0.09 до 0.45 мкг-ат/л (табл. 1), составляя в среднем 0.22 ± 0.10 мкг-ат/л. Содержание кремния колебалось в пределах 1.39-11.04 мкг-ат/л (среднее 4.83 ± 2.57 мкг-ат/л), а нитритного азота — в пределах 0.02-0.23 мкг-ат/л (среднее 0.07 ± 0.05 мкг-ат/л). В Двинском заливе вне зоны стокового течения наибольшая концентрация биогенных элементов (БЭ) была на ст. 4936. В Бассейне наиболее высокие значения концентрации БЭ отмечены на ст. 4932, что, по-видимому, обусловлено близостью этой станции к району интенсивного приливного перемешивания у Соловецких островов. Несколько более низкие величины, чем на ст. 4932, отмечены в перемешанных водах при выходе из Горла (ст. 4940). Для вертикального распределения фосфора и кремния было характерно увеличение концентрации в слоях ниже термоклина. Исключение составляла ст. 4940, на которой распределение БЭ в столбе воды было однородным. В слое 25-35 м концентрация БЭ достигала 0.26-0.81 мкг-ат Р- PO_4/π , 5.74—17.12 мкг-ат Si/ π , 0.01—0.28 мкг-ат N- NO_2/π .

Во второй половине августа 2004 г. в районе расположения станций МФ-4—МФ-1 в поверхностном слое среднее содержание неорганического фосфора составило 1.02 ± 0.21 мкг-ат/л, кремния 43.01 ± 7.77 мкг-ат/л, а нитритного азота -0.46 ± 0.05 мкг-ат/л.

Видовой состав фитопланктона. Всего было обнаружено 209 видов водорослей. По числу видов преобладали диатомовые (71 вид) и динофитовые (63 вида). Зеленые (44 вида) и цианобактерии (26 видов) были представлены только пресноводными формами, диатомовые — как пресноводными, так и морскими формами, а динофлагелляты — только морскими. Отмечено также по одному виду золотистых, диктиоховых, харовых, желтозеленых водорослей, а также Ebria tripartita — водоросль неясного систематического положения.

Почти все пресноводные водоросли встречены в водах Двинского течения (станции 4945, МФ-4-МФ-1, поверхностный слой ст. 4943). В олигогалинной зоне ФП был представлен только пресноводными формами. В начале мезогалинной зоны наиболее резко уменьшилось число видов зеленых водорослей. Сопоставление видового богатства пресноводных водорослей на ст. МФ-1 и МФ-4 показывает, что в пределах олиго- и мезогалинной зон видовое богатство пресноводных диатомей снизилась на 42%, зеленых — на 60%, а цианобактерий – на 58%. На ст. 4945, расположенной в полигалинной зоне, и в поверхностном слое на ст. 4943 пресноводный ФП был представлен только небольшим числом видов цианобактерий и зеленых водорослей. На остальных станциях Двинского залива пресноводные формы отсутствовали, за исключением ст. 2949 (0 и 8 м), на которой отмечено 2 вида цианобактерий. Небольшое число видов морских диатомей и динофлагеллят появилось в планктоне в мезогалинной зоне при S=5.9 епс, с увеличением S их видовое богатство возрастало. В целом, воды Двинского течения характеризовались наибольшим видовым богатством (118 видов), в Бассейне обнаружено 97 видов, в Двинском заливе вне стокового течения — 84 вида.

Биомасса фитопланктона в поверхностном слое. Биомасса ФП в поверхностном слое (B) варьировала в широких пределах (табл. 1). Связи между величиной B и содержанием БЭ не выявлено. Наибольшая величина B отмечена перед Кандалакшским заливом ближе к Терскому берегу (ст. 4928). Среднее значение B в Бассейне составило $43 \pm 49 \,\mathrm{mr} \,\mathrm{C/m^3}$, в Двинском заливе $-34 \pm 32 \,\mathrm{mr} \,\mathrm{C/m^3}$.

В Двинском заливе по ходу Двинского течения с увеличением *S* биомасса пресноводных водорослей снижалась. В пределах олиго- и мезогалинной зон биомасса пресноводных диатомей снизилась на 90%, зеленых — на 88%, цианобактерий — на 82%. Биомасса всех групп пресноводного ФП снижалась в большей степени, чем их видовое богатство. С увеличением *S* биомасса морских водорослей увеличивалась, однако в меньшей степени, чем снижалась биомасса пресноводных форм. В итоге суммарная биомасса ФП уменьшалась от олигогалинной до полигалинной зоны.

Вертикальное распределение биомассы фитопланктона. На всех станциях, где ФП исследовали на нескольких горизонтах, биомасса водорослей снижалась с глубиной (табл. 2). Исключение составила ст. 4940, на которой в поверхностном горизонте B была на порядок меньше B на глубинах 10 и 25 м. Отметим, что такое вертикальное распределение B наблюдалось в отсутствие стратификации глубже 2 м. На мелководной ст. 4945 в отсутствие стратификации B в столбе воды была распределена равномерно. На других станциях снижение биомассы в слое над термоклином было резким (например, станции 4928, 4929, 4939, 4942) или незначительным (например, станции 4930, 4933, 4941, 4944). В итоге пространственное распределение интегральной биомассы под $1 \text{ м}^2(B_t)$ отличалось от распределения B в поверхностном слое (табл. 1). Наибольшие величины B_t отмечены у выхода из Двинского залива ближе к Зимнему берегу на ст. 4941. Средняя величина B_t на исследованной акватории составила 596 ± 535 мг С/м².

Доминирующие виды водорослей. В состав доминирующих и массовых водорослей, относительный вклад которых в суммарную биомассу превышал 10% (табл. 2), входили диатомеи Ditylum brightwellii, Paralia sulcata, Thalassionema nitzschioides, Coscinodiscus sp., Thalassiosira spp., Skeletonema cf. subsalsum, Aulacoseira islandica, A. italica и динофлагелляты Dinophysis norvegica, Ceratium arcticum, C. fusus, Protoperidinium brevipes, P. bipes, P. breve,

Таблица 2. Водоросли* с наибольшим обилием и их вклад (%) в суммарную биомассу фитопланктона (цифры в скобках), суммарная биомасса фитопланктона (B, мг С/м³), относительная биомасса (B, %) динофлагеллят (D), гетеротрофных динофлагеллят (Dh) и диатомей (Bac)

№ стан- ции	Глуби- на, м	Водоросли	В	В, %		
				D	Dh	Вас
		Кандалакшский залив				
4929	0	D. brightwellii (34), D. norvegica (22), C. fusus (18)	57	52	9	47
	8	D. brightwellii (34), D. norvegica (10)	4	55	19	42
	25	D. brightwellii (75)	3	13	3	87
		Онежский залив				
4931	0	D. norvegica (28), C. fusus (23), D. brightwellii (16)	18	72	13	28
	10	D. norvegica (38), P. pellucidum (15), D. brightwellii (15)	18	73	21	25
	35	D. brightwellii (63), C. fusus (10)	5	16	1	84
		Двинский залив				
4936	0	C. fusus (18), D. norvegica (14), P. pellucidum (11)	10	75	25	23
	20	C. fusus (18), D. norvegica (18), P. pellucidum (15)	10	74	30	24
	40	T. nitzschioides (24), Coscinodiscus sp. (18), P. sulcata (17), P. brevipes (17)	0.6	19	17	81
4937	0	C. fusus (36), D. norvegica (12)	12	85	19	12
	20	C. fusus (28), P. pellucidum (23)	12	81	33	17
	30	C. fusus (35), D. norvegica (13)	8	81	15	15
4938	0	C. fusus (30), D. norvegica (17), P. breve (17)	19	94	33	5
	12	Coscinodiscus sp. (30), C. fusus (15), P. pellucidum (13)	8	58	27	41
	25	D. brightwellii (41), P. compressum (26)	1	43	8	55
4941	0	D. brightwellii (40), G. spinifera (26), G. digitalis (13)	90	57	7	42
	15	D. brightwellii (84)	81	11	1	88
	30	D. brightwellii (61)	3	22	14	78
4942	0	D. brightwellii (74)	94	22	4	77
	10	P. depressum (34), D. brightwellii (22), P. compressum (22), D. norvegica (11)	2	72	38	28
	25	C. arcticum (39), D. norvegica (32), P. sulcata (18)	2	81	6	19
	50	C. arcticum (56), D. norvegica (13), P. pallidum (10)	2	88	14	12
4943	0	D. norvegica (31), C. fusus (27)	10	79	14	18
	10	C. fusus (17), D. norvegica (15), P. pellucidum (14), G. digitalis (13)	11	77	22	20
	20	Thalassiosira spp. (24), D. brightwellii (18), G. digitalis (16), Coscinodiscus sp. (10), P. brevipes (10)	1	35	19	61
4944	0	D. brightwellii (65), C. fusus (18)	68	32	5	66
	10	D. brightwellii (71), C. fusus (10)	74	17	3	82
	25	D. brightwellii (28), Thalassiosira spp. (17), P. brevipes (15), P. compressum (12)	1	31	17	65
	45	C. arcticum (32), D. brightwellii (27), P. sulcata (13), Thalassiosira spp. (17)	1	32	0	68
4945	0	D. norvegica (27), C. fusus (21), D. brightwellii (10)	10	64	9	34
	5	C. fusus (26), D. norvegica (25)	9	71	16	26
	10	D. brightwellii (32), P. depressum (12)	8	41	28	55
МФ-1	0	Coscinodiscus sp. (20), S. cf. subsalsum (17), D. norvegica (16)	10	19	3	71
МФ-2	0	A. islandica (23), S. cf. subsalsum (17)	15	3	0	75
МФ-3	0	A. italica (33), A. islandica (26)	27	0	0	90
МФ-4	0	A. italica (34), A. islandica (14)	44	0	0	83

Таблица 2. Окончание

№ стан-	Глуби-	D	В	В, %		
ции	на, м Водоросли		D	D	Dh	Вас
		Бассейн		L. L	Ц	
4928	0	D. brightwellii (90)	171	9	3	91
	10	D. brightwellii (94)	44	1	0	99
	20	D. brightwellii (75)	5	8	0	92
	50	P. bipes (50), Dinophysis sp. (19), P. sulcata (11)	2	70	51	30
4930	0	D. brightwellii (56), C. fusus (15), D. norvegica (12)	32	44	11	58
	8	D. brightwellii (51), C. fusus (19), D. norvegica (11)	27	46	10	54
	25	P. compressum (32), D. brightwellii (18), P. brevipes (13)	0.5	62	24	37
4932	0	G. spinifera (40), G. digitalis (17)	20	81	10	19
	10	G. spinifera (26), D. brightwellii (21)	12	72	5	28
	20	D. brightwellii (42), P. compressum (26), P. sulcata (10)	2	35	6	65
4933	0	C. fusus (32), D. norvegica (29)	17	89	19	10
	15	D. norvegica (29), C. fusus (27), P. pellucidum (16)	14	89	24	10
	50	P. pellucidum (45), P. brevipes (19), P. compressum (18), D. norvegica (10)	1	94	65	6
4934	0	C. fusus (34), D. norvegica (24), P. pellucidum (11)	18	85	22	13
	15	C. fusus (30), D. norvegica (19), P. depressum (16)	10	84	29	15
	25	D. brightwellii (58), P. sulcata (14), T. nitzschioides (13)	2	3	3	96
	55	D. brightwellii (54), P. sulcata (12)	2	16	2	84
4935	0	C. fusus (33), D. norvegica (27)	24	94	19	5
	15	C. fusus (34), D. norvegica (26)	16	91	21	8
	45	P. compressum (33), P. brevipes (27), D. norvegica (18), T. nitzschioides (10), Thalassiosira spp. (10)	0.3	78	27	20
4939	0	C. fusus (34), D. norvegica (19)	22	84	14	15
	10	T. nitzschioides (18), P. pellucidum (16), P. pallidum (14), P. brevipes (13)	2	59	49	40
	45	D. brightwellii (33), P. compressum (23), D. norvegica (19)	2	50	7	50
4940	0	C. fusus (18), D. brightwellii (11), D. norvegica (10)	7	59	24	39
	10	D. brightwellii (90)	66	5	2	95
	25	D. brightwellii (89)	71	6	3	93
П-1	0	D. brightwellii (63), C. fusus (13), D. norvegica (11)	77	35	9	64
П-2	0	D. brightwellii (45), G. spinifera (17)	40	43	10	56

^{*} Полные названия водорослей приведены в тексте.

P. depressum, P. pellucidum, P. pallidum, Prorocentrum compressum, Gonyaulax spinifera, G. digitalis.

В поверхностном слое основной вклад в суммарную биомассу на большинстве станций давали динофлагелляты. Их вклад достигал 94% (станции 4935, 4938). Гетеротрофные динофлагелляты давали вклад в В, не превышающий 33% (ст. 4938). Диатомеи преобладали на станциях 4928, 4930, 4942, 4944, П-1, П-2 и в водах Двинского течения на станциях $M\Phi$ -1 $-M\Phi$ -4. Вклад диатомей в B достигал 91% (ст. 4928). Для совокупности станций, на которых в поверхностном слое доминировали диатомеи, выявлена обратная зависимость между B и концентрацией кремния ($r_{xy} = -0.87, n = 4$). В районах доминирования динофлагеллят отмечена высокая концентрация спор D. brightwellii, в большинстве случаев превышающая численность вегетативных клеток. В поверхностном слое количество спор D. brightwellii достигало 1.2 тыс. спор/м³ (ст. 4940). На большинстве станций количество спор увеличивалось с глубиной. Так, на ст. 4940 на глубине 25 м отмечено 4.9 тыс. $cnop/m^3$.

На большинстве станций вклад динофлагеллят в B снижался с глубиной, и в слоях ниже термоклина доминировали диатомовые водоросли. Исключение составили станции 4928, 4930, 4933, 4937 и 4942, на которых глубже термоклина доминировали динофлагелляты. Наибольший вклад гетеротрофных динофлагеллят в биомассу отмечался на глубине 50 м на ст. 4928 (51%) и ст. 4933 (65%).

По сходству структуры Φ П как поверхностного слоя, так и под 1 м², были выделены группы станций (табл. 3). Только группа SA (поверхностный слой) охватывала станции, расположенные в стоковом течении Северной Двины. В остальные группы вошли станции, не приуроченные к определенному району моря. Так для поверхностного

Таблица 3. Группировка станций по сходству структуры фитопланктона, среднее сходство в группе и характерные для группы виды водорослей

	.,,							
Поверхностный слой								
Группа	CDn	Dt	SA					
Станции	4931, 4933-4940, 4943, 4945		МФ-1-МФ-4					
		Π -1, Π -2, 4941, 4942, 4944						
Сходство	57%	38%	37%					
Характерные виды	C. fusus, D. norvegica	D. brightwellii	S. cf. subsalsum, A. islandica, A. italica					
В столбе воды под 1 м ²								
Группа	CDnP	Dt	CDtDn					
Станции	4931, 4933–4939, 4943, 4945	4929, 4930	4928, 4940–4942, 4944					
Сходство	65%	62%	53%					
Характерные виды	C. fusus, D. norvegica,	D. brightwellii	C. fusus, D. brightwellii, D. norvegica					
	P. pellucidum							

ФП группа CDn включает станции в восточной части Бассейна, большую часть станций Двинского залива и станцию в Онежском заливе. При выделении групп станций со сходной структурой ФП под 1 м^2 , ст. 4932 не вошла ни в одну группу. Отличие структуры ФП на ст. 4932 от выделенных групп составляло 65-82%. В этом районе моря доминировали динофлагелляты *Gonyaulax spinifera* и *G. digitalis*, а обилие водорослей, являвшихся характерными для других групп, было невысокое.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Содержание БЭ в поверхностных водах на исследованной акватории Белого моря в конце августа—начале сентября 2007 г. в целом было ниже среднемноголетних значений для лета [11]. Аналогичные концентрации БЭ были отмечены в Двинском заливе и Бассейне в августе 2004 г. [7], что дает основание рассматривать полученные оценки в качестве характерных для позднелетнего периода. Воды Двинского течения характеризовались значительно более высоким содержанием БЭ (данные 2004 г.), особенно нитритного азота и кремния. Вне стокового течения (за исключением ст. 4940) концентрация кремния и фосфора увеличивалась в слоях ниже термоклина. Аналогичный характер вертикального распределения БЭ отмечался и в августе 2004 г. [7].

Видовое богатство ФП в 2007 г. (209 видов водорослей) было выше такового в августе 2004 г. (80 видов) [7]. Это обусловлено тем, что в 2007 г. исследованная акватория включала Двинское течение, в водах которого отмечено высокое видовое богатство пресноводных водорослей. На акваториях моря вне стокового течения видовой состав ФП был аналогичен наблюдавшемуся в августе 2004 г. и соответствовал составу, характерному для позднелетнего периода сезонного развития ФП Белого моря [6].

Учитывая существенное отличие $\Phi\Pi$ Двинского течения от $\Phi\Pi$ всей остальной исследованной акватории, дальнейшее обсуждение проведено

сначала для морской акватории, а затем для стокового течения.

На акватории моря биомасса ФП в поверхностном слое варьировала в широких пределах, в целом, соответствовавшим таковым в августе 2004 г. [7]. Это дает основание рассматривать полученные оценки обилия ФП как характерные для позднелетнего периода вегетации беломорского ФП. Связи между величиной B в поверхностном слое и содержанием БЭ не выявлено. Только для совокупности станций, на которых доминировали диатомеи, выявлена обратная зависимость между В и концентрацией кремния. Это косвенно свидетельствует о том, что области пониженной концентрации кремния обусловлены потреблением этого элемента диатомеями, а также о том, что в тех районах моря, где доминируют динофлагелляты, развитие диатомей лимитировано другими (не содержанием кремния и фосфора) факторами. В качестве последнего, возможно, выступает концентрация неорганического азота (в наших исследованиях не оценивали содержание нитратного азота). Не следует также исключать также и то, что в конце августа, возможно, заканчивается вегетационный период доминировавшей диатомеи D. brightwellii. Последнее согласуется со значительным количеством спор этой водоросли, особенно в районах доминирования динофлагеллят.

Для вертикального распределения биомассы $\Phi\Pi$ было характерно снижение B в слое над термоклинном. Тогда как концентрация БЭ при этом несколько возрастала, что, по-видимому, обусловлено диффузией БЭ через термоклин. Наблюдаемое вертикальное распределение $\Phi\Pi$ может быть обусловлено недостатком световой энергии на глубинах залегания термоклина. Результаты обогатительных опытов с $\Phi\Pi$ Белого моря, проведенных в конце августа—начале сентября 2007 г., показали, что при освещенности, равной половине от подповерхностной, фотосинтетическая активность $\Phi\Pi$, и в первую очередь доминировавшей диатомеи D. brightwellii, лимитирована недостатком света [1]. Не следует также исключать и возможность более

высокого пресса выедания растительноядным зоопланктоном в слое над термоклином [8, 13].

Другое распределение B по глубине отмечено на ст. 4940, где в отсутствие стратификации биомасса в поверхностном слое была на порядок меньше Bна горизонтах 10 и 25 м. Такое вертикальное распределение ФП может быть обусловлено следующими обстоятельствами. Вертикальное зондирование температуры и солености на этой станции было начато с горизонта 2 м. Возможно, в двухметровом поверхностном слое значения температуры и солености были иными. Такое распределение наблюдалось в 2005 г., когда над перемешанными водами Горла располагался примерно двухметровый слой с характеристиками, идентичными поверхностным водам Бассейна. Возможно, аналогичная ситуация была и в период наших исследований. Поверхностный ФП ст. 4940 входил в одну группу сходства с поверхностным ФП станций 4934 и 4939. Биомасса $\Phi\Pi$ в поверхностном слое на станциях 4934 и 4939, расположенных в ближайших к ст. 4940 стратифицированных водах Бассейна, была невысокой. На ст. 4940 поверхностный ФП отличался от $\Phi\Pi$ нижележащих слоев. В поверхностном слое преобладали динофлагелляты, а на горизонтах 10 и 25 м — диатомея D. brightwellii.

Наибольшая величина интегральной биомассы $\Phi\Pi$ под 1 м² отмечена у выхода из Двинского залива ближе к Зимнему берегу на ст. 4941. Высокая биомасса также отмечена на ст. 4944. Эти станции располагались у фронтальной зоны между водами Двинского течения и водами Двинского залива. Более высокое обилие ФП у границ фронтальных разделов отмечалось и в других морских экосистемах, что как полагают, обусловлено лучшей обеспеченностью водорослей БЭ [24, 25]. В Двинском заливе снабжение фотического слоя БЭ идет за счет динамического подъема вод на западной периферии Двинского течения, а также вследствие компенсационного по отношению к Двинскому течению переноса промежуточных вод в центральной части залива. Монотонное уменьшение глубины залива способствует поступлению этих вод в поверхностный слой.

В западной части Горла в зоне структурного фронта обогащение фотического слоя БЭ обусловлено трансфронтальным переносом приливного происхождения. Циклические приливные течения, направленные поперек фронтального раздела, переносят богатые БЭ промежуточные воды из Бассейна в зону смешения. Там вертикальное перемешивание распределяет БЭ по всему однородному слою, толщина которого по данным наблюдений может достигать 70 м. Когда трансфронтальный механизм переносит эти воды обратно в стратифицированные воды Бассейна, они распространяются в соответствии с их плотностью уже в поверхностном и подповерхностном слоях.

При выходе из Горла у Терского берега на ст. 4940 суммарная биомасса $\Phi\Pi$ под 1 м² была высокой несмотря на то, что в отсутствие стратифи-

кации толщина перемешанного слоя превышала протяженность фотической зоны, и водоросли, по-видимому, были лимитированы недостатком световой энергии. Высокое обилие ФП обусловлено тем, что воды на ст. 4940 представлены водами Горла, а согласно спутниковым данным концентрация хлорофилла в поверхностном слое в Горле была выше, чем на большей части акватории Бассейна [3].

Значительная величина B_t отмечена также на ст. 4928, расположенной в Бассейне на границе с Кандалакшским заливом. Величина B_t определялась высоким обилием водорослей в поверхностном слое, где биомасса ФП была максимальной для всей исследованной акватории. Как уже отмечалось выше, верхний 11-ти метровый слой на ст. 4928 был представлен водами Горла. По мере прохождения изначально богатых БЭ и ФП вод Горла до входа в Кандалакшский залив, в них, повидимому, в отсутствие лимитирования светом шло активное развитие водорослей. Косвенным подтверждением этому предположению служит также отсутствие спор доминировавшей на этой станции диатомеи D. brightwellii, что свидетельствует о продолжающейся активной вегетации этой водоросли.

В поверхностном слое на большей части акватории основной вклад в суммарную биомассу ФП давали динофлагелляты. Доминирование в позднелетний период таких динофитовых водорослей как Dinophysis norvegica, Ceratium fusus и гетеротрофных динофлагеллят рода *Protoperidinium* отмечалось и в другие годы [6, 7]. Тогда как случаи доминирования динофлагеллят Gonyaulax spinifera и G. digitalis для $\Phi\Pi$ Белого моря отмечены впервые. Развитие водорослей Gonyaulax spinifera и G. digitalis было приурочено к акватории Бассейна, находящейся под влиянием перемешанных вод Онежского залива (ст. 4932). На большинстве станций вклад динофлагеллят в суммарную биомассу снижался с глубиной, и в слоях ниже термоклина доминировали диатомовые водоросли. Последнее, по-видимому, обусловлено оседанием диатомей, в первую очередь D. brightwellii, заканчивающего вегетацию в поверхностных слоях. Ниже фотической зоны (глубина 50 м на станциях 4928 и 4933) доминировали гетеротрофные динофлагелляты.

Доминирование диатомей, и в первую очередь *D. brightwellii*, отмечено в нестратифицированных водах Горла (ст. 4940), в интрузии вод Горла в Бассейне (ст. 4928), в поверхностном горизонте у зоны фронтального раздела между водами Двинского течения и водами Двинского залива (станции 4941, 4944). Есть все основания полагать, что и другие станции, на которых в поверхностных водах доминировали диатомеи, располагались в зонах повышенной динамической активности. Так, акватория, на которой расположены станции 4930 и П-1, соответствует зоне у фронтального раздела между нестратифицированными водами Онежского за-

лива и стратифицированными водами Бассейна [29].

ФП Двинского течения существенно отличался от ФП исследованной акватории моря по видовому составу и структуре. В поверхностном слое при разнонаправленных трендах изменения обилия пресноводных и морских водорослей суммарная биомасса ФП уменьшалась от олигогалинной до полигалинной зоны. Аналогичный характер пространственного распределения биомассы ФП отмечен в Обском эстуарии в Карском море [15] и в ряде эстуариев умеренной зоны [28]. В олигогалинной и мезогалинной зонах эстуариев сезонная динамика и пространственное распределение ФП определяются комплексом факторов, основными из которых являются объем речного стока, интенсивность вертикального перемешивания, световой режим в водном столбе (мутность), состав и обилие собственно речного ФП, горизонтальный обмен с морским бассейном [15, 21]. При низких видовом богатстве и обилии речного $\Phi\Pi$ эти показатели минимальны и у ФП в эстуарии. При сезонных пиках ФП в реке обилие ФП в олигогалинной и мезогалинной зонах эстуариев максимально [23]. Такая динамика, по-видимому, характерна и для эстуария Северной Двины. Так в конце зимнего периода ФП подледного слоя в юго-восточной части Двинского залива (соответствующей исследованному нами району) был представлен лишь единичными клетками исключительно пресноводных диатомовых и зеленых водорослей [18]. В подледном ФП эстуария цианобактерии отмечены не были, тогда как в начале сентября 2007 г. они были представлены довольно разнообразно (23 вида). Это согласуется с тем, что интенсивное развитие цианобактерий в водах Северной Двины наблюдается в августе [2].

Основными факторами, определяющими снижение обилия и видового богатства $\Phi\Pi$ в олигогалинной и мезогалинной зонах эстуариев, является смертность пресноводных форм в результате солевого стресса. При этом чувствительность водорослей к увеличению солености является видоспецифичной [28]. Однако в целом, диапазон солености 5-8 епс является критическим для большинства представителей пресноводной флоры и фауны [17]. Видоспецифичная устойчивость водорослей к солевому стрессу проявлялась и в ФП Двинского течения. Так, зеленые водоросли оказались более чувствительны к повышению солености, чем диатомовые и цианобактерии. При этом у диатомей и цианобактерий наибольшее относительное снижение биомассы наблюдалось как раз в диапазоне критической солености. Многие морские водоросли являются эвригалинными формами, способными выдерживать значительное опреснение [19]. Так, в ФП олигогалинной зоны эстуария р. Кемь Белого моря в конце августа было обнаружено 19 видов водорослей, из которых 14 видов диатомей являлись морскими формами [30]. В олигогалинной зоне Двинского течения морские диатомеи нами не обнаружены. Такое различие в структуре ФП двух беломорских распресняемых районов могут быть обусловлены более высокой концентрацией взвеси в водах Двинского течения [9]. При высокой мутности и, соответственно, выраженном световом лимитировании, росту водорослей и их акклимации к пониженной солености препятствуют высокие траты на дыхание, превосходящие фотосинтез [22].

Подводя итог вышесказанному, подчеркнем следующие важные, на наш взгляд, моменты. Пространственное распределение ФП в позднелетний период характеризуется значительной пространственной неоднородностью. На большей части акватории биомасса $\Phi\Pi$, как в поверхностном слое, так и в столбе воды ниже величин, отмечаемых весной и летом, и основной вклад в биомассу дают динофлагелляты. Однако в зонах повышенной динамической активности доминируют диатомовые водоросли. В перемешанных по вертикали водах Горла и в интрузии вод Горла в Бассейне, по периферии Двинского течения и в вершине Двинского залива биомасса ФП достигает значительных величин, соответствующих таковым в период летнего пика в развитии $\Phi\Pi$ [6].

Авторы благодарят экипаж НИС "Академик Мстислав Келдыш", Е.В. Запару, Ю.А. Гольдина, В.А. Артемьева, В.И. Баранова, А.О. Коржа за помощь в экспедиции.

Работа выполнена при финансовой поддержке Президиума РАН (Программа № 20 фундаментальных исследований), грантов поддержки ведущих научных школ (№ НШ-361.2008.5 и № НШ-3714.2010.5), РФФИ (грант № 08-04-00932), а также в рамках реализации ФЦП "Кадры" (мероприятие 1.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 1. Белевич Т.А. Продукционные характеристики фитопланктона Белого моря в зависимости от источника азота // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов европейского севера. Мат. XXVIII Межд. конф. 5—8 октября 2009 г., Петрозаводск. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 2009. С. 75—80.
- 2. *Брызгало В.А., Иванов В.В., Нечаева С.А.* Экологическое состояние низовья и устья р. Северная Двина и его изменения в условиях антропогенных воздействий // Проблемы Арктики и Антарктики. Вып. 73. СПб.: Гидрометеоиздат, 2002. С. 135—152.
- 3. Буренков В.И., Гольдин Ю.А. Отчет отряда гидрооптики // Отчет о работах экспедиции в 53-м рейсе НИС "Академик Мстислав Келдыш" в Белом море, 26 августа—3 сентября 2007 г. М.: ИО РАН, 2007. С. 168—181.
- 4. Долотов Ю.С., Коваленко В.Н., Лифшиц В.Х. и др. О динамике вод и взвеси в эстуарии р. Кереть (Карельское побережье Белого моря) // Океанология. 2002. Т. 42. № 5. С. 765—774.
- 5. Долотов Ю.С., Филатов Н.Н., Шевченко В.П. и др. Мониторинг приливо-отливных обстановок в эс-

- туариях карельского побережья Белого моря // Водные ресурсы. 2005. Т. 32. № 6. С. 670–688.
- 6. *Ильяш Л.В., Житина Л.С., Федоров В.Д.* Фитопланктон Белого моря. М.: Янус-К, 2003. 168 с.
- 7. *Ильяш Л.В., Радченко И.Г., Кузнецов Л.Л. и др.* Пространственная вариабельность состава, обилия и продукции фитопланктона Белого моря в конце лета // Океанология. 2011. Т. 51. № 1. С. 24 –32.
- Кособокова К.Н., Перцова Н.М. Биология арктической копеподы Calanus glacialis в Белом море // Биологический мониторинг прибрежных вод Белого моря. М.: ИОАН, 1990. С. 57–71.
- 9. *Кравчишина М.Д.* Взвешенное вещество Белого моря и его гранулометрический состав. М.: Научный мир, 2009. 264 с.
- Лисицын А.П., Шевченко В.П., Немировская И.А. и др. Развитие четырехмерной океанологии и создание фундаментальных основ комплексного мониторинга морских экосистем (на примере Белого моря) // Физические, геологические и биологические исследования океанов и морей / Отв. ред. Шаповалов. С.М. М.: Научный мир, 2010. С. 559—597.
- 11. *Максимова М.П.* Гидрохимия Белого моря // Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Т. II. Белое море. Вып. 2 / Под ред. Затучной Б.М., Гершановича Д.Е. Л.: Гидрометеоиздат, 1991. С. 8—152.
- Пантюлин А.Н. Гидрологические и экологические особенности Белого моря // География, общество и окружающая среда. Т. б. Динамика и взаимодействие атмосферы и гидросферы. М: Изд-во Городец, 2004. С. 265—281.
- 13. *Перцова Н.М.* Распределение и жизненный цикл *Metridia longa* Lubbock в Белом море // Тр. Беломорской биол. станции МГУ. Т. 4. М.: Изд-во МГУ, 1974. С. 14—31.
- 14. Руководство по химическому анализу морских и пресных вод при экологическом мониторинге рыбохозяйственных водоемов и перспективных для промысла районов Мирового океана. М.: Изд-во ВНИРО, 2003. 202 с.
- 15. *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.
- 16. Филатов Н.Н., Толстиков А.В., Здоровеннов Р.Э. Закономерности изменчивости гидрофизических процессов по данным натурных изменений // Белое море и его водосбор под влиянием климатических и антропогенных факторов / Под ред. Филатова Н.Н., Тержевика А.Ю. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 2007. С. 118—185.

- 17. *Хлебович В.В.* Критическая соленость биологических процессов. Л.: Наука, 1974. 235 с.
- 18. Шевченко В.П., Филиппов А.С., Богунов А.Ю. и др. Геохимические исследования взвеси в маргинальном фильтре реки Северная Двина в конце зимнего периода // Вестник АГТУ. 2007. № 70. С. 164—176.
- 19. *Brand L.E.* The salinity tolerance of forty-six marine phytoplankton isolates // Estuar. Coast. Shelf Sci. 1984. V. 18. P. 543–556.
- 20. *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.
- 21. *Cloern J.E., Andrea E.A., Cole E.C. et al.* River discharge controls phytoplankton dynamics in the northern San Francisco Bay estuary // Estuar. Coastal Shelf Sci. 1983. V. 16. P. 415–429.
- Cole J.J., Caraco N.F., Peierls B.L. Can phytoplankton maintain a positive carbon balance in a turbid, freshwater, tidal estuary? // Limnol. Oceanogr. 1992. V. 37. P. 1608–1617.
- 23. *Filardo M.J.*, *Dunstan W.M*. Hydrodynamic control of phytoplankton in low salinity waters of the James River estuary, Virginia, U.S.A. // Estuar. Coastal Shelf Sci. 1985. V. 21. P. 653–667.
- 24. 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. 2002. V. 49. P. 6069–6093.
- 25. Flint M.V., Sukhanova I.N. The influence of the coastal fronts around the Pribilof Islands (Bering Sea) on the distribution and dynamics of phytoplankton // Oceanology. 2003. V. 42. Suppl. Issue 1. P. S63—S78.
- 26. *Hillebrand H., Dürselen C.-D., Kirschtel D. et al.* Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae // J. Phycol. 1999. V. 5. P. 403–424.
- 27. *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.
- 28. *Muylaert K.*, *Sabbe K*. Spring phytoplankton assemblages in and around the maximum turbidity zone of the estuaries of the Elbe (Germany), the Schelde (Belgium / The Netherlands) and the Gironde (France) // J. Mar. Syst. 1999. V. 22. P. 133–149.
- 29. *Pantyulin A.N.* Hydrological system of the White Sea // Oceanology. Suppl. 1. 2003. V. 43. P. S1–S14.
- 30. Shevchenko V.P., Dolotov Y.S., Filatov N.N. et al. Biogeochemistry of the Kem' River estuary, White Sea (Russia) // Hydrology and Earth System Sciences. 2005. V. 9. P. 57–66.

Spatial Distribution of Late Summer Phytoplankton of the White Sea in Relationships with Stucture and Dynamics of Waters

L. V. Ilyash, I. G. Radchenko, V. P. Shevchenko, A. P. Lisitzin, V. T. Paka, V. I. Burenkov, A. N. Novigatsky, A. L. Tchultsova, A. N. Pantyulin

The species composition and biomass of phytoplankton, hydrophysical and hydrochemical characteristics of water were determined in the White Sea at 24 stations from 26 August to 3 September 2007. Nutrient concentrations were lower than mean long-term summer values. Integrated biomass of phytoplankton (B_t) varied from 87 to 1914 mg C/m². Over the greater part of the investigated area B_t was low, and dinoflagellates dominated. At the zones of heightened dynamic activity, such as vertical mixed waters of Gorlo, the intrusions of Gorlo's water in Basin, at the boundary of Dvina current, B_t reached the high values, and diatoms dominated.