

Структура фитопланктона Белого моря после летнего цветения: пространственная неоднородность в зависимости от гидрофизических условий

Л. С. ЖИТИНА¹, Л. В. ИЛЬЯШ¹, Т. А. БЕЛЕВИЧ¹, А. А. КЛЮВИТКИН², М. Д. КРАВЧИШИНА²,
А. В. ТОЛСТИКОВ³, А. Л. ЧУЛЬЦОВА⁴

¹Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
119991, Москва, Ленинские горы, ГСП-1
E-mail: 3438083@list.ru, lgitina@mail.ru

²Институт океанологии им. П. П. Ширшова РАН
117997, Москва, Нахимовский просп., 36

³Институт водных проблем Севера Карельского НЦ РАН
185030, Петрозаводск, просп. Александра Невского, 50

⁴Северо-Западное отделение Института океанологии им. П. П. Ширшова РАН
163061, Архангельск, наб. Сев. Двины, 112

Статья поступила 01.03.16

Принята к печати 11.04.16

АННОТАЦИЯ

Видовой состав и биомасса фитопланктона, концентрация хлорофилла *a* и биогенных элементов, а также сопутствующие гидрофизические условия исследованы в южной части Белого моря с 10 по 15 июля 2012 г. в период снижения концентрации хлорофилла *a* после летнего пика. Степень стратификации водного столба варьировала, концентрация растворенного кремния в верхнем перемешиваемом слое соответствовала диапазону лимитирования развития диатомовых водорослей, за исключением акватории интенсивного приливного перемешивания и районов, подверженных влиянию стокового течения Северной Двины. В поверхностном слое по биомассе доминировали динофлагелляты, за исключением акватории интенсивного приливного перемешивания, где преобладали диатомеи. Диатомеи давали основной вклад в биомассу на разных станциях над, в и под пикноклином, а также на глубинных горизонтах вне фотической зоны. По сходству структуры фитопланктона выявлено три сообщества, приуроченных к разным глубинам: сообщества фотической зоны, промежуточных и глубинных слоев. Протяженность слоев, занимаемых тем или иным сообществом, зависела от устойчивости водного столба и генезиса водной массы. Интегральные значения биомассы фитопланктона и хлорофилла *a* изменялись в пределах 250–1188 мг С/м² и 22–51 мг/м² соответственно.

Ключевые слова: фитопланктон, Белое море, пространственное распределение, структура фитопланктона.

Фитопланктон как звено первичных продуцентов играет ключевую роль в функционировании морских экосистем и создает око-

ло половины первичной продукции на планете [Field et al., 1998]. Структура фитопланктона в значительной степени определяет по-

ток вещества и энергии по трофическим цепям [Wassmann et al., 2011; Tremblay et al., 2012], а также влияет на биогеохимические циклы биогенных элементов [Spilling, Lindström, 2008]. Для фитопланктона умеренных и полярных вод присуща выраженная пространственно-временная изменчивость структуры и обилия, которая определяется физическими, химическими и биологическими факторами, а также их взаимодействием. В частности, на обеспеченность фитопланктона ресурсами (свет, биогенные элементы) влияет структура и динамика вод [Ferland et al., 2011; Moran et al., 2012]. Гидрологическому режиму каждого водоема присущи свои характерные черты, что обуславливает специфичность основных механизмов формирования пространственной неоднородности фитопланктона в каждом море.

Белое море – небольшой (площадь около 90 тыс. км², объем 6 тыс. км³) субарктический полузамкнутый водоем, имеющий выход в Баренцево море. Северная и южная части моря соединены мелководным проливом (Горлом). Его южная часть состоит из центрального района (Бассейна) и трех глубоко вдающихся в сушу заливов (Двинского, Онежского и Кандалакшского). Гидрологический режим этой части моря определяется поступлением вод из северной части (питающее течение) и выходом вод (стоковое течение) через Горло, мощным речным стоком, циркуляциями разного знака вращения, положение которых изменяется в зависимости от сезонной интенсивности стока рек и динамического воздействия атмосферы [Пантюлин, 2012]. Особенность термохалинной структуры вод Белого моря – наличие квазиоднородного (в результате интенсивного приливного перемешивания) и стратифицированного типов вертикального распределения температуры и солености. Воды с квазиоднородным вертикальным распределением термохалинных характеристик приурочены к Горлу и Онежскому заливу, стратифицированные воды – к Бассейну, Двинскому и Кандалакшскому заливам. Между водами с разной структурой располагаются фронтальные зоны, самая выраженная из которых находится между Горлом и Бассейном [Пантюлин, 2012].

Сезонной динамике фитопланктона (ФП) в южной части Белого моря присущи нали-

чие двух пиков обилия – весеннего (апрель – май) и летнего (конец июня – июль) – с доминированием диатомовых водорослей [Ильяш и др., 2012]. Формирование пиков диатомей ведет к истощению биогенных элементов в верхнем перемешиваемом слое. Из-за дефицита минеральных ресурсов диатомеи начинают оседать из фотической зоны, и лидирующее положение в сообществе занимают динофлагелляты. Однако под действием гидродинамических процессов, связанных с фронтальными зонами, приливным перемешиванием, циклоническими круговоротами и др., может происходить локальное обогащение верхнего перемешиваемого слоя биогенными элементами [Ильяш и др., 2011]. В локальных зонах поступления биогенных элементов можно ожидать продолжения развития диатомовых водорослей. Предыдущие исследования, проведенные в Белом море до и во время летнего цветения планктонных водорослей [Ильяш и др., 2014, 2015], выявили выраженную неоднородность пространственного распределения фитопланктона, обусловленную различиями в структурных и динамических характеристиках вод. Подобные данные для периода окончания цветения (снижения биомассы планктонных водорослей) до настоящего времени для Белого моря отсутствовали.

Цель настоящей работы – исследование влияния гидрофизических условий на пространственное распределение видового состава и биомассы ФП Белого моря во второй декаде июля 2012 г., когда началось снижение биомассы фитопланктона после пика его обилия. В задачи входило исследование структуры фитопланктона, оценка гидрофизических параметров и концентрации биогенных элементов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили пробы, отобранные на акватории Белого моря на девяти станциях (рис. 1) с 10 по 15 июля 2012 г. в ходе рейса НИС “Эколог” [Клювиткин и др., 2013].

Для анализа пространственных распределений биооптических характеристик поверхностного слоя моря использовали данные спутникового сканера цвета MODIS-Aqua

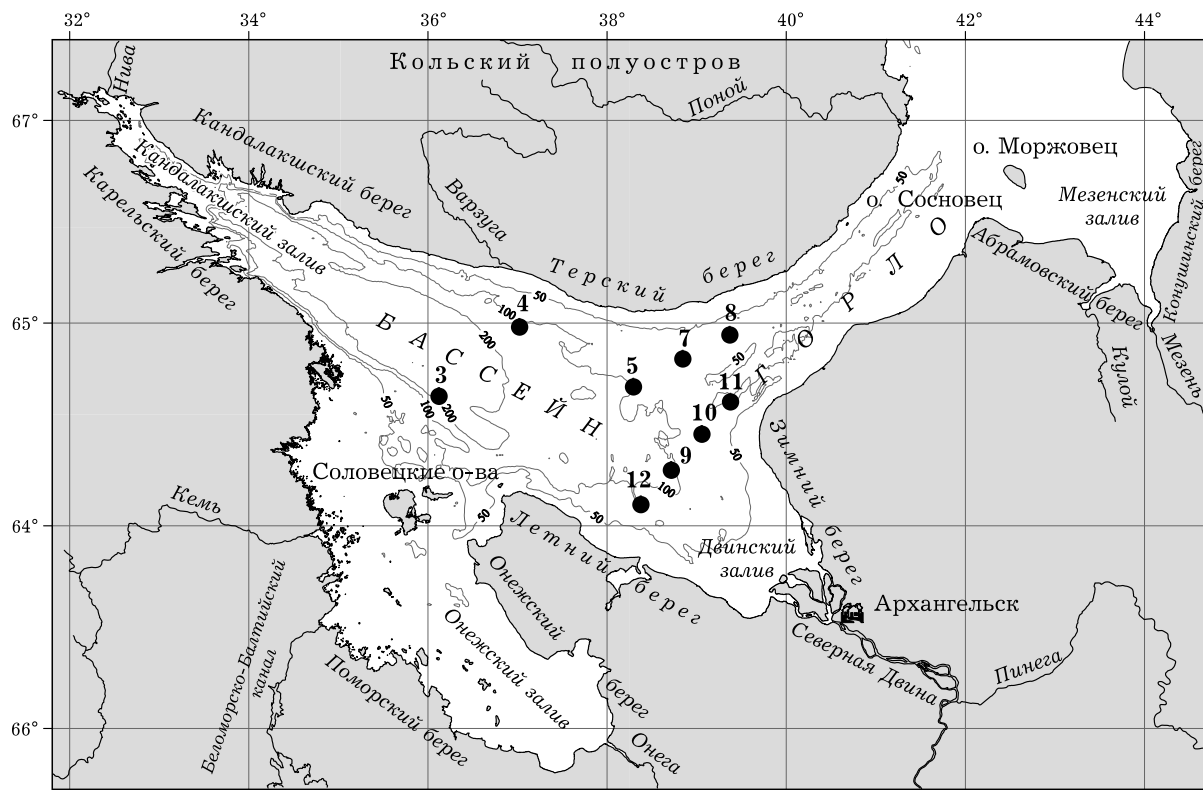


Рис. 1. Расположение станций с отбором проб фитопланктона в южной части Белого моря

(<http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/>). Карты распределения концентрации хлорофилла с пространственным осреднением 2×2 км построены на основе расчетных данных с использованием регионального алгоритма, разработанного в Лаборатории оптики океана ИО РАН (<http://optics.ocean.ru>). Согласно спутниковым данным, концентрация хлорофилла *a* в оптически прозрачном слое по акватории моря оказалась ниже, чем в предшествующий рейсу пятисуточный период (6–10 июля), т. е. исследования проводили в период снижения концентрации хлорофилла, которое особенно выражено в центральных районах Бассейна, Двинского залива и Горла.

На комплексных судовых станциях мультипараметрическим зондом CTD90M (Sea & Sun) проводили вертикальное зондирование для измерения интенсивности флуоресценции хлорофилла, температуры (*T*), солености (*S*) и плотности (δ). Степень стратификации водного столба оценивали двумя индексами: по градиенту плотности между глубинами 20 и 1 м ($\Delta\delta$) [Мамаев, 1987] и по частоте Брента – Ваясяля (N^2) [Tritton, 1988]. Глубина 20 м

выбрана с учетом того, что на всех станциях пикноклин находился выше этого горизонта. Между индексами $\Delta\delta$ и N^2 выявлена значимая линейная корреляция ($r^2 = 0,99$, $p < 0,0001$), поэтому при дальнейшем анализе использовали только индекс $\Delta\delta$.

Коэффициент поглощения фотосинтетически активной радиации (ФАР) K_d рассчитывали по глубине исчезновения белого диска, согласно Н. Н. Poole и W. R. G. Atkins [1929], границей фотической зоны принимали глубину с 1 % ФАР.

На каждой станции пробы воды отбирали с нескольких горизонтов (см. таблицу) с помощью комплекса Розетта с шестью 30-литровыми батометрами Нискина. Определение концентрации растворенных минеральных форм фосфора и кремния проводили согласно известным методам [Руководство..., 2003], концентрации хлорофилла *a* – флуорометрическим методом [Arar, Collins, 1997] с помощью флуорометра Trilogy 1.1 (Turner Designs, США). Калибровка прибора выполнена при помощи стандарта – порошка хл *a* (С6144–1MG “Sigma”, Австрия), в растворе которо-

Характеристики проб воды

Номер станции	Глубина, м	Горизонты отбора проб, м	ВПС, м	ФС, м	T, °C	Фосфор, мкг/атг/л	Кремний, мкг/атг/л	V _{ВПС} , мг С/м ³	V _{диатт} , мг С/м ³	хл _{ВПС} ^a , мг/м ³
3	225	0; 5; 17,5; 28; 60; 120	11,6	16	13,8	0,10	2,90	26,3	10,0	1,08
4	119	0; 9; 20; 45; 90; 115	9,4	16	10,5	0,22	2,75	67,3	40,3	2,04
5	114	0; 5; 10; 22; 27; 96; 110	11,4	11	13,8	0,02	2,14	14,9	2,5	0,88
7	75	0; 5; 10; 65; 72	4,6	16	12,2	0,11	2,35	39,3	16,3	1,72
8	76	0; 3; 10; 73	3,5	16	6,6	0,30	8,86	38,6	18,0	2,36
9	113	0; 5; 25; 60; 114	12,8	16	13,3	0,10	3,87	12,9	2,5	1,20
10	81	0; 5; 30; 55; 75	4	11	12,6	0,08	7,62	16,3	6,0	2,31
11	44	0; 5; 35; 42	3	11	11,6	0,23	8,83	23,1	7,8	2,20
12	93	0; 7; 25; 90	8	26	13,2	0,15	1,90	12,4	4,0	1,41

Примечание. ВПС – глубина верхнего перемешиваемого слоя; ФС – глубина фотического слоя; T – температура на глубине 1 м; V_{ВПС} – суммарная биомасса фитопланктона; V_{диатт} – биомасса диатомовых водорослей и хл_{ВПС} – концентрация хлорофилла a в верхнем перемешиваемом слое.

го начальная концентрация пигмента определена спектрофотометрически.

Для исследования фитопланктона пробы воды (объемом 1 л) концентрировали методом обратной фильтрации (диаметр пор 2 мкм) и фиксировали раствором Люголя. Идентификацию и количественный учет водорослей проводили под световым микроскопом при увеличении ×200 или ×400 в камере типа Ножотта (объем 0,05 мл), просчитывая 3–5 камер. Идентификацию проводили до возможного наиболее низкого таксономического ранга, используя современные определители морского фитопланктона [Tomas, 1997; Thronsdon et al., 2007; Hoppenrath et al., 2009]. Для уточнения видовой идентификации диатомовых водорослей готовили постоянные препараты [Диатомовые водоросли, 1974]. Для расчета биомассы объема клеток определяли методом геометрического подобия [Hillebrand et al., 1999] с последующим переводом в единицы углерода по аллометрическим зависимостям [Menden-Deuer, Lessard, 2000]. Отнесение водорослей к фотоавтотрофам, миксотрофам или гетеротрофам проводили на основе литературных данных [Jeong et al., 2010; Hansen, 2011].

Анализ полученных данных проводили с помощью программ PRIMER Version 6 [Clarke, Gorley, 2006] и PAST v.3 [Hammer et al., 2001]. Сходство между пробами рассчитывали на основе индекса Брея – Кёртиса, используя значения относительной биомассы популяций водорослей в каждой пробе. На основании полученных матриц сходства проводили ординацию проб методом многомерного шкалирования (MDS). Ординация выполнялась для данных, трансформированных путем извлечения квадратного корня из величин относительной биомассы популяций водорослей для уменьшения влияния на оценки сходства биомассы доминирующих популяций. Достоверность различий групп проб по структуре сообществ фитопланктона оценивали методом ANOSIM. Оценку вклада отдельных видов в сходство внутри группы проб и различий между группами проб проводили с помощью процедуры SIMPER. Для оценки зависимости между параметрами рассчитывали коэффициент корреляции Спирмена (R_s).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Гидрофизические условия и концентрация биогенных элементов. Во второй декаде июля 2012 г. на всей исследованной акватории, включая южную часть Горла, воды оказались стратифицированы, соленость поверхностного слоя, стабильность водного столба (рис. 2) и глубина верхнего перемешиваемого слоя (ВПС) варьировали, глубина фотического слоя превышала глубину ВПС (см. таблицу). Слабо стратифицированные воды отмечены в Двинском заливе ближе к Летнему берегу на ст. 12. На этой станции практически весь столб воды составляли воды, поступившие из перемешиваемой приливной энергией акватории Онежского залива и прилегающих вод Бассейна с соленостью более 27 епс, но уже с прогретым до 13,2 °С верхним восьмиметровым слоем. Наиболее выраженная стратификация отмечена на ст. 10 и 11, где поверхностный слой распределялся стоковым течением Северной Двины. Однако соленость оказалась относительно высокой (~24 епс) из-за малого стока речных вод в период летней межени.

Станция 7 хотя и располагалась в Горле, однако вертикальная термохалинная структура вод на ней оказалась сходной с таковой на ст. 5 в Бассейне. На ст. 8 вертикальная структура водного столба уже соответствовала типично горловскому характеру – практически весь столб воды был перемешан, соленость составляла 28,44 епс. Только слой 0–3,5 м представлялся поверхностными водами Бассейна ($S = 25,17$ епс), поступившими, по-

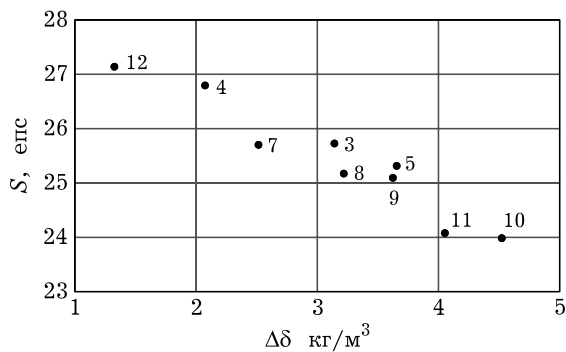


Рис. 2. Соленость (S) на глубине 1 м при разной стабильности водного столба ($\Delta\delta$) на станциях в южной части Белого моря. Цифрами обозначены номера станций

видимому, в результате трансфронтального переноса или ветрового нагона. Различающаяся вертикальная термохалинная структура вод на ст. 7 и 8 дает основание считать, что структурный фронт, разделяющий стратифицированные воды Бассейна и перемешанные воды Горла, располагался между этими станциями, и ст. 7 находилась непосредственно во фронтальной зоне. Также обращает на себя внимание более низкая соленость вод Горла на глубинах ниже 55 м (28,10–28,44 епс) по сравнению с таковой вод Бассейна и Двинского залива на аналогичных глубинах (до 29,35 епс).

Среди станций Бассейна наименьшей стабильностью характеризовались воды у Терского берега (ст. 4). На этой станции верхний девятиметровый слой представлял собой интрузию вод Горла с более высокой соленостью (26,79 епс) и более низкой температурой (10,49 °С), чем на других станциях Бассейна.

На всей исследованной акватории соленость на горизонтах ниже 20 м с глубиной изменялась незначительно, и составляла на разных станциях 27,5 (ст. 7, 12) – 29,35 епс (ст. 3).

Средние величины концентрации растворенных неорганического фосфора и кремния в ВПС (см. таблицу) оказались ниже средне-многолетних значений для летнего периода [Максимова, 1991]. В Бассейне (ст. 3–5), на акватории Горла с вертикальной термохалинной структурой вод, характерной для Бассейна (ст. 7), и в адвекции вод Онежского залива в западной части Двинского залива (ст. 12) концентрация кремния соответствовала диапазону лимитирования развития диатомовых водорослей (1–3 мкг-ат/л) [Martin-Jézéquel et al., 2000; Allen et al., 2005]. В водах Двинского залива, подверженных влиянию стокового течения Северной Двины (ст. 10 и 11), и в Горле на ст. 8 с интенсивным приливным перемешиванием концентрация кремния оказалась относительно высокой. С глубиной концентрация фосфора и кремния увеличивалась, достигая в придонных слоях 0,44–0,80 мкг-ат P–PO₄/л и 12,34–18,38 мкг-ат Si/л.

Состав фитопланктона. ФП представлялся 105 таксонами эукариотических водорослей. Наибольшим видовым богатством характеризовались динофитовые (52 таксона) и диатомовые водоросли (42 таксона). Также

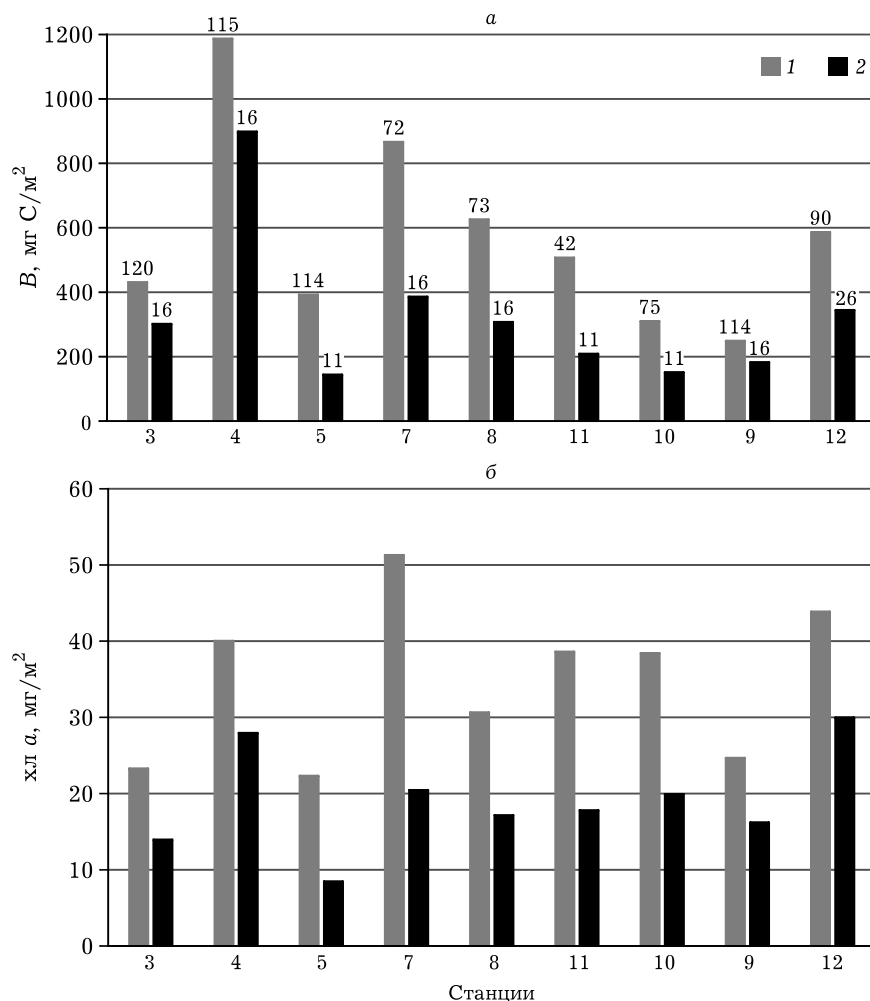


Рис. 4. Интегральные значения биомассы фитопланктона (а) и хлорофилла а (б) в столбе воды (1) и в фотическом слое (2). Цифры над столбиками – глубина интегрирования (м)

0–21 %. Фотоавтотрофы и миксотрофы (последние представлены преимущественно динофлагеллятами) давали основной вклад в биомассу ФП. Только на глубине более 100 м на ст. 3–5 и на 60 м на ст. 3 и 9 вклад гетеротрофов (55–74 %) превышал таковой фотосинтезирующих форм.

Интегральная биомасса фитопланктона. Интегральная в столбе воды под 1 м² биомасса ФП ($B_{\text{инт}}$) варьировала от 250 мг С/м² (ст. 9) до 1188 мг С/м² (ст. 4) (среднее значение 573 мг С/м², CV = 51 %) (рис. 4, а). Интегральное содержание хлорофилла а изменялось от 22 до 51 мг/м² (среднее значение 35 мг/м², CV = 29 %) (см. рис. 4, б).

В фотическом слое сосредоточивалось от 37 (ст. 5) до 76 % (ст. 4) биомассы водорослей и 38 (ст. 5) – 76 % (ст. 4) хлорофилла а. Из-за смены доминирующей таксономической

группы по горизонтам преобладание той иной группы по вкладу в $B_{\text{инт}}$ оказалось не столь выражено, как на отдельных горизонтах. Так, диатомей давали наибольший вклад в $B_{\text{инт}}$ на станциях 4 (62 %), 7 (53 %) и 11 (46 %). На остальной исследованной акватории вклад динофлагеллят превышал таковой диатомей, составляя 48–62 % от $B_{\text{инт}}$. Для фотического слоя выявлена отрицательная корреляция между стабильностью водного столба и величинами суммарной биомассы фитопланктона ($R_s = -0,85$; $p = 0,006$), биомассы диатомей ($R_s = -0,69$; $p = 0,045$) и динофлагеллят ($R_s = -0,95$; $p = 0,0003$). Величины биомассы диатомей и динофлагеллят коррелировали ($R_s = 0,80$; $p = 0,01$).

Сопоставление интегральной биомассы отдельных таксономических групп во всем столбе воды и в фотическом слое показыва-

ет, что только на ст. 3, 4 и 9 большая часть диатомей находилась в световых условиях, поддерживающих фотосинтез. Обращает на себя внимание ст. 5. При большей стабильности водного столба на ст. 5 по сравнению с другими станциями Бассейна (ст. 3 и 4) значительная часть диатомей (79 %) отмечена вне фотического слоя. Следует отметить, что между величинами доли диатомей и динофлагеллят, сосредоточенных в фотическом слое, выявлена достоверная корреляция ($R_s = 0,91$; $p = 0,002$).

Структура фитопланктона. Анализ структуры ФП, проведенный на основе индекса сходства Брея – Кертиса, выявил три группы проб ФП – I, II и III (рис. 5). Группа I представлена ФП с горизонтов в пределах фотического слоя всех станций. Сходство ФП в этой группе – 57 %, наибольший вклад в сходство давала диатомея *Thalassiosira nordenskiöldii*. Группа II объединила ФП с горизонтов ниже фотической зоны. В Бассейне включала ФП в слое 17,5–27 м, а в Горле и Двинском заливе – в слое 25–114 м. Сходство ФП в группе II составило 51 %, наибольший вклад в сходство давала *T. nor-*

denskiöldii. Различие между группами I и II составляло 55 %. Видами, дававшими основной вклад в различие, оказались диатомеи *Coscinodiscus radiatus* и *T. nordenskiöldii*. Группу III составил ФП только на станциях Бассейна с горизонтов ниже 27 м. Сходство ФП в этой группе – 47 %, наибольший вклад в сходство (36 %) давала динофлагеллята *Gymnodinium* sp. Различие между группами III и I составило 70 %, а между III и II – 65 %. Основной вклад в различие вносили *Gymnodinium* sp. и *T. nordenskiöldii*. Пробы ФП с горизонтов 60 м ст. 9 (по биомассе преобладали цисты динофлагеллят, 44 %) и 55 м ст. 10 (преобладал *Protoperidinium* sp., 46 %) не вошли ни в одну из групп. Оценка методом ANOSIM показала, что представленное выше разделение проб ФП на группы неслучайно и статистически достоверно, что дает основание рассматривать группы как сообщества ФП с различающейся структурой.

ОБСУЖДЕНИЕ

Исследование ФП во второй декаде июля 2012 г. проведено в период снижения концентрации хлорофилла в поверхностном слое. Средние величины концентрации хлорофилла *a* и биомассы фитопланктона в поверхностном слое составляли $1,71 \pm 0,82$ мг/м³ и $27,1 \pm 17,1$ мг С/м³ соответственно. Согласно спутниковым данным концентрация хлорофилла *a* по акватории моря оказалась ниже, чем в предшествующий рейсу пятисуточный период (6–10 июля). Снижение концентрации хлорофилла *a* являлось особенно выраженным в центральных районах Бассейна, Двинского залива и Горла. Сопоставление карт распределения среднемесячной концентрации хлорофилла *a* в июне и июле 2012 г., представленных в электронном атласе (<http://optics.ocean.ru>), также свидетельствует о более низкой концентрации фотосинтетических пигментов в этих районах моря в июле по сравнению с июнем. Полученные оценки обилия ФП во второй декаде июля 2012 г. существенно ниже величин суммарной биомассы ФП, биомассы фототрофного ФП и хлорофилла *a* во время летнего пика ФП в конце июня 2008 г. [Кравчишина и др., 2013; Ильяш и др., 2014], когда средняя величина биомассы ФП в поверхностном слое Двинского

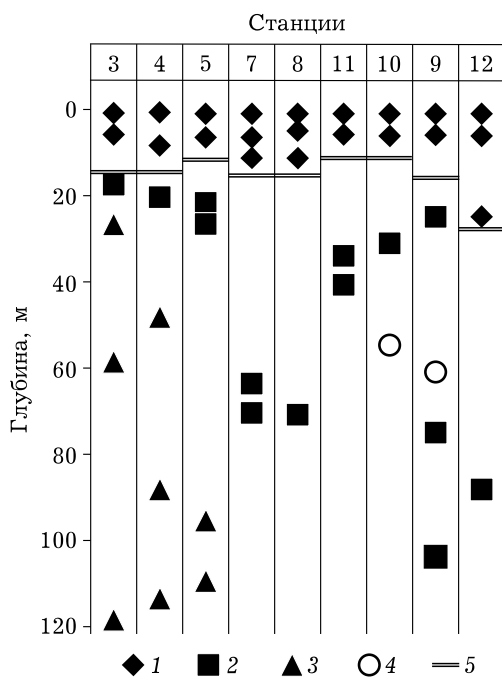


Рис. 5. Сообщества фитопланктона с различающейся структурой. Сообщество I (1), II (2), III (3); не вошедший ни в одно сообщество фитопланктон (4); нижняя граница фотической зоны (5)

залива составляла 233 ± 175 мг С/м³, а концентрации хлорофилла *a* – $4,2 \pm 2,67$ мг/м³.

Учитывая низкую концентрацию растворенного кремния в поверхностных водах Бассейна и Двинского залива, можно с уверенностью заключить, что предшествующее цветение ФП формировалось диатомовыми водорослями, интенсивное развитие которых привело к изъятию этого биогенного элемента до концентрации ниже порога лимитирования развития диатомовых водорослей. Соответственно, в отсутствие достаточного количества кремния, необходимого для диатомей, началось их оседание в нижележащие слои, и в ФП поверхностного слоя лидирующее положение заняли динофлагелляты. Исключение составила ст. 8, расположенная в Горле, где в поверхностном слое преобладали диатомовые водоросли. Для вод Горла характерно интенсивное приливное перемешивание [Пантюлин, 2012], обогащающее поверхностные слои биогенными элементами – именно на ст. 8 отмечена самая высокая концентрация растворенных кремния и фосфора. Постоянный подток кремния и других биогенных элементов способствует поддержанию жизнедеятельности диатомей.

Диатомей давали наибольший вклад в биомассу в слоях над пикноклином (ст. 4, 7), в пикноклине (ст. 3), под пикноклином (ст. 5, 7) и на глубинных горизонтах (вне фотической зоны) акваторий Двинского залива и Горла. Это свидетельствует о том, что оседание диатомей в результате недостатка биогенных элементов на разных участках акватории началось в разное время и происходило с разной интенсивностью. Мы полагаем, что на продолжительность периода оседания (до момента наблюдений) и на масштаб оседания диатомей влияют локальные гидрофизические условия и, в частности, стабильность водного столба и протяженность ВПС. Косвенным подтверждением такого предположения являются выявленные отрицательные корреляции между средней биомассой ФП в ВПС и стабильностью водного столба (при исключении из анализа ст. 12), а также между биомассой диатомей в фотическом слое и устойчивостью водного столба. То есть чем выше стабильность водного столба, тем раньше проявилось лимитирование развития диатомей недостатком кремния, и тем рань-

ше началось оседание диатомовых, и тем больших глубин они достигли. Например, на ст. 5, находящейся в постоянно стратифицированном районе Бассейна, при относительно высокой стабильности водного столба до 79 % диатомей отмечено вне фотического слоя. На этой станции виды рода *Chaetoceros* в фотическом слое отсутствовали, а на нижележащих горизонтах оказались представлены только спорами. На станции 4, где верхний перемешиваемый слой представлял собой интрузию Горловских вод, исходно богатых кремнием, оседание диатомей только начиналось. Наибольшая их биомасса отмечена над пикноклином. В водах Горла (ст. 8) при наличии достаточного количества кремния развитие диатомей продолжалось, а оседание оставалось незначительным. Влияние локальных гидрофизических условий на вертикальный поток фитопланктона ранее показано для Белого моря [Ильяш и др., 2013] и других морских экосистем [Sallon et al., 2011; Onodera et al., 2015].

Величины биомассы диатомей и динофлагеллят в фотическом слое, а также доли этих групп водорослей в фотическом слое относительно их интегральной биомассы оказались зависимыми. Такая картина может быть обусловлена использованием гетеротрофными и миксотрофными динофлагеллятами диатомовых водорослей в качестве пищевых объектов [Jeong et al., 2010; Hansen, 2011]. Большинство фотосинтезирующих динофлагеллят являются миксотрофными формами [Hansen, 2011], в том числе и входившие в состав фитопланктона в период исследования, такие как *Gymnodinium* spp., *Dinophysis norvegica*, *D. acuminata*, *Heterocapsa triquetra*, *Prorocentrum minimum*, *Alexandrium tamarense*, *Ceratium* spp. и др. При оседании диатомей некоторые динофлагелляты могут следовать за своими пищевыми объектами. Уменьшение обилия диатомей в поверхностном слое могло вести к снижению обилия миксотрофных динофлагеллят из-за недостаточной их обеспеченности пищевыми ресурсами. Соответственно, это также вносило вклад в наблюдаемое по спутниковым данным снижение концентрации хлорофилла *a* в центральных районах Бассейна, на акватории Двинского залива и Горла.

По сходству структуры ФП выявлено три сообщества, приуроченных к разным глуби-

нам. ФП фотического слоя всей исследованной акватории формировал одну группу сходства, независимо от устойчивости водного столба и генезиса вод. Иную картину наблюдали во время летнего цветения ФП в июне 2008 г. [Ильяш и др., 2014], когда в поверхностном слое выявлялось три сообщества ФП с различающейся структурой. При этом каждое сообщество было приурочено к водам с определенными структурными и динамическими характеристиками. Различия между пространственным распределением ФП поверхностного слоя во время цветения (2008 г.) и после цветения (2012 г.) могут быть также обусловлены меньшей протяженностью исследованной акватории и меньшим числом выполненных станций в 2012 г.

Аналогично ФП фотического слоя, ФП на горизонтах ниже фотического слоя имел сходную структуру, независимо от устойчивости водного столба и генезиса вод. Однако протяженность слоя, в котором отмечалось сообщество II, варьировала, достигая наибольших значений в Горле и Двинском заливе. А вот сообщество III отмечено только на станциях Бассейна на глубинах глубже 27 м. На таких же горизонтах в Горле и Двинском заливе структура ФП оказалась другой (сообщество II). В целом, наблюдаемое разделение ФП разных горизонтов по структуре сообществ дает основание полагать, что сообщества II и III представляют собой стадии трансформации ФП фотического слоя. Например, на станциях Горла в результате приливного перемешивания, распространяющегося от дна, водоросли периодически попадают в слои, куда свет еще проникает, хотя его интенсивность и невысока. А вот в Бассейне на ст. 3, 4 и 5 такой механизм поднятия водорослей отсутствует, и структура сообщества III представляет собой уже следующую стадию трансформации оседающего ФП. Изменение структуры сообщества представляет собой результат видоспецифичного снижения биомассы (численности) отдельных видов с глубиной. Одни виды (например, *Chaetoceros compressus*, *Ch. radicans*, *Ceratium fusus*, *C. longipes*) выпадают из состава сообщества уже на глубинах, немного превышающих фотический слой (смена сообщества I на сообщество II). Другие виды присутствуют в ФП и ниже фотической зоны, хотя их

биомасса существенно ниже таковой в фотической зоне. В афотической зоне у одних видов биомасса снижается с глубиной (например, *Thalassiosira nordenskioldii*, *Thalassionema nitzschioides*), а у других остается примерно на постоянном уровне (например, *Gymnodinium* sp.), и на определенной глубине они становятся доминирующими по биомассе (смена сообщества II на сообщество III). В целом, состав сообщества III оказался довольно разнообразным, даже на глубинах 90–120 м присутствовали не только гетеротрофные формы и покоящиеся стадии водорослей, но и вегетативные клетки диатомей. Структура ФП с горизонтов 60 м ст. 9 и 55 м ст. 10 существенно отличалась от таковой трех выявленных сообществ. Это может быть результатом адвекции вод с ФП иной структуры.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые для Белого моря охарактеризовано влияние гидрофизических условий на пространственную изменчивость структуры и биомассы планктонных во время снижения биомассы фитопланктона после летнего пика его обилия. При концентрации растворенного кремния в поверхностном слое ниже порога лимитирования развития диатомовых водорослей началось их оседание, и в ФП поверхностного слоя доминировали динофлагелляты. Выявлены различия в процессах оседания диатомей на изученной акватории моря. Оседание диатомей зависело от локальных гидрофизических условий. При выраженной стратификации и относительно высокой стабильности водного столба большая часть диатомей находилась вне фотической зоны. В районах приливного перемешивания, ведущего к обогащению поверхностного слоя биогенными элементами, вегетация диатомей продолжалась. В случае, когда верхний перемешиваемый слой представлял собой интрузию вод из района приливного перемешивания, оседание диатомей только начиналось и наибольшая их биомасса оказалась сосредоточена над пикноклином. По сходству структуры ФП выявлено три сообщества, приуроченных к разным глубинам: сообщество фотической зоны, сообщество промежуточных слоев и сообщество глубинных вод. Протяженность слоев, занимаемых тем или

иным сообществом, зависела от устойчивости водного столба и генезиса водной массы.

Авторы благодарят экипаж НИС "Эколог" и А. С. Филиппова, Л. Е. Рейхард, Д. Ф. Будько, А. П. Георгиева за помощь в экспедиции, академик А. П. Лисицына и чл.-кор. РАН Н. Н. Филатова за поддержку.

Работа выполнена в рамках Государственного задания МГУ им. М. В. Ломоносова ч. 2 (тема № АААА-А16-116021660052-0), Государственного задания ИО РАН, тема № 0149-2014-0026 и при финансовой поддержке РФФИ (проект № 16-05-00502).

ЛИТЕРАТУРА

- Диатомовые водоросли СССР. Ископаемые и современные. Л.: Наука, 1974. Т. 1. 403 с.
- Ильяш Л. В., Радченко И. Г., Шевченко В. П., Лисицын А. П., Пака В. Т., Буренков В. И., Новигатский А. Н., Чульцова А. Л., Пантюлин А. Н. Пространственное распределение фитопланктона Белого моря в конце лета в связи со структурой и динамикой вод // *Океанология*. 2011. Т. 51, № 6. С. 1054–1063 [Ilyash L. V., Radchenko I. G., Shevchenko V. P., Lisitzin A. P., Paka V. T., Burenkov V. I., Novigatsky A. N., Tchultsova A. L., Pantyulin A. N. Spatial distribution of phytoplankton in the White Sea in the late summer period with regard to the water structure and dynamics // *Oceanology*. 2011. Vol. 51, N 6. P. 993–1003].
- Ильяш Л. В., Ратькова Т. Н., Радченко И. Г., Житина Л. С. Фитопланктон Белого моря // *Система Белого моря*. М.: Научный мир, 2012. Т. 2: Водная толща и взаимодействующие с ней атмосфера, криосфера, речной сток и биосфера. С. 605–639.
- Ильяш Л. В., Радченко И. Г., Новигатский А. Н., Лисицын А. П., Шевченко В. П. Вертикальный поток фитопланктона в Белом море по данным длительной экспозиции седиментационных ловушек // *Океанология*. 2013. Т. 53, № 2. С. 216–224 [Ilyash L. V., Radchenko I. G., Novigatsky A. N., Lisitzin A. P., Shevchenko V. P. Vertical flux of phytoplankton and particulate matter in the White Sea according to the long term exposure of sediment traps // *Oceanology*. 2013. Vol. 53, N 2. P. 192–199].
- Ильяш Л. В., Радченко И. Г., Шевченко В. П., Здоровеннов Р. Э., Пантюлин А. Н. Контрастные сообщества летнего фитопланктона в стратифицированных и перемешанных водах Белого моря // *Там же*. 2014. Т. 54, № 6. С. 781–790 [Ilyash L. V., Radchenko I. G., Shevchenko V. P., Zdrovennov R. E., Pantyulin A. N. Contrasting summer phytoplankton communities in stratified and mixed waters of the White Sea // *Ibid*. 2014. Vol. 54, N 6. P. 730–738].
- Ильяш Л. В., Белевич Т. А., Ступникова А. Н., Дриц А. В., Флинт М. В. Влияние локальных гидрофизических условий на пространственную изменчивость фитопланктона Белого моря // *Там же*. 2015. Т. 55, № 2. С. 241–251 [Ilyash L. V., Belevich T. A., Stupnikova A. N., Drits A. V., Flint M. V. Effects of local hydrophysical conditions on the spatial variability of phytoplankton in the White Sea // *Ibid*. 2015. Vol. 55, N 2. P. 216–225].
- Клювиткин А. А., Кравчишина М. Д., Филиппов А. С., Толстиков А. В., Рейхард Л. Е., Мutowкин А. Д., Чульцова А. Л. Комплексные исследования Белого моря в июле 2012 г. в экспедиции научно-исследовательского судна "Эколог" // *Там же*. 2013. Т. 53, № 6. С. 854–856 [Kluivitkin A. A., Kravchishina M. D., Filippov A. S., Tolstikov A. V., Reykhard L. E., Mutowkin A. D., Chul'tsova A. L. Complex studies of the White Sea during the expedition onboard the R/V Ekolog in July 2012 // *Ibid*. 2013. Vol. 53, N. 6. P. 765–767].
- Кравчишина М. Д., Буренков В. И., Копелевич О. В., Шеберстов С. В., Вазюля С. В., Лисицын А. П. Новые данные о пространственно-временной изменчивости концентрации хлорофилла *a* в Белом море // *ДАН*. 2013. Т. 448, № 3. С. 342–348 [Kravchishina M. D., Burenkov V. I., Kopelevich O. V., Sheberstov S. V., Vazyulya S. V., Lisitzin A. P. New data on the spatial and temporal variability of the chlorophyll *a* concentration in the White Sea // *Dokl. Earth Sci*. 2013. Vol. 448, N 1. P. 120–125].
- Максимова М. П. *Гидрохимия Белого моря // Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР*. Т. 2: Белое море. Вып. 2 / под ред. Б. М. Затучной, Д. Е. Гершановича. Л.: Гидрометеоиздат, 1991. С. 8–152.
- Мамаев О. И. Термохалинный анализ вод Мирового океана. Л.: Гидрометеоиздат, 1987. 296 с.
- Пантюлин А. Н. Динамика, структура и водные массы // *Система Белого моря*. Т. 2: Водная толща и взаимодействующие с ней атмосфера, криосфера, речной сток и биосфера / отв. ред. А. П. Лисицын. М.: Науч. мир, 2012. С. 309–379.
- 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.
- Allen J. T., Brown L., Sanders R., Moore C. M., Mustard A., Fielding S., Lucas M., Rixen M., Savidge G., Henson S., Mayor D. Diatom carbon export enhanced by silicate upwelling in the northeast Atlantic // *Nature*. 2005. Vol. 437. P. 728–732.
- Arar E. J., Collins G. B. Method 445.0. *In vitro* determination of chlorophyll *a* and pheophytin *a* in marine and freshwater algae by fluorescence. Revision 1.2. Cincinnati: U.S. Environmental Protection Agency, 1997. 22 p.
- Clarke K. R., Gorley R. N. *PRIMER v6.: User Manual/Tutorial*. PRIMER-E. Plymouth, 2006. 192 p.
- Ferland J., Gosselin M., Starr M. Environmental control of summer primary production in the Hudson Bay system: The role of stratification // *J. Marine Systems*. 2011. Vol. 88. P. 385–400.
- Field C. B., Behrenfeld M. J., Randerson J. T., Falkowski P. G.: Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components // *Science*. 1998. Vol. 281. P. 237–240.
- Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D., Past: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // *Palaeontologia Electronica*. 2001. Vol. 4, N 1, art. 4. P. 1–9.
- Hansen P. J. The Role of Photosynthesis and Food Uptake for the Growth of Marine Mixotrophic Dinoflagellates // *J. Eukaryotic Microbiol*. 2011. Vol. 58. P. 203–214.

- Hillebrand H., Dürselen C.-D., Kirschtel D., Pollinger U., Zohary T. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae // *J. Phycol.* 1999. Vol. 5. P. 403–424.
- Hoppenrath M., Elbrächter M., Drebes G. Marine Phytoplankton: Selected microphytoplankton species from the North Sea around Helgoland and Sylt. Schweizerbart Science Publishers, 2009. 264 p.
- Jeong H. J., Yoo Y. D., Kim J. S., Seong R. F., Kang N. S., Kim T. H. Growth, feeding and ecological roles of the mixotrophic and heterotrophic dinoflagellates in marine planktonic food webs // *Ocean Sci. Journ.* 2010. Vol. 45. P. 65–91.
- Martin-Jézéquel V., Hildebrand M., Brzezinski M. A. Silicon metabolism in diatoms: implications for growth // *J. Phycol.* 2000. Vol. 36. P. 821–840.
- Menden-Deuer S., Lessard E. J. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton // *Limnol. Oceanogr.* 2000. Vol. 45. P. 569–579.
- Moran S. B., Lomas M. W., Kelly R. P., Gradinger R., Iken K., Mathis J. T. Seasonal succession of net primary productivity, particulate organic carbon export, and autotrophic community composition in the eastern Bering Sea // *Deep Sea Research. II: Topical Studies in Oceanography.* 2012. Vol. 65–70. P. 84–97.
- Onodera J., Watanabe E., Harada N., Honda M. C. Diatom flux reflects water-mass conditions on the southern Northwind Abyssal Plain, Arctic Ocean // *Biogeosciences.* 2015. Vol. 12. P. 1373–1385.
- Poole H. H., Atkins W. R. G. Photoelectric measures of submarine illumination throughout the year // *J. Marine Biol. Association of the UK.* 1929. Vol. 16. P. 297–324.
- Sallon A., Michel C., Gosselin M. Summertime primary production and carbon export in the southeastern Beaufort Sea during the low ice year of 2008 // *Polar Biology.* 2011. Vol. 34. P. 1989–2005.
- Spilling K., Lindström M. Phytoplankton life cycle transformations lead to species-specific effects on sediment processes in the Baltic Sea // *Continental Shelf Res.* 2008. Vol. 28. P. 2488–2495.
- Thronsen J., Hasle G. R., Tangen K. Phytoplankton of Norwegian coastal waters. Oslo: Almatier Forlag AS, 2007. 343 p.
- Tomas C. R. Identifying Marine Phytoplankton. N.Y.: Acad. Press, 1997. 858 p.
- Tremblay J.-E., Robert D., Varela D. E., Lovejoy C., Darnis G., Nelson R. J., Sastri A. R. Current state and trends in Canadian Arctic marine ecosystems: I. Primary production // *Climate. Change.* 2012. Vol. 115. P. 161–178.
- Tritton D. J. Physical Fluid Dynamics. 2nd edition. Oxford: Oxford University Press, 1988. 544 p.
- Wassmann P., Duarte C. M., Agusti S., Sejr M. K. Footprints of climate change in the Arctic marine ecosystem // *Global Change Biol.* 2011. Vol. 17. P. 1235–1249.

Phytoplankton Structure in the White Sea after Summer Bloom: Spatial Heterogeneity in Relation to Hydrophysical Conditions

L. S. ZHITINA¹, L. V. ILYASH¹, T. A. BELEVICH¹, A. A. KLYUVITKIN², M. D. KRAVCHISHINA²,
A. V. TOLSTIKOV³, A. L. TCHULTSOVA⁴

¹ *Lomonosov Moscow State University
119991, Moscow, Leninskiye Gory, 1-12
E-mail: 3438083@list.ru, lgitina@mail.ru*

² *P. P. Shirshov Institute of Oceanology, RAS
117997, Moscow, Nakhimovskii ave., 36*

³ *Northern Water Problems Institute of the Karelian Research Centre, RAS
185030, Petrozavodsk, Alexander Nevsky str., 50*

⁴ *North-Western Department of P. P. Shirshov Institute of Oceanology, RAS
163061, Arkhangelsk, North Dvina emb., 112*

Species composition and phytoplankton biomass, concentrations of chlorophyll *a* (Chl) and nutrients, as well as concurrent hydrophysical conditions were studied in the southern part of the White Sea in July 10–15, 2012 during chlorophyll *a* decrease after summer peak. The water column stability varied, the concentration of dissolved silicon in the upper mixed layer was closed to the range favorable for diatoms with the exception of areas of intensive tide mixing and areas influenced by waters of the Severnaya Dvina River. In the surface layer the dinoflagellates dominated except for areas with intensive tide mixing where diatoms prevailed. Diatoms provided major contribution to biomass in different stations above, in and under pycnocline and in deep waters out of the photic zone. The structural analysis revealed three phytoplankton communities that corresponded to different depths: communities of the photic zone, intermediate and deep layers. Extension of layers inhabited by different communities depended on water column stability and on genesis of water masses. Integrated values of phytoplankton biomass and Chl varied from 250 to 1188 mg C/m², and from 22 to 51 mg/m², respectively.

Key words: phytoplankton, the White Sea, spatial distribution, phytoplankton structure.