

ОРИГИНАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ

УДК 574.583

**Сезонная динамика фитопланктона в губе Чупа
(Белое море, Кандалакшский залив)****И.Г. Радченко^{1,*}, В.В. Смирнов², Н.В. Усов², А.А. Сухотин²**

¹*Кафедра общей экологии и гидробиологии, биологический факультет,
Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
Россия, 119234, г. Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12;*

²*Беломорская биологическая станция «Картеш», Зоологический институт, Российская академия наук,
Россия, 199034, г. Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 1*

**e-mail: iraradchenko@yandex.ru*

Впервые после 1994 г. в марте–ноябре 2017 г. в Белом море на разных глубинах исследована динамика структуры и обилия фитопланктона. Численность водорослей варьировала от $3,8 \cdot 10^6$ до $3519 \cdot 10^6$ кл/м³. Биомасса фитопланктона менялась от 0,2 до 90 мг С/м³ и, за некоторым исключением, была выше в верхних слоях толщи воды (0–5 м). Интегрированные на столб воды численность и биомасса водорослей изменялись от $0,2 \cdot 10^9$ до $68,5 \cdot 10^9$ кл/м² и от 0,01 до 1,38 г С/м² соответственно. В динамике биомассы фитопланктона выявлены два пика – в начале мая после схода ледового покрова и в начале сентября. Летний пик биомассы, регистрируемый предыдущими исследованиями в поверхностном слое воды в июле, не выявлен, что вызвано доминированием более мелких нанопланктонных прازیнофитовых и криптофитовых водорослей и динофлагеллят. Смещение доминирующих видов, возможно, связана с общей тенденцией уменьшения вклада крупных видов и увеличения гетеротрофной составляющей в фитопланктоне в условиях более выраженной стратификации водной толщи моря, вызванной потеплением климата.

Ключевые слова: Белое море, Субарктика, сезонная динамика, фитопланктон, численность, биомасса, доминирующие виды, потепление климата

Фитопланктон (ФП) играет ключевую роль в функционировании морских экосистем. В связи с потеплением климата, наблюдаемым в последние десятилетия в арктических и субарктических широтах, возможно изменение структуры и обилия ФП [1]. Субарктическое Белое море сочетает черты как арктических, так и умеренных морей, в которых ярко выражена сезонная динамика ФП. Исследования сезонной динамики обилия и структуры ФП в Белом море ранее проводили только в XX столетии в губе Чупа в районе Беломорской биостанции «Картеш» Зоологического института РАН. В 2013–2014 гг. исследовали годовую динамику численности и биомассы ФП, но результаты работы не опубликованы в полном объеме [2]. В 60-х гг. прошлого века определяли динамику численности, биомассы и состава поверхностного ФП с весны до осени [3], а также динамику численности и состава ФП на разных глубинах с весны до зимы [4]. Позже, в июне–сентябре 1989 г. и апреле–августе 1994 г., были проведены исследования сезонных изменений численности планктонных водорослей и выделены комплексы доминирующих видов [5]. Согласно этим наблюдениям, в течение вегетационного сезона обычно отмечались два пика биомассы ФП – весенний и летний, в некоторые годы прослеживалось менее выражен-

ное осеннее увеличение его обилия. Каждый из пиков обилия ФП обусловлен развитием характерного комплекса видов – весеннего, летнего и осеннего. С 1994 г. данные по сезонной динамике структуры ФП отсутствуют, и, в связи с изменением климата, можно предположить изменения в обилии и структуре ФП за прошедшие более чем 20 лет. В настоящей работе охарактеризована сезонная динамика ФП с марта по ноябрь 2017 г. в губе Чупа Кандалакшского залива Белого моря.

Материалы и методы

Исследования проводили в губе Чупа на декадной станции (глубина 65 м; 66°19'50"с.ш.; 33°40'06"в.д.) с марта по ноябрь 2017 г. В период ледового покрова пробы отбирались через прорубь во льду; в свободный ото льда период отбор проб производился с судна. Пробы воды отбирали в разные фазы приливного цикла с разных глубин от 0 до 50 м 5-литровым батометром Нискина (Model 110B, OceanTest Equipment, США). Интервал между отбором проб составлял 4–12 сут. На всех станциях океанографическим зондом MIDAS CTD+ (Valeport, Великобритания) проводили вертикальное зондирование для измерения температуры, солености и условной плотности воды. Степень стратификации водной толщи оценивали как

разницу условной плотности на глубине 20 м и 1 м. Границей фотической зоны считали глубину с 1% фотосинтетически активной радиации. Последнюю определяли через коэффициент ослабления света K_d , рассчитанный как $1,7/Z_{sd}$, где Z_{sd} — глубина исчезновения диска Секки (м) [6].

Для исследования ФП пробы воды объемом 1 л фиксировали раствором Люголя и концентрировали до 5–20 мл методом обратной фильтрации (диаметр пор 2 мкм). Концентрированные пробы просчитывали под микроскопом МИКМЕД-1 (ЛОМО, Россия) при увеличении 300× и с водной иммерсией при увеличении 600× в камере Нажотта (объем 0,05 мл). Для каждой пробы просчитывали по 3–7 камер. Водоросли по возможности определяли до рода или вида. Для верификации видовой принадлежности диатомовые водоросли дополнительно просматривали при помощи сканирующего электронного микроскопа (Camscan S-2 Cambridge Scanning Electron Microscope, Великобритания) в Центре коллективного пользования МГУ имени М.В. Ломоносова. Современную классификацию водорослей приводили по электронной базе данных «AlgaeBase» [7]. Неидентифицированные динофлагелляты были разделены по группам согласно максимальному линейному размеру: мелкие (20–29 мкм) и крупные (≥ 30 мкм), и согласно наличию панциря — на панцирные и голые. Неидентифицированные виды рода *Thalassiosira* также ранжировали по диаметру клетки: мелкие (20–29 мкм), средние (30–49 мкм) и крупные (50–70 мкм). Неидентифицированные водоросли с максимальным линейным размером 3–8 мкм объединяли в группу «неидентифицированные коккоидные и жгутиковые» (НКЖ). Все водоросли согласно их максимальному линейному размеру относили к нанопланктону (2–20 мкм), микропланктону (20–200 мкм) и мезопланктону (0,2–2 мм). Биомассу клеток водорослей определяли в углеродных единицах. Для этого вычисляли объемы клеток методом геометрического подобия с последующим переводом в единицы углерода по аллометрическим зависимостям [8]. Суммарную биомассу (B , мг С/м³) ФП определяли суммированием биомасс всех клеток каждого вида. Интегральные биомассу ($B_{\text{инт}}$, г С/м²) и численность ($N_{\text{инт}}$, кл/м²) ФП в столбе воды оценивали трапециевидным интегрированием биомассы фитопланктона от поверхности до глубины отбора проб фитопланктона (15–50 м).

Результаты

Гидрологические условия. Средняя температура в верхнем 25-метровом слое толщи воды ($T_{\text{ср}}$) в период ледового покрова была отрицательной (рис. 1А) и соответствовала гидрологической зиме [9]. После схода льда 10 мая $T_{\text{ср}}$ поднялась выше 0 °С, что соответствовало началу гидрологической весны. Гидрологическое лето наступило 21 июня,

когда наблюдалась наибольшая скорость увеличения $T_{\text{ср}}$, и длилось до момента максимальной скорости снижения $T_{\text{ср}}$ 12 сентября, после чего началась гидрологическая осень. Температура воды достигала максимальных значений трижды — 20 июля (11,0 °С), 12 августа (11,2 °С) и 2 сентября (11,3 °С).

Соленость в верхнем 25-метровом слое толщи воды изменялась в пределах 24–27 в течение всего года. При этом зимой, летом и осенью в поверхностном слое (до 1 м) отмечались периоды снижения солености до 6–8 в результате таяния льда зимой, дождей и речного стока.

Воды моря практически весь период исследования были стратифицированы. Только после схода льда 10 мая, а также 2 сентября и 21 ноября в результате глубокого перемешивания отмечалось квазиоднородное распределение температуры и солености в слое 0–20 м и наименьшая степень стратификации водного столба. Глубина эвфотического слоя варьировала от 6,5 до 33 м в период ледового покрова, тогда как в период открытой воды — от 11 до 23 м.

Таксономический состав фитопланктона. В 120 пробах было определено 185 таксонов, принадлежащих к следующим систематическим группам: Bacillariophyta (94), Miozoa (Dinophyceae) (51), Chlorophyta (17), Cyanobacteria (8), Ochrophyta (6), Euglenozoa (5), Charophyta (2), Haptophyta (Prymnesiophycidae) (1), Cercozoa (Eubriidae) (1). Криptomonеды не идентифицировали до вида и рода. 62% таксонов принадлежат микропланктону, 35% — нанопланктону, 3% — мезопланктону.

Численность и биомасса фитопланктона. Численность (N) водорослей значительно варьировала (рис. 1Б) от 3,8 млн кл/м³ (4 апреля на глубине 20 м) до 3 519 млн кл/м³ (22 августа на глубине 5 м). Биомасса ФП (B) менялась от 0,2 до 90 мг С/м³ (рис. 1В). Минимальная B , как и минимальная N , отмечалась 4 апреля на глубине 20 м, максимальная B — 5 июня в поверхностном горизонте. Биомасса водорослей была выше в верхних слоях воды (0–5 м), за исключением 10–15 мая и 2 сентября, когда отмечалось глубокое перемешивание водного столба.

$B_{\text{инт}}$ изменялась от 0,01 г С/м² (4 апреля) до 1,38 г С/м² (10 мая) (рис. 2А). В динамике $B_{\text{инт}}$ выявлены два пика: весеннее цветение [10] — в начале мая после схода ледового покрова — и в начале сентября. $N_{\text{инт}}$ также была минимальной 4 апреля, составляя $0,2 \cdot 10^9$ кл/м², но максимальных значений, $68,5 \cdot 10^9$ кл/м², достигала 2 сентября (рис. 2Б), образуя в динамике только один пик.

В зимний период подо льдом в планктоне развивались как нано-, так и микропланктонные водоросли (рис. 2А). Во время весеннего цветения в ФП преобладали микроформы и увеличилась доля мезопланктонных форм. Затем вплоть до конца ноября преобладал нанопланктон.

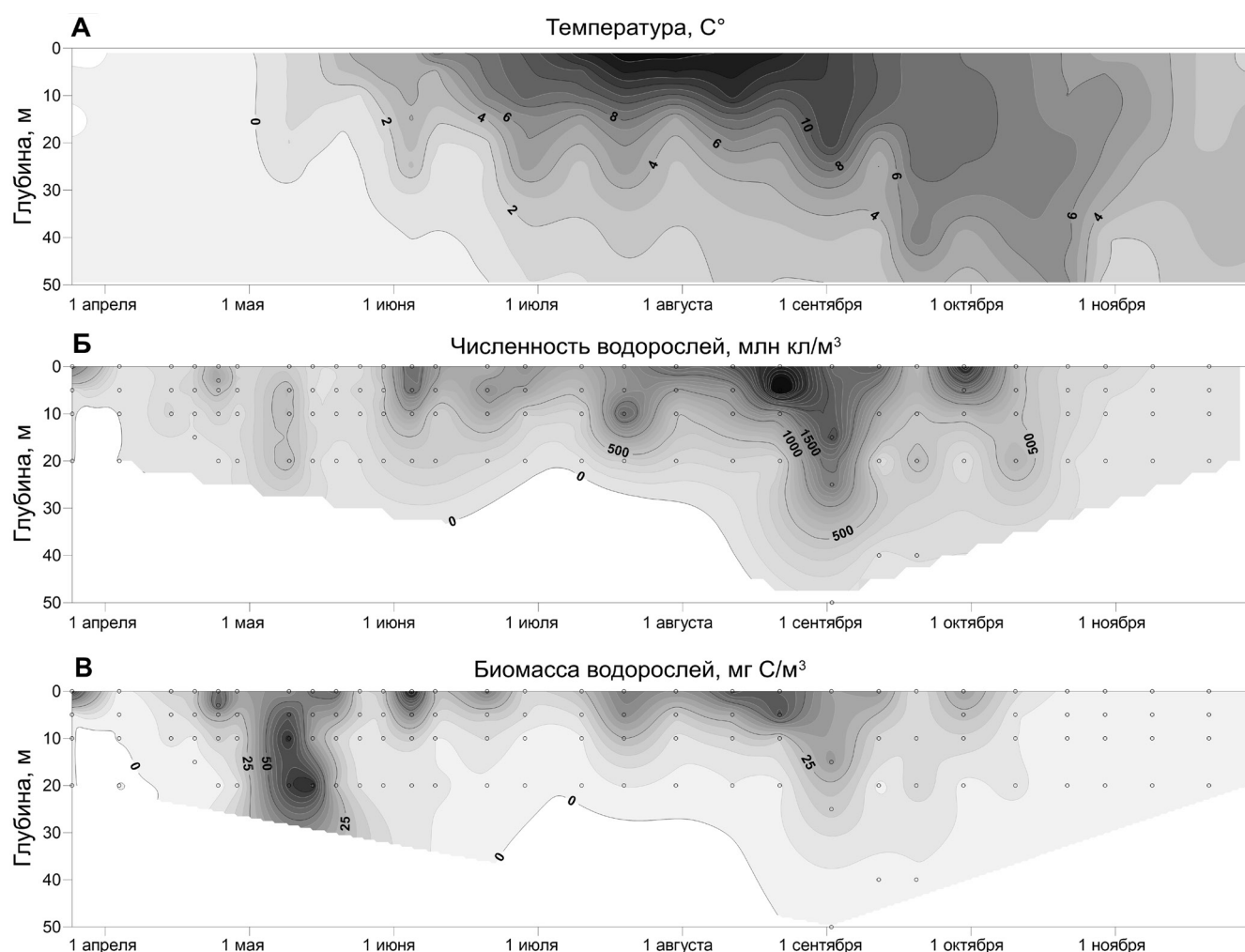


Рис. 1. Сезонное и пространственное распределение температуры и фитопланктона в губе Чупа (Кандалакшский залив Белого моря) в 2017 г.: А – температура воды (Т, °С), Б – численность водорослей (млн кл/м³), В – биомасса водорослей (мг С/м³). Кружками обозначены точки отбора проб.

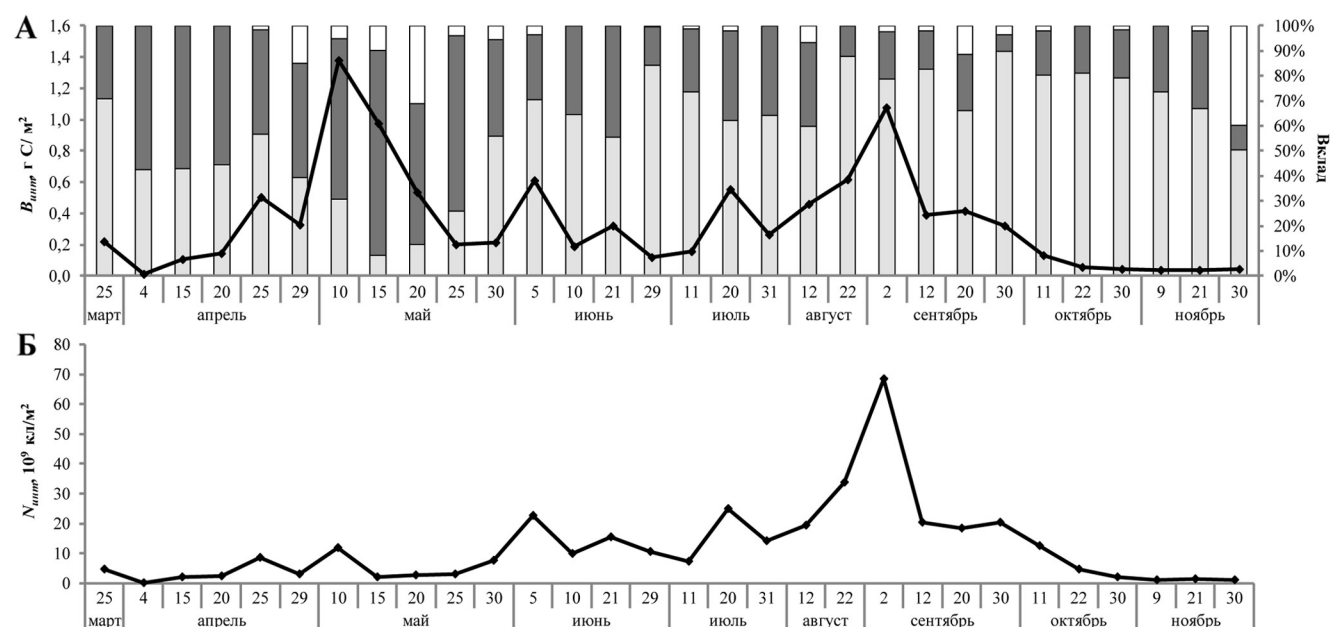


Рис. 2. Сезонная динамика интегрированного на столб воды обилия фитопланктона в губе Чупа (Кандалакшский залив Белого моря) в 2017 г.: А – интегрированная биомасса (B_{int} , г С/м²) и вклад (%) в B_{int} водорослей различных размерных фракций. — B_{int} , □ – Вклад нанофитопланктона, ■ – Вклад микрофитопланктона, □ – Вклад мезофитопланктона. Б – интегрированная численность (N_{int} , 10^9 кл/м²).

Доминирующие виды фитопланктона. В зимний период при невысокой биомассе ФП, сконцентрировавшегося подо льдом, доминировали нанопланктонные ледово-пелагические диатомовые водоросли *Pauliella taeniata* и виды рода *Fragilariopsis*, микропланктонные центрические диатомовые — *Thalassiosira* sp., *Odontella aurita*, и панцирная динофлагеллята *Peridiniella catenata*, а также НКЖ (таблица). В конце ледового периода в планктоне стали появляться крупные микро- и мезопланктонные диатомовые водоросли рода *Coscinodiscus*.

В весенний период при цветении ФП после схода льда 10 и 15 мая увеличилась биомасса крупных голых гетеротрофных динофлагеллят предположительно рода *Gyrodinium*, вносивших

вместе с диатомовыми родов *Coscinodiscus* и *Thalassiosira* значительный вклад в $B_{инт}$ до конца цветения. В последнюю декаду мая на фоне снижения $B_{инт}$ доминировала нанопланктонная примнезиофитовая водоросль *Phaeocystis* cf. *globosa*. При этом максимальные ее концентрации регистрировали в слое 5–10 м. В начале июня в ФП была зарегистрирована диктиоховая водоросль *Pseudopedinella pyriformis*. Обилие этого нанопланктонного вида было значительным, особенно на горизонте 0 м, за счет чего наблюдался рост $B_{инт}$, вклад вида в которую составил 25%. В конце весеннего периода при невысокой $B_{инт}$ доминировали нанопланктонные формы: криптофитовые водоросли, голые динофлагелляты и НКЖ.

Таблица

Доминирующие виды/группы видов и их доля (%) в интегрированной биомассе фитопланктона в столбе воды в гидрологические сезоны в губе Чула (Кандалакшский залив Белого моря) в 2017 г.

Дата	Водоросли
Зима	
25.3	<i>Pauliella taeniata</i> (61)
4.4	<i>Fragilariopsis cylindrus</i> (21), <i>Thalassiosira</i> sp. 20–29 мкм (16), панцирные динофлагелляты ≥ 30 мкм (14), <i>Odontella aurita</i> (10)
15.4	<i>Peridiniella catenata</i> (27), <i>F. cylindrus</i> (12)
20.4	<i>P. catenata</i> (22), <i>F. cylindrus</i> (11)
25.4	<i>F. cylindrus</i> (14), НКЖ (12), <i>Fragilariopsis</i> cf. <i>oceanica</i> (10)
29.4	<i>Coscinodiscus asteromphalus</i> (15), НКЖ (14)
Весна	
10.5	Голые динофлагелляты ≥ 30 мкм (17), <i>Thalassiosira</i> sp. 20–29 мкм (12), <i>F. cf. oceanica</i> (10)
15.5	Голые динофлагелляты ≥ 30 мкм (59), <i>C. asteromphalus</i> (10)
20.5	Голые динофлагелляты ≥ 30 мкм (33), <i>C. asteromphalus</i> (18), <i>Coscinodiscus wailesii</i> (11)
25.5	Голые динофлагелляты ≥ 30 мкм (30), <i>Phaeocystis</i> cf. <i>globosa</i> (16), <i>Coscinodiscus concinnus</i> (12)
30.5	<i>P. cf. globosa</i> (32)
5.6	<i>Pseudopedinella pyriformis</i> (25), криптомонады (10), НКЖ (10)
10.6	НКЖ (18), голые динофлагелляты 20–29 мкм (13), криптомонады (13)
Лето	
21.6	Криptomonады (15), <i>Coscinodiscus granii</i> (14), голые динофлагелляты 20–29 мкм (13), панцирные динофлагелляты ≥ 30 мкм (12)
29.6	Криptomonады (38), <i>Pyramimonas</i> spp. (18)
11.7	Голые динофлагелляты 20–29 мкм (16), <i>P. pyriformis</i> (13), <i>Heterocapsa rotundata</i> (11), НКЖ (11)
20.7	<i>Navicula perminuta</i> (21), <i>Thalassionema nitzschioides</i> (12), голые динофлагелляты 20–29 мкм (10)
31.7	Голые динофлагелляты 20–29 мкм (17), <i>T. nitzschioides</i> (16), криптомонады (14), <i>N. perminuta</i> (10)
12.8	<i>N. perminuta</i> (13), голые динофлагелляты 20–29 мкм (11), криптомонады (10)
22.8	<i>Pyramimonas</i> spp. (20), <i>H. rotundata</i> (19), криптомонады (14)
2.9	<i>N. perminuta</i> (25), криптомонады (13), голые динофлагелляты 20–29 мкм (10)
Осень	
12.9	Криptomonады (24), голые динофлагелляты 20–29 мкм (19), <i>H. rotundata</i> (12)
20.9	Голые динофлагелляты 20–29 мкм (19), криптомонады (14), <i>C. asteromphalus</i> (10)
30.9	Криptomonады (42), голые динофлагелляты 20–29 мкм (13), НКЖ (12), <i>H. rotundata</i> (11)
11.10	Криptomonады (24), голые динофлагелляты 20–29 мкм (18), <i>H. rotundata</i> (16), НКЖ (11)
22.10	Голые динофлагелляты 20–29 мкм (23), криптомонады (23), <i>N. perminuta</i> (11), <i>Heterocapsa rotundata</i> (10)
30.10	Голые динофлагелляты 20–29 мкм (46), криптомонады (16)
9.10	Голые динофлагелляты 20–29 мкм (48), криптомонады (13)
21.10	Голые динофлагелляты 20–29 мкм (38), НКЖ (12)
30.10	<i>C. asteromphalus</i> (40), голые динофлагелляты 20–29 мкм (34)

В летний период при невысокой $B_{\text{лим}}$ основной вклад в $B_{\text{лим}}$ давали нанопланктонные диатомовая водоросль *Navicula perminuta*, криптомонады и микропланктонные голые динофлагелляты, реже — нанопланктонные зеленые празиофитовые водоросли рода *Pyramimonas*, динофлагеллят *Heterocapsa rotundata*, а также крупные диатомеи *Thalassionema nitzschioides* и *Coscinodiscus granii*. Увеличение $B_{\text{лим}}$ в начале сентября обусловлено увеличением обилия диатомовой водоросли *N. perminuta*, максимальная численность которой (1324 млн кл/м³) наблюдалась в верхнем 25-метровом слое.

В осенний период при низкой $B_{\text{лим}}$ основным компонентом фитопланктона были нанопланктонные криптофитовые водоросли, обилие которых снизилось в начале ноября, и микропланктонные голые динофлагелляты, обилие которых, наоборот, в ноябре значительно увеличилось, реже — нанопланктонная динофитовая водоросль *H. rotundata*. Периодически в планктоне появлялись мезопланктонные виды, которые, как например, *Coscinodiscus asteromphalus* 30 ноября, при небольшом количестве клеток давали существенный вклад в $B_{\text{лим}}$.

Обсуждение результатов

В течение вегетационного периода 2017 г. обилие фитопланктона в губе Чупа изменялось на несколько порядков. В сезонной динамике фитопланктона выявлено весеннее и осеннее (конец гидрологического лета) увеличение $B_{\text{лим}}$, в то время как наибольшая N водорослей отмечалась с июня по сентябрь и превышала $N_{\text{лим}}$ ФП в период весеннего цветения. Такое расхождение динамики численности и биомассы ФП связано с развитием водорослей разных размерных групп в течение вегетационного периода, когда многочисленные мелкие нанопланктонные виды дают меньший вклад в биомассу, чем немногочисленные крупные микро- и мезопланктонные виды. Во время весеннего цветения в ФП преобладали микроформы и увеличилась доля мезопланктонных форм, тогда как летом и вплоть до конца ноября в ФП доминировали разные виды нанопланктона.

В ходе наших исследований, как и в наблюдениях 2013–2014 гг. [2], не был выявлен летний пик обилия и биомассы ФП, характерный для Белого моря в июле в поверхностном горизонте [3–5, 11]. Также не отмечено подледное цветение, характерное для арктических морей [12].

В конце гидрологической зимы подо льдом биомасса водорослей была невысока, наибольшие ее значения зарегистрированы в поверхностном слое толщи воды и соответствовали значениям апреля 1968 г. [3], но были ниже по сравнению с данными 2002 и 2003 гг. [11] и выше по сравнению с таковыми 2009 г. [11] и 2013 г. [2]. При этом основную долю в ФП составляли вымываемые из льда ледово-пелагические диатомовые водоросли, такие как *Pauliella taeniata*, *Fragilariopsis* cf. *oceanica*,

Fragilariopsis cylindrus и др., и динофлагеллята *Peridiniella catenata*. Как было отмечено нами при исследовании динамики подледного ФП [10], периодические потепления воздуха, очевидно, вызывали более сильное вымывание ледовых водорослей, доминирующих на данный момент во льду, и значительное, но непродолжительное увеличение за счет этого биомассы подледного ФП. Так происходило 25 марта с доминированием *P. taeniata* в наших исследованиях и, по-видимому, в конце апреля 2013 г. с преобладанием *F. oceanica* и *Pseudonitzschia seriata* [2]. По мере увеличения длины светового дня и температуры воздуха к вымываемым ледовым водорослям присоединялись планктонные центрические диатомовые водоросли и динофлагелляты. Состав доминирующих видов в конце гидрологической зимы был характерен для ФП Кандалакшского залива Белого моря [11].

Сразу после схода ледового покрова в начале мая развилось весеннее цветение ФП [10]. Сопоставление полученных данных с результатами предыдущих исследований [3, 4] показывает, что сроки схода льда и достижения наибольшей биомассы ФП в губе Чупа смещаются в пределах 2–3 нед. и отмечаются, как правило, в мае. Сроки схода льда определяются метеорологическими условиями и после относительно «теплых» зим, какой и была зима 2016–2017 гг., освобождение водной поверхности ото льда происходит раньше, чем после «холодных» (например, 1968 г.). Для этой акватории моря характерна сильная межгодовая изменчивость состава доминирующих форм ФП. В период наших исследований не отмечено преобладания наиболее массовых в другие годы форм диатомей *Navicula septentrionalis*, *Chaetoceros fragilis*, *C. karyanus*, и *C. socialis* [3–5], эвгленовых водорослей *Eutreptiella braarudii*, *E. gymnastica* и динофлагелляты *Heterocapsa rotundata* [2]. Доминировавший в 2017 г. вид *P. taeniata* в планктоне в 1966–1968 гг. не отмечался [3, 4]. Следует также отметить существенный вклад динофлагеллят в весеннее цветение в эстуарии Чупа в 2017 г. Высокое обилие динофлагеллят в планктоне в период весеннего цветения, более высокое обилие голых форм по сравнению с панцирными также отмечены и в других исследованиях в арктических морях [13, 14]. Ряд исследований показал, что гетеротрофные динофлагелляты, особенно атекатные, быстрее, чем мезозoopланктон, реагируют на эпизодические пики развития диатомовых водорослей [15] и доминируют в микрзоопланктоне в период весеннего цветения [14].

После схода ледового покрова за счет прогрева поверхностного слоя шло увеличение степени стратификации моря. Динамика ФП проявляла направленный характер, соответствующий наблюдениям в других арктических районах, не подверженных существенному влиянию пресноводного стока [13, 16]. По мере снижения биомассы ледово-нери-

тических пеннатных диатомей в структуре ФП заметнее проявлялась роль планктонных центрических. Параллельно отмечено увеличение вклада в *B* крупных (≥ 31 мкм) неидентифицированных голых гетеротрофных динофлагеллят. В этот период в ФП впервые для Белого моря обнаружена миксотрофная диктиоховая водоросль *Pseudopedinella pyriformis*, которая начала доминировать в ФП в начале июня. Ранее этот вид встречали во время весеннего цветения в Северном море [17]. После схода льда в планктоне появилась примнезиофитовая водоросль *Phaeocystis* cf. *globosa*, ее неподвижная стадия. В 1998–1999 гг. и 2001–2003 гг. в Белом море регистрировали *Phaeocystis pouchetii* [18, 19], однако обнаруженные нами клетки имели характерные черты именно *Phaeocystis globosa* [20].

В период гидрологического лета биомасса водорослей снизилась, в то время как численность увеличилась за счет развития нанопланктонных видов. В отличие от предыдущих исследований, когда в поверхностном горизонте максимальные значения численности [3–5] и биомассы [3] были отмечены в середине–конце июля, в 2017 г. максимум обилия зафиксирован в конце августа и превышал предыдущие значения численности в 1,7–4 раза. При этом наибольшая летняя *B* в наших исследованиях была отмечена в начале августа и соответствовала значениям более ранних наблюдений. Также отличался и видовой состав ФП летнего периода. Доминировавшие в планктоне 1966–1968 гг. и 1989 г. центрические диатомеи *Skeletonema costatum* и виды рода *Chaetoceros* в 2017 г. не давали существенного вклада ни в *N*, ни в *B* поверхностного ФП, за исключением 31 июля, когда вклад *S. costatum* составил 40%. Доминирование криптофитовых водорослей и динофлагеллят отмечали ранее в других районах Белого моря [11, 21], но преобладание празиофитовых водорослей рода *Pyramimonas* и диатомеи *Navicula perminuta* в Белом море в летний период отмечено впервые. Остальные доминанты, такие как *Thalassionema nitzschioides* и виды рода *Coscinodiscus*, входили в число доминирующих по биомассе видов и ранее [3].

В начале гидрологической осени 2017 г. *N* ФП была на 1–2 порядка выше по сравнению с предыдущими исследованиями [3, 4]. Наблюдаемый нами пик *N* в конце сентября был также отмечен только в 1967 г. [3], при этом превышал его более, чем на порядок. Несмотря на то, что пика биомассы фитопланктона в этот период в наших исследованиях не выявлено, значения биомассы несколько превышали таковые в 1967–1968 гг. [3]. При этом ранее [3]

не обнаружили в ФП заметного видового доминирования. По нашим наблюдениям, осенью преобладали разные виды криптоноад и голых динофлагеллят, которые не относились к категории массовых в годы предыдущих исследований, тогда как доминировавшие в 1966–1967 гг. *Skeletonema costatum* и виды рода *Chaetoceros* [4] совершенно отсутствовали в планктоне в осенний период 2017 г. При этом среди доминантов как в 1966 г., так и в 2017 г. встречались только виды рода *Coscinodiscus*. Т.В. Хлебович [4] также отмечала, что формы, развивающиеся осенью, заметно крупнее весенних, что не подтверждается нашими исследованиями.

Таким образом, динамика фитопланктона в губе Чупа в вегетационный период 2017 г. отличалась от таковой в 1960-е и 1980–1990-е гг. — в первую очередь, по составу доминирующих видов. Сезонное изменение абиотических и биотических факторов определяет не только изменение обилия ФП, но и динамику видового состава ФП, в том числе — доминирование тех или иных видов. Массовое развитие более мелких нанопланктонных видов, имеющих более высокую скорость метаболизма, празиофитовых и криптофитовых водорослей, растущих в условиях низкого содержания азота, динофлагеллят, способных к миксотрофному и гетеротрофному питанию, вероятно, связано с общей тенденцией уменьшения вклада крупных видов и увеличения гетеротрофной составляющей в ФП в условиях более жесткой стратификации, вызванной потеплением климата [22, 23].

Отбор проб выполнен в рамках Государственного задания Зоологического института РАН (№ 1021051402749-2). Идентификация водорослей под световым микроскопом выполнена в рамках Государственного задания МГУ имени М.В. Ломоносова часть 2 (тема № 121032300135-7). Работа по анализу проб в сканирующем электронном микроскопе проведена на оборудовании Центра коллективного пользования Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова при финансовой поддержке Министерства образования и науки РФ. Анализ структуры фитопланктона выполнен в рамках Программы развития Междисциплинарной научно-образовательной школы Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова «Будущее планеты и глобальные изменения окружающей среды». Работа проведена без использования животных и без привлечения людей в качестве испытуемых. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Bindoff N.L., Cheung W.W.L., Kairo J.G. et al. Changing ocean, marine ecosystems, and dependent communities // IPCC Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate / Eds. H.-O. Pörtner, D.C. Roberts, V. Masson-Delmotte, P. Zhai, M. Tignor, E. Poloczanska,

K. Mintenbeck, A. Alegría, M. Nicolai, A. Okem, J. Petzold, B. Rama, and N.M. Weyer. IPCC, 2019. P. 447–587.

2. Bakhmet I., Sazhin A., Maximovich N., Ekimov D. In situ long-term monitoring of cardiac activity of two bivalve species from the White Sea, the blue mussel *Mytilus edulis*

and horse mussel *Modiolus modiolus* // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 2019. Vol. 99. N 4. P. 833–840.

3. Кокин К.А., Кольцова Т.И., Хлебович Т.В. Состав и динамика фитопланктона Карельского побережья Белого моря // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 4. С. 499–509.

4. Хлебович Т.В. Качественный состав и сезонные изменения численности фитопланктона в губе Чупа Белого моря // Сезонные явления в жизни Белого и Баренцева морей / Под ред. В.В. Хлебовича. Л.: Наука, 1974. С. 56–64.

5. Гогорев Р.М. Сезонные изменения фитопланктона губы Чупа Белого моря // Новости систем. низш. раст. 2005. Т. 38. С. 38–47.

6. Poole H.H., Atkins W.R.G. Photoelectric measures of submarine illumination throughout the year // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 1929. Vol. 16. N 1. P. 297–324.

7. Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase [Электронный ресурс] // World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. 2022. URL: <http://www.algae-base.org> (дата обращения: 30.01.2022).

8. Menden-Deuer S., Lessard E.J. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton // Limnol. Oceanogr. 2000. Vol. 45. N 3. P. 569–579.

9. Usov N.V., Khaitov V.M., Kutcheva I.P., Martynova D.M. Phenological responses of the Arctic, ubiquitous, and boreal copepod species to long-term changes in the annual seasonality of the water temperature in the White Sea // Polar. Biol. 2021. Vol. 44. N 5. P. 959–976.

10. Radchenko I., Smirnov V., Ilyash L., Sukhotin A. Phytoplankton dynamics in a subarctic fjord during the under-ice–open water transition // Mar. Environ. Res. 2021. Vol. 164: 105242.

11. Ilyash L.V., Belevich T.A., Zhitina L.S., Radchenko I.G., Ratkova T.N. Phytoplankton of the White sea // The handbook of environmental chemistry, vol. 81 / Eds. D. Barceló and A.G. Kostianoy. Berlin; Heidelberg: Springer, 2018. P. 187–222.

12. Ardyna M., Mundy C.J., Mills M.M., et al. Environmental drivers of under-ice phytoplankton bloom dynamics in the Arctic Ocean // Elem. Sci. Anth. 2020. Vol. 8: 30.

13. Hodal H., Falk-Petersen S., Hop H., Kristiansen S., Reigstad M. Spring bloom dynamics in Kongsfjorden, Sval-

bard: nutrients, phytoplankton, protozoans and primary production // Polar Biol. 2012. Vol. 35. N 2. P. 191–203.

14. Menden-Deuer S., Lawrence C., Franzè G. Herbivorous protist growth and grazing rates at *in situ* and artificially elevated temperatures during an Arctic phytoplankton spring bloom // PeerJ. 2018. 6: e5264.

15. Levinsen H., Nielsen T.G. The trophic role of marine pelagic ciliates and heterotrophic dinoflagellates in arctic and temperate coastal ecosystems: a cross-latitude comparison // Limnol. Oceanogr. 2002. Vol. 47. N 2. P. 427–439.

16. von Quillfeldt C. Common diatom species in Arctic spring blooms: Their distribution and abundance // Botanica Marina. 2000. Vol. 43. N 6. P. 499–516.

17. Tiselius P., Kuylensstierna M. Growth and decline of a diatom spring bloom: Phytoplankton species composition, formation of marine snow and the role of heterotrophic dinoflagellates // J. Plankton Res. 1996. Vol. 18. N 2. P. 133–155.

18. Ratkova T.N. Phytoplankton composition in the White Sea Basin in summer–autumn 1998 and 1999 // Ber. Polarforsch. 2000. Vol. 359. P. 97–109.

19. Ratkova T.N., Wassmann P. Sea ice algae in the White and Barents seas: composition and origin // Polar Res. 2005. Vol. 24. N 1–2. P. 95–110.

20. Kraberg A., Baumann M., Durselen C.D. Coastal phytoplankton photo guide for northern European seas. München: Pfeil, Dr. Friedrich, 2010. 204 pp.

21. Ilyash L.V., Zhitina L.S., Belevich T.A., Shevchenko V.P., Kravchishina M.D., Pantyulin A.N., Tolstikov A.V., Chultsova A.L. Spatial distribution of the phytoplankton in the White sea during atypical domination of dinoflagellates (July 2009) // Oceanology. 2016. Vol. 56. N 3. P. 372–381.

22. Mousing E.A., Ellegaard M., Richardson K. Global patterns in phytoplankton community size structure – evidence for a direct temperature effect // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2014. Vol. 497. P. 25–38.

23. Ardyna M., Arrigo K.R. Phytoplankton dynamics in a changing Arctic Ocean // Nat. Clim. Chang. 2020. Vol. 10. N 10. P. 892–903.

Поступила в редакцию 05.12.2021

После доработки 31.01.2022

Принята в печать 15.02.2022

RESEARCH ARTICLE

Seasonal dynamics of phytoplankton in Chupa inlet (White Sea, Kandalaksha Bay)

I.G. Radchenko^{1,*} , V.V. Smirnov² , N.V. Usov² , A.A. Sukhotin² 

¹Department of General Ecology and Hydrobiology, School of Biology, Lomonosov Moscow State University, Leninskiye gory 1–12, Moscow, 119234, Russia;

²“Kartesh” White Sea Biological Station, Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Universitetskaya nab. 1, Saint-Petersburg, 199034, Russia

*e-mail: iraradchenko@yandex.ru

For the first time since 1994, in March–November 2017, the dynamics of the structure and abundance of phytoplankton was studied at different depths in the White Sea. The abundance of algae varied from $3.8 \cdot 10^6$ to $3,519 \cdot 10^6$ cells/m³. Phytoplankton biomass ranged from 0.2 to 90 mg C/m³ and, with some exceptions, was the highest in the surface layer of the water column (0–5 m). The algal abundance and biomass integrated throughout the water column varied from

0.2·10⁹ to 68.5·10⁹ cells/m² and 0.01 to 1.38 g C/m², respectively. Two peaks of phytoplankton biomass were identified – in early May after the ice removal and in early September. The summer peak of biomass recorded by previous studies in the surface layers in July has not been observed, which was caused by the dominance of smaller nanoplankton prasinophyte and cryptophyte algae and dinoflagellates. The change of dominant species may be related to the general tendency of decrease of the contribution of large species and increase of the heterotrophic component in phytoplankton in conditions of more pronounced stratification of the water column caused by the climate warming.

Keywords: *White Sea, Subarctic, seasonal dynamics, phytoplankton, abundance, biomass, dominant species, climate warming*

Funding: Sampling was carried out within the framework of the State Task # 1021051402749-2 to the Zoological Institute of Russian Academy of Sciences. Identification of algae by a light microscope was performed within the framework of the State Task of Moscow State University, part 2 (topic № 121032300135-7). The analysis of samples by a scanning electron microscope was performed at the equipment of the User Facilities Center of M.V. Lomonosov Moscow State University with the financial support from the Ministry of Education and Science of the Russian Federation. The analysis of the phytoplankton structure was carried out within the framework of the Interdisciplinary Scientific and Educational School of Lomonosov Moscow State University “The Future of the planet and global environmental changes”.

Сведения об авторах

Радченко Ирина Георгиевна – канд. биол. наук, доц. кафедры общей экологии и гидробиологии биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-27-91; e-mail: iraradchenko@yandex.ru

Смирнов Вячеслав Валерьевич – мл. науч. сотр. Беломорской биологической станции «Картеш» Зоологического института РАН. Тел.: 8-812-714-00-97; e-mail: electroniq.ape@gmail.com

Усов Николай Викторович – канд. биол. наук, науч. сотр. Беломорской биологической станции «Картеш» Зоологического института РАН. Тел.: 8-812-714-00-97; e-mail: nikolay.usov@gmail.com

Сухотин Алексей Александрович – канд. биол. наук, вед. науч. сотр., зав. Беломорской биологической станции «Картеш» Зоологического института РАН. Тел.: 8-812-714-00-97; e-mail: alexey.sukhotin@zin.ru