

ОРИГИНАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ



УДК 574.583

Сезонная динамика фитопланктона озера Кисло-Сладкое, частично изолированного от Белого моря, в период двухлетней меромиксии

Д.А. Иванова¹ , Е.Д. Краснова² , Д.А. Воронов³ , И.Г. Радченко^{1,*}

¹Кафедра общей экологии и гидробиологии, биологический факультет и ²Беломорская биологическая станция имени Н.А. Перцова, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Россия, 119234, г. Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12;

³Институт проблем передачи информации имени А.А. Харкевича, Российская академия наук, Россия, 127051, г. Москва, Большой Каретный переулок, д. 19, стр. 1

*e-mail: iraradchenko@yandex.ru

Естественное или искусственное отделение водоема от материнской акватории ведет к стратификации его водной толщи и развитию вертикальной последовательности планктонных сообществ. Данные по сукцессии водорослевых сообществ единичны. В работе представлено исследование сезонной изменчивости состава и обилия микроводорослей в разных слоях водной толщи полузамкнутой лагуны под названием «Озеро Кисло-Сладкое» в 2021 г. в период устойчивой стратификации с придонной аноксией. Определены видовой состав и углеродная биомасса на разной глубине, интегрированная биомасса фитопланктона (ФП) в водном столбе (B_{int}). Проведен анализ сходства структуры ФП для разных слоев воды. Выявлено 53 вида и/или рода с преобладанием морских форм и 11 таксонов более высокого ранга. В период ледостава большая часть водной толщи была анаэробной, подо льдом доминировала пресноводная цианобактерия *Microcystis ichthyoblabe*. После схода льда максимум углеродной биомассы переместился к границе сероводородной зоны. В мае – начале июня наибольшие значения B_{int} определяла зеленая водоросль *Chlamydomonas* sp., в июне – июле – диатомовая водоросль *Cyclotella choctawhatcheeana*. Тип питания ФП с преимущественно автотрофного в начале сезона (март – июль) сменился на преимущественно гетеротрофный (август – октябрь). Наибольшие значения B_{int} отмечены в июле–сентябре (149,8 мг С/м²) при доминировании хищной динофлагелляты *Oxyrrhis marina*. Проведено сравнение полученных результатов с данными по водоемам подобного типа.

Ключевые слова: Белое море, прибрежные меромиктические водоемы, альгофлора, стратификация, биомасса, хемоклин, вертикальная структура

DOI: 10.55959/MSU0137-0952-16-79-2-5

Введение

На протяжении геологической истории Земли в разных ее районах происходили трансгрессии и регрессии моря, которые приводили к образованию остаточных водоемов с многослойной стратификацией водного столба – меромиксией. В нижней части такого водоема сохраняется реликтовая морская вода, верхний слой подвергается опреснению, а в придонной зоне возникают анаэробные условия с эвксинной аноксией. В разных слоях одновременно существуют сообщества морских и пресноводных организмов, анаэробное бактериальное сообщество, аналогичное тем, которые были распространены на Земле в Архее. Подобная структура возникает в водоемах, искус-

ственно отделенных от моря при строительстве гидротехнических сооружений. Экологическая сукцессия фитопланктона (ФП), которая происходит при изоляции водоема, еще не описана.

На побережье Белого моря есть множество прибрежных водоемов, в разной степени изолированных от моря, которые образовались в результате послеледникового поднятия берега. На их примере можно изучать изоляционную сукцессию ФП. До недавнего времени в них были лишь разовые съемки [1–4]. Годовая сукцессия альгофлоры описана в беломорской лагуне на Зеленом мысе в окрестностях Беломорской биологической станции имени Н.А. Перцова [5]. В арктических и субарктических отделившихся от моря водоемах

отдельные исследования ФП были проведены в озере Могильное [6, 7] и норвежском фьорде Фрамварен [8].

Соленая лагуна под названием «Озеро Кисло-Сладкое» интересна тем, что в ней периоды меромиксии, которые могут длиться несколько лет, чередуются с эпизодами полного перемешивания из-за заброса большого количества воды из моря [9]. После каждого случая полной циркуляции водная толща обогащается биогенными элементами, накопившимися в придонной анаэробной зоне, что служит стимулом для массового развития ФП. Через какое-то время стратификация восстанавливается, и в градиенте физико-химических параметров заново формируется вертикальная последовательность планктонных сообществ, характерная для меромиктического водоема. Можно ли предсказать финальный состав ФП, или это процесс стохастический? Существуют ли какие-либо закономерности в формировании таксономической структуры, состава доминирующих видов, их вертикального распределения и количественных характеристик?

В динамичном озере Кисло-Сладкое сукцессию, связанную с переходом из однородно перемешанного состояния в стратифицированное, можно отследить на протяжении всего нескольких лет. В 2019 г. в этом озере была изучена сезонная сукцессия ФП после полного перемешивания [10]. Данное исследование – новый шаг в том же направлении, нацеленный на описание следующего этапа сукцессии, когда вегетация водорослей началась и проходила в условиях сложившейся вертикальной стратификации.

Материалы и методы

Материалом для работы послужили 32 пробы ФП, отобранные в озере Кисло-Сладкое в марте – октябре 2021 г. Пробы воды средним объемом 1 л отбирали в самой глубокой точке (4,5 м) с горизонтов 0,5 м, 1,5 м, 2,5 м и в хемоклине, если он располагался ниже, погружным насосом Whale Premium Submersible Pump GP1352 (США) и фиксировали формалином с конечной концентрацией 2%. В анаэробной зоне пробы не отбирали, за исключением марта – апреля, когда сероводородная зона распространялась на всю водную толщу.

Одновременно на разной глубине измеряли соленость (S), температуру (T) и окислительно-восстановительный потенциал многопараметрическим зондом YSI Pro (YSI, США), содержание растворенного кислорода оксиметром YSI Pro ODO (YSI, США), освещенность люксметром WindLiner LMI-20 (MetroniX, США), модифицированным для погружения под воду. Границей фотической зоны считали глубину, на которую поступал 1% солнечной радиации.

Пробы концентрировали методом обратной фильтрации (диаметр пор 4–5 мкм) и отстойным

методом [11]. Клетки водорослей считали под микроскопом МИКМЕД-6 (ЛОМО, Россия) при увеличении $\times 200$ и $\times 400$ в камере Нажотта (0,05 мл). Водоросли, по возможности, определяли до вида или рода. Номенклатура соответствует базе данных «AlgaeBase» [12]. Неидентифицированные динофитовые водоросли были разделены на голых и панцирных. Клетки измеряли окуляр-микрометром, определяли объемы методом геометрического подобия [13] и рассчитывали углеродную биомассу согласно опубликованным уравнениям [14], предполагая, что 1 мкм³ соответствует 1 пг (10^{-12} г) биомассы [11]. Измерения проводили для 1–25 клеток каждого вида и определяли среднюю углеродную биомассу вида. Суммарную углеродную биомассу (B_c , мг С/м³) ФП определяли суммированием биомасс всех клеток каждого вида. Интегральную углеродную биомассу ФП в столбе воды (B_{int} , мг С/м²) оценивали трапециевидным интегрированием B_c от поверхности до границы аэробной зоны. В марте B_{int} не определяли.

Способ питания водорослей определяли по электронной базе данных «Nordic Microalgae» [15] или визуально, по наличию хлорофилла.

Анализ сходства структуры ФП проводили с использованием пакета программ «PRIMER (v.6.1.6)» [16]. В качестве характеристики структуры ФП на соответствующем горизонте рассматривали значения квадратного корня из B_c для 64 таксонов. Матрицу сходства строили, используя индекс Брея–Кертиса. Процедуру процентного анализа сходства (SIMPER, similarity percentages) использовали для определения уровня сходства проб разных горизонтов.

Результаты

Гидрологические условия. В течение всего периода исследований озеро Кисло-Сладкое было стратифицированным. Галоклин в марте находился подо льдом, в апреле – октябре – на глубине между 0,5 и 1,5 м. S в поверхностном слое воды (0–1 м) после схода льда постепенно возрастала от 7,3‰ в апреле до 15,5‰ в октябре. Под галоклином значения S варьировали от 20,5‰ до 22,9‰, в придонной зоне – от 21,6‰ до 24,5‰.

В период ледового покрытия (март – апрель) наблюдалась обратная температурная стратификация. В марте T увеличивалась с глубиной от –0,4°C до +2,2°C. В апреле – от +0,2°C до +2,4°C. После схода льда к концу мая сложилась прямая температурная стратификация с постепенным уменьшением ко дну от +10°C до +4,1°C. Наибольший прогрев поверхностного слоя зарегистрирован в начале июля (+23,7°C), при этом в хемоклине на глубине 3 м T была 8,4°C. В дальнейшем поверхностный слой начал остывать, но под галоклином прогрев продолжался. На глубине 3 м наибольшая T зарегистрирована в конце августа (13,5°C). В сентябре весь столб воды начал

охлаждаться. К октябрю T понизилась до $+7,2^{\circ}\text{C}$ – $+10,8^{\circ}\text{C}$. С августа по октябрь наблюдалась мезотермия: максимум T приходился на промежуточную глубину: в конце августа – 1,5 м ($+20^{\circ}\text{C}$), в конце сентября и в начале октября – 2 м ($+12,5^{\circ}\text{C}$ – $+12,6^{\circ}\text{C}$).

В период ледостава сероводород распространялся до льда, в мае его граница опустилась до глубины 2,3 м, а с июня по октябрь располагалась на глубине около 3 м. Наибольшая концентрация растворенного кислорода летом и осенью находилась на горизонте 1–1,5 м с максимумом 23,7 мг/л в середине августа. Возле границы сероводородной зоны его концентрация быстро падала до нуля.

Фотический слой заканчивался на глубине 1–2 м весной и 2,5–3 м летом и осенью.

Видовая структура альгофлоры. В озере Кисло-Сладкое в 2021 г. обнаружено 64 таксона, из которых 53 определены до вида или до рода, принадлежащих 10 классам: Bacillariophyceae (11), Coscinodiscophyceae (1), Mediophyceae (4), Dinophyceae (20), Oxyrrhinophyceae (1), Cyanophyceae (10), Chlorophyceae (1), Pyramimonadophyceae (2), Dictyochophyceae (2), Thecofilosea (1). Водоросли из еще двух классов, Euglenophyceae и Cryptophyceae, не идентифицировали. Большая часть альгофлоры представлена морскими видами; к пресноводным относятся представители класса Cyanophyceae. Таксономический состав ФП озера Кисло-Сладкое характеризовался меньшим разнообразием диатомовых водорослей, чем при нарушенной стратификации в 2019 г. Также, как и в 2019 г., отсутствовал типичный для области хемоклина вид – криптофитовая водоросль *Rhodomonas* sp. [1, 2].

Интегральная биомасса и доминирующие таксоны. B_{int} варьировала от 1,5 мг С/м² в начале апреля до 149,8 мг С/м² в середине сентября (рисунок). Тип питания ФП с преимущественно автотрофного в начале сезона наблюдений сменился в августе – октябре на преимущественно гетеротрофный. В сентябре появилась массовая неидентифицированная динофитовая водоросль с неизвестным трофическим статусом. В первой

половине периода исследований наибольший вклад в B_{int} вносили диатомовые и зеленые водоросли. С августа стали превалировать динофлагелляты на фоне снижения обилия диатомей. Представители остальных таксонов были немногочисленными, и их присутствие в ФП варьировало в течение вегетационного сезона.

Вертикальная динамика биомассы и доминирующие виды. В период ледового покрытия, когда сероводородная зона доходила до самого льда, ФП в озере было мало (рисунок). В марте на единственном отобранном горизонте 0,5 м доминировала цианобактерия *Microcystis ichthyoblabe* (таблица). В апреле биомасса концентрировалась подо льдом, а основную массу, наряду с *M. ichthyoblabe*, составляли автотрофные пеннатные диатомовые и бесцветные криптофитовые водоросли.

После схода ледового покрова, в мае – начале июня, наибольшие значения B_C были связаны с развитием автотрофной зеленой водоросли *Chlamydomonas* sp. над хемоклином. В конце июня – июле максимальные значения B_C были обусловлены автотрофной диатомовой водорослью *Cyclotella choctawhatcheeana*. В конце июня в слое 2,5 м начала расти *O. marina*, в середине июля полностью оккупировав этот слой, и она же определяла наибольшие значения B_C с августа по октябрь в хемоклине.

Сходство сообществ ФП разных горизонтов варьировало от 17 до 55%. Наибольшее сходство было отмечено в конце июня, а также в октябре и апреле, но в последнем случае это скорее связано с малым количеством отобранных проб.

Обсуждение результатов

Отделение части морской акватории от моря сопровождается изменением гидрологической структуры, в частности – появлением устойчивой стратификации. В озере Кисло-Сладкое в отдельные годы происходит разрушение стратификации поздней осенью за счет прихода морских водных масс с повышенной плотностью [9]. Настоящее исследование ФП в озере Кисло-Сладкое проведено в вегетационный сезон 2021 г., отличающийся по

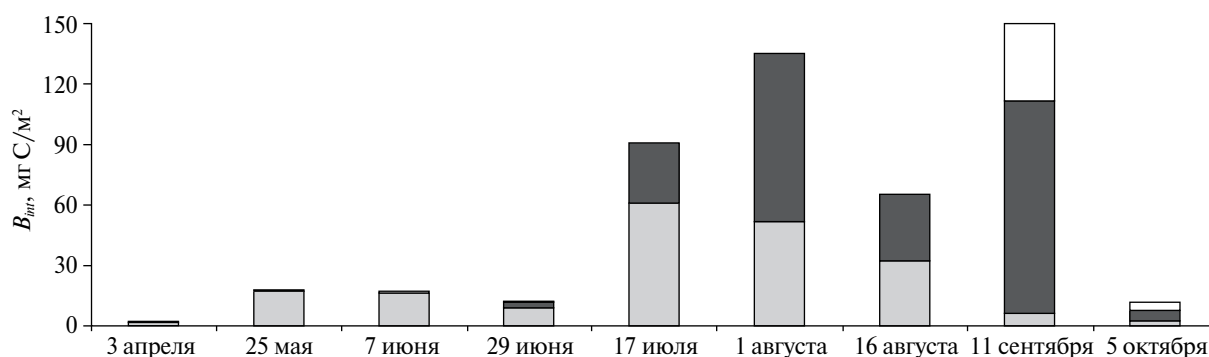


Рисунок. Сезонная динамика интегрированной биомассы (B_{int}) фитопланктона озера Кисло-Сладкое в 2021 г. и вклад в нее водорослей с разным типом питания. ■ – автотрофный, ■ – гетеротрофный, □ – неизвестный.

гидрологическим условиям от вегетационного сезона 2019 г. [10]. Так, в 2019 г., вследствие предшествующей промывки водоема, придонная анаэробная зона сформировалась только к середине лета. В настоящем исследовании уже весной в период ледового покрытия сероводородная зона достигала льда. После его схода озеро приобрело характерную

пятислойную гидрологическую структуру [9] с галоклином в пределах 0,5–1,5 м и хемоклином на глубинах 2,2–2,9 м. Сероводородная зона начиналась на уровне 3 м, тогда как фотическая зона заканчивалась над хемоклином. Концентрация растворенного кислорода имела заглубленный максимум в галоклине.

Таблица

Углеродная биомасса фитопланктона (B_C), доминирующие виды/группы видов и доля их вклада (в %) в B_C в Кисло-Сладком озере в 2021 г.

Горизонт	B_C , мг С/м ³	Доминирующие виды/группы видов
17.03.2021		
0,5 м	0,72	<i>Microcystis ichthyoblabe</i> (95)
03.04.2021		
0,5 м	1,50	Неидентифицированная пеннатная диатомея (68), <i>Amphora</i> sp. (24)
1,0 м	1,34	<i>M. ichthyoblabe</i> (35), <i>Amphora</i> sp. (31), криптомонады (30)
25.05.2021		
0,5 м	1,32	<i>Cyclotella choctawhatcheeana</i> (36), <i>Oblea rotunda</i> (25), <i>Scrippsiella acuminata</i> (23)
1,5 м	4,51	<i>Chlamydomonas</i> sp. (47), <i>M. ichthyoblabe</i> (29), неидентифицированная голая динофлагеллята (11)
2,2 м	37,08	<i>Chlamydomonas</i> sp. (97)
07.06.2021		
0,5 м	6,22	<i>C. choctawhatcheeana</i> (86)
1,5 м	1,80	<i>C. choctawhatcheeana</i> (86)
2,5 м	9,59	<i>Chlamydomonas</i> sp. (90)
2,9 м	12,61	<i>Chlamydomonas</i> sp. (99)
29.06.2021		
0,5 м	4,03	<i>C. choctawhatcheeana</i> (89)
1,5 м	5,73	<i>C. choctawhatcheeana</i> (55), <i>Ebria tripartita</i> (40)
2,5 м	3,14	<i>C. choctawhatcheeana</i> (62), <i>Oxyrrhis marina</i> (35)
2,8 м	4,13	<i>C. choctawhatcheeana</i> (72), <i>Chlamydomonas</i> sp. (26)
17.07.2021		
0,5 м	50,29	<i>C. choctawhatcheeana</i> (91)
1,5 м	10,60	<i>C. choctawhatcheeana</i> (93)
2,5 м	46,20	<i>O. marina</i> (100)
2,8 м	0,08	<i>C. choctawhatcheeana</i> (61), cf. <i>Nanofrustulum trainorii</i> (12)
01.08.2021		
0,5 м	26,78	<i>C. choctawhatcheeana</i> (55), <i>Alexandrium minutum</i> (41)
1,5 м	24,53	<i>Chlamydomonas</i> sp. (39), <i>C. choctawhatcheeana</i> (35)
2,5 м	18,26	<i>O. marina</i> (40), <i>Peridiniella danica</i> (35), <i>C. choctawhatcheeana</i> (13)
2,9 м	355,89	<i>O. marina</i> (100)
16.08.2021		
0,5 м	5,77	<i>C. choctawhatcheeana</i> (63), <i>Karlodinium veneficum</i> (14)
1,5 м	12,21	<i>Akashiwo sanguinea</i> (35), <i>C. choctawhatcheeana</i> (28), <i>K. veneficum</i> (20)
2,5 м	21,60	<i>Pyramimonas</i> sp. (36), <i>Amylax triacantha</i> (32), <i>A. sanguinea</i> (16)
3,0 м	124,45	<i>O. marina</i> (100)
11.09.2021		
0,5 м	11,90	<i>E. tripartita</i> (30), неидентифицированная панцирная динофлагеллята (28), <i>Amphidinium</i> cf. <i>sphenoides</i> (17), <i>O. marina</i> (17)
1,5 м	53,44	неидентифицированная панцирная динофлагеллята (65), <i>E. tripartita</i> (21)
2,5 м	168,98	<i>O. marina</i> (100)
05.10.2021		
0,5 м	4,39	<i>O. marina</i> (56), <i>M. ichthyoblabe</i> (25), <i>E. tripartita</i> (15)
1,5 м	5,41	неидентифицированная панцирная динофлагеллята (47), <i>Gyrodinium fusiforme</i> (18), <i>K. veneficum</i> (14), <i>M. ichthyoblabe</i> (13)
2,2 м	8,22	неидентифицированная панцирная динофлагеллята (61), <i>O. marina</i> (15), <i>Micracanthodinium claytonii</i> (11)

При устойчивой стратификации в верхнем слое воды, пригодном для обитания ФП, происходит постепенное истощение биогенных элементов. В составе мортмассы планктон оседает в анаэробную зону, где происходит деструкция органики, но оттуда биогенные элементы не возвращаются в оборот, и трофность аэробной части водной толщи уменьшается, что должно вести к снижению обилия ФП. Именно поэтому B_{int} в 2021 г. была ниже на два порядка весной и в 2 раза — в период осеннего пика по сравнению с таковой в 2019 г. При регулярном поступлении воды из моря в лагуне на Зеленом мысе, которая ежедневно сообщается с морем на максимуме прилива, наблюдалась высокая B_{int} , максимальные значения которой (до 780 мг С/м²) [5] в несколько раз превышали таковые в озере Кисло-Сладкое. В озере Еловое, которое находится в том же районе, что и озеро Кисло-Сладкое, но уже приобрело устойчивую меромиксию, в 2021 г. максимальная зарегистрированная B_{int} была в три раза меньше, и составила 57,4 мг С/м² [17]. На стадии устойчивой стратификации озеро Кисло-Сладкое по максимальной биомассе хорошо вписывается в ряд прибрежных стратифицированных водоемов с ослаблением влияния моря: лагуна на Зеленом мысе — озеро Кисло-Сладкое — озеро Еловое.

В сезонной динамике ФП озера Кисло-Сладкое в 2021 г. отмечено летне-осеннее увеличение B_{int} , тогда как в 2019 г. наряду с осенним наблюдалось еще весеннее цветение, а в летний период пик биомассы не отмечен [10]. Сравнивая сезонную динамику ФП в озере Кисло-Сладкое в год после полного перемешивания и на второй год существования стратификации, можно отметить, что в условиях стратификации заполнение водоема сероводородом не позволило развиваться весеннему пику биомассы, а второй пик, летне-осенний, длился дольше и был в 2 раза ниже. Низкие показатели B_{int} в летне-осенний период 2021 г. могли быть обусловлены как лимитированием ФП биогенными элементами, так и более высоким залеганием сероводородного слоя по сравнению с таковым в 2019 г., поскольку толща воды, пригодная для развития ФП, в 2021 г. была меньше.

Сезонные и межгодовые различия в динамике структуры и обилия ФП свойственны и другим аналогичным водоемам, например, отделяющимся озерам о. Сахалин, находящимся на разных стадиях изоляции от Охотского моря [18–21].

Сезонная смена преобладающего типа питания в озере Кисло-Сладкое с автотрофного на гетеротрофный указывает на истощение биогенных элементов к концу лета. В порах морского льда, заполненных рассолом, весной развиваются большей частью автотрофные водоросли [22], которые при таянии льда высвобождаются в толщу воды [23]. В озере Кисло-Сладкое в период ледового покрытия и в начале лета также преобладал

автотрофный ФП. Начиная с августа, когда в результате летнего цветения автотрофного ФП происходит истощение биогенных элементов, доминируют гетеротрофные формы, и в первую очередь — динофлагелляты. Такая смена преобладающего типа питания обычна и для Белого моря [24], она зарегистрирована и в озере Кисло-Сладкое в 2019 г. [10], и в лагуне на Зеленом мысе [5]. Важное значение также имеет и стабильность гидрологического режима: усиление стратификации водного столба благоприятствует развитию динофлагеллят [25].

Устойчивая стратификация способствует тому, что на разной глубине формируются разные сообщества ФП, что отражает показатель их сходства: чем он меньше, тем более обособлены сообщества слоев. Судя по этому показателю, вертикальная структура озера Кисло-Сладкое в 2021 г. была более выраженной по сравнению с таковой лагуны на Зеленом мысе, где минимальный показатель сходства сообществ составил 32% [5], и с морем в мае — июне 2017 г. (45%) [26]. Поэтому, насколько сильно выражена вертикальная неоднородность ФП, водоемы выстраиваются ряд, совпадающий с направлением усиления изоляции: море — лагуна на Зеленом мысе — озеро Кисло-Сладкое.

Наибольшая B_C в 2021 г. отмечена над границей с сероводородной зоной в течение всего периода исследования, кроме 29 июня и 17 июля, когда в планктоне преобладала диатомовая водоросль *Cyclotella choctawhatcheeana*, биомасса которой была выше в верхних слоях толщи воды. Накопление биогенных элементов в анаэробной зоне приводит к появлению на ее границе высокопродуктивного слоя, обусловленного восходящей диффузией биогенных элементов. Глубинные максимумы биомассы ФП часто встречаются в озерах в период стратификации [5, 27, 28]. На побережье Белого моря в стратифицированных водоемах этот слой нередко имеет яркую окраску за счет массового развития фототрофных микроорганизмов [2]. В озере Кисло-Сладкое в этой зоне обычно возникает красный слой с цветением криптофитовой водоросли *Rhodomonas* sp. [1]. Однако в 2021 г. над границей с сероводородной зоной криптофитовые водоросли отсутствовали. В мае — начале июня 2021 г. глубинный максимум в зоне хемоклина создавала зеленая водоросль *Chlamydomonas* sp. Этот вид также был обнаружен летом в норвежском и финском меромиктических озерах с максимумом обилия на уровне хемоклина, но там он еще и распространялся в бескислородную зону ниже [8]. В августе — сентябре глубинный максимум B_C и пик B_{int} в озере определяла водоросль *Oxyrrhis marina*. В конце лета и осенью скопления этого вида часто образуются в хемоклине прибрежных стратифицированных водоемов. В 2019 г. в Кисло-Сладком озере, а так-

же в лагуне на Зеленом мысе в 2014 г. [2] и в 2020 г. [5] максимальная биомасса этой водоросли была еще выше. В сентябре 2018 г. при массовом развитии *O. marina* в хемоклине озера Кисло-Сладкое ее хищничество обусловило низкое обилие криптофитовых жгутиконосцев *Rhodomonas* sp. в зоне их совместного обитания [3]. В хемоклине беломорского меромиктического озера Еловое в 2021 г. *O. marina* доминировала с марта по сентябрь [17]. Этот вид был наиболее многочисленным жгутиконосцем в хемоклине эвксинного залива Мариагер-фьорд в Дании [29], где его численность превышала максимальную численность *O. marina* в озере Кисло-Сладкое в 2021 г. Приуроченность *O. marina* к хемоклину с микроаэробными условиями связывали с избеганием хищников [29], а также с обильным развитием водорослей и бактерий, которыми этот вид может питаться благодаря широкому спектру пищевых объектов [30].

В июне — середине июля наибольшая B_{int} в озере Кисло-Сладкое определялась развитием в поверхностном слое диатомеи *Cyclotella choctawhatcheeana*. В 2019 г. она также присутствовала в ФП озера, хотя и не входила в число доминирующих видов [10]. В лагуне на Зеленом мысе в 2020 г. было отмечено доминирование этой водоросли на разных горизонтах с июня по октябрь, но серьезный вклад в B_{int} она не вносила [5]. Интересно отметить, что *C. choctawhatcheeana* была отмечена среди доминантов в разные сезоны и на разных горизонтах в соленом меромиктическом озере Ши́ра [28]. Этот вид также доминировал под галоклином в стратифицированном эстуарии карстовой реки Зрмания в Хорватии, достигая весной максимальной численности 2 млн кл./л [31], но встречался также и в опресненном слое с соленостью ниже, чем в поверхностном слое озера Кисло-Сладкое, попав туда, предположительно, вследствие перемешивания. *C. choctawhatcheeana* характеризуется галотолерантностью в пределах 2–34‰, но предпочитает соленость 13–28‰ [31], а также температуру 8–18°C, тогда как в озере Кисло-Сладкое наибольшая численность *C. choctawhatcheeana* была отмечена 17 июля 2021 г. на горизонте 0,5 м при 9,8‰ и 21,4°C.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Krasnova E.D., Matorin D.N., Todorenko D.A., Belevich T.A., Pantyulin A.N., Milyutina I.A., Voronov D.A. Cryptomonad alga *Rhodomonas* sp. (Cryptophyta, Pyrenomonadaceae) bloom in the redox zone of the basins separating from the White sea. *Microbiology*. 2014;83(3):270–277.
2. Krasnova E.D., Matorin D.N., Belevich T.A., Efimova L.E., Kharcheva A.V., Kokryatskaya N.M., Losyuk G.N., Todorenko D.A., Voronov D.A., Patsaeva S.V. The characteristic pattern of multiple colored layers in coas-

Заключение

На второй год существования стратификации в озере Кисло-Сладкое сезонная сукцессия ФП отличалась от таковой после морской «промывки». Главные отличия, связанные с устойчивой стратификацией, — более выраженные различия в составе сообществ ФП на разных горизонтах и отсутствие весеннего пика B_{int} . Как следствие — уменьшение в несколько раз максимальной зарегистрированной биомассы, что указывает на ухудшение обеспеченности ФП биогенными веществами. Кроме того, отмечено снижение разнообразия диатомовых водорослей при массовом развитии одного из видов, а также необычное для этого водоема размножение в хемоклине *Chlamydomonas* sp. и неидентифицированных панцирных динофлагеллят. Вывявленные в ходе данного исследования черты сходства в сукцессии ФП озера Кисло-Сладкое в разные годы можно рассматривать как закономерности, универсальные для прибрежных стратифицированных водоемов: 1) максимальная биомасса водорослей в области восходящего диффузионного потока биогенных элементов над границей с сероводородной зоной; 2) сезонная смена преобладающего типа питания ФП по характерной для Белого моря схеме: с автотрофного в ледовый период и в начале лета на гетеротрофный в конце лета и осенью; 3) формирование в зоне хемоклина к концу вегетационного сезона сообщества с хищником *O. marina* в качестве вида-эдификатора.

Сопоставление полученных данных о структуре ФП в озере Кисло-Сладкое на разных стадиях формирования гидрологической стратификации с данными о других беломорских прибрежных стратифицированных водоемах указывает на то, что по мере усиления изоляции от моря биомасса ФП уменьшается, и усиливается вертикальная неоднородность ФП.

Работа выполнена при поддержке гранта Российского научного фонда №24-24-00008. Работа проведена без использования животных и без привлечения людей в качестве испытуемых. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

tal stratified lakes in the process of separation from the White Sea. *J. Oceanol. Limnol.* 2018;36(6):1962–1977.

3. Плотников А. О., Селиванова Е. А., Хлопко Ю. А., Воронов Д.А., Маторин Д.Н., Тодоренко Д.А., Краснова Е.Д. Структура и функционирование планктонных сообществ фототрофных и миксотрофных протистов в прибрежной лагуне «озеро Кисло-Сладкое» (Белое море, Карельский берег). *Известия РАН. Сер. Геогр.* 2022;86(6):985–1001.

4. Mindolina Y.V., Selivanova E.A., Ignatenko M.E., Krasnova E.D., Voronov D.A., Plotnikov A.O. Taxonomic composition of protist communities in the coastal stratified lake Kисло-Sladkoe (Kandalaksha bay, White sea) revealed by microscopy. *Diversity*. 2023;15(1):44.
5. Radchenko I.G., Aksanova V.A., Voronov D.A., Rostanets D.V., Krasnova E.D. Annual dynamics of a layered phytoplankton structure in a meromictic lagoon partially isolated from the White sea. *Diversity*. 2023;15(9):1009.
6. Гогорев Р.М., Ланге Е.К. Амфороидные и каналошовные пенициллиевые диатомовые (Bacillariophyta) реликтового озера Могильное (остров Кильдин, Баренцево море). *Новости систем. низш. раст.* 2019;53(1):15–38.
7. Ланге Е.К. Сообщество фитопланктона меромиктического озера Могильное (о-в Кильдин, Баренцево море). *Природа морской Арктики: современные вызовы и роль науки: тезисы докл. междунар. науч. конф. (Мурманск, 10–12 марта 2010 г.)*. Под ред. Г.Г. Матишова. Апатиты: КНЦ РАН; 2010:127–129.
8. Klaveness D., Løvholden F. Meromictic lakes as habitats for protists. *Algae and Cyanobacteria in Extreme Environments. Cellular Origin, Life in Extreme Habitats and Astrobiology, vol 11*. Ed. J. Seckbach. Dordrecht: Springer; 2007:59–78.
9. Краснова Е.Д., Воронов Д.А., Демиденко Н.А., Кокрятская Н.М., Пантюлин А.Н., Рогатых Т.А., Самсонов Т.Е., Фролова Н.Л., Шапоренко С.И. К инвентаризации реликтовых водоемов, отделяющихся от Белого моря. *Комплексные исследования Бабьего моря, полуизолированной беломорской лагуны: геология, гидрология, биота – изменения на фоне трансгрессии берегов (Труды Беломорской биостанции МГУ, т. 12)*. Под ред. В.О. Мокиевского, А.И. Исаченко, П.Ю. Дребуадзе и А.Б. Цетлина. М.: Т-во науч. изд. КМК; 2016:211–241.
10. Ivanova D.A., Krasnova E.D., Voronov D.A., Radchenko I.G. Seasonal dynamics of algal flora in the stratified Kисло-Sladkoe lake partially separated from the White sea. *Oceanology*. 2022;62(2):207–220.
11. Радченко И.Г., Капков В.И., Федоров В.Д. *Практическое руководство по сбору и анализу проб морского фитопланктона: Учебно-методическое пособие для студентов биологических специальностей университетов*. М.: Мордвинцев; 2010. 60 с.
12. AlgaeBase [Электронный ресурс]. 2024. URL: <http://www.algaebase.org> (дата обращения: 18.02.2024).
13. Hillebrand H., Dürselen C. D., Kirschtel D. Pollinger U., Zohary T. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *J. Phycol.* 1999;35(2):403–424.
14. Menden-Deuer S., Lessard E.J. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton. *Limnol. Oceanogr.* 2000;45(3):569–579.
15. Nordic Microalgae and aquatic protozoa. [Электронный ресурс]. 2024. URL: <http://nordicmicroalgae.org> (дата обращения: 18.02.2024).
16. Clarke R.K., Gorley R.N. *Primer V6: User Manual – Tutorial*. Plymouth: Plymouth Marine Laboratory; 2006. 190 pp.
17. Иванова Д.А., Краснова Е.Д., Воронов Д.А., Радченко И.Г. Сезонная динамика структуры фитопланктона меромиктического озера Еловое, отделенного от Белого моря, в 2021 г. *Труды XII Международной научно-практической конференции «Морские исследования и образование (MARESEDU-2023)», т. III (IV)*. Тверь: ООО «ПолиПРЕСС»; 2024:205–208.
18. Motylkova I.V., Kononova N.V. Seasonal dynamics of phytoplankton in a lagoon-type lake Izmenchivoye (Southeast Sakhalin). *Russ. J. Mar. Biol.* 2010;36(2):86–92.
19. Motylkova I.V., Kononova N.V. Phytoplankton dynamics in the lagoon lake Tunaycha (the southern part of the Sakhalin Island). *Hydrobiol. J.* 2013;49(1):30–38.
20. Мотылькова И.В., Коновалова Н.В. Структура и сезонная динамика фитопланктона лагунного озера Птичьего (Южный Сахалин). *Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана*. 2018;(50):63–76.
21. Motylkova I.V., Kononova N.V. The Composition and structure of phytoplankton in the Busse Lagoon, southeastern Sakhalin Island. *Russ. J. Mar. Biol.* 2021;47(5):337–345.
22. Van Leeuwe M.A., Tedesco L., Arrigo K. R., Assmy P., Campbell K., Meiners K. M., Rintalla J.-M., Selz V., Thomas D.N., Stefels J. Microalgal community structure and primary production in Arctic and Antarctic sea ice: A synthesis. *Elem. Sci. Anth.* 2018;6:4.
23. Leu E., Mundy C. J., Assmy P., Campbell K., Gabrielsen T. M., Gosselin M., Juul-Pedersen N., Gradinger R. Arctic spring awakening – Steering principles behind the phenology of vernal ice algal blooms. *Prog. Oceanogr.* 2015;139:151–170.
24. 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; 2018:187–222.
25. Graham L.E., Wilcox L.W. *Algae*. N.Y.: Prentice-Hall; 2000. 700 pp.
26. 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;164:105242.
27. Camacho A. On the occurrence and ecological features of deep chlorophyll maxima (DCM) in Spanish stratified lakes. *Limnetica*. 2006;25(1–2):453–478.
28. Rogozin D., Zadereev E., Prokopkin I., Tolomeev A., Barkhatov Yu., Khromchek E., Degermendzhi N., Drobotov A., Degermendzhi A. Comparative study of the stability of stratification and the food web structure in the meromictic lakes Shira and Shunet (South Siberia, Russia). *Ecology of Meromictic Lakes. Ecological Studies, vol 228*. Eds. R. Gulati, E. Zadereev, and A. Degermendzhi. Cham: Springer; 2017:89–124.
29. Fenchel T., Bernard C., Esteban G., Finlay B.J., Hansen P.J., Iversen N. Microbial diversity and activity in a Danish fjord with anoxic deep water. *Ophelia*. 1995;43(1):45–100.
30. Roberts E.C., Wootton E.C., Davidson K., Jeong H.J., Lowe C.D., Montagnes D.J. Feeding in the dinoflagellate *Oxyrrhis marina*: linking behaviour with mechanisms. *J. Plankton Res.* 2011;33(4):603–614.
31. Buric Z., Kiss K.T., Acs E., Vilicic D., Mihalic K.C., Caric M. The occurrence and ecology of the centric diatom *Cyclotella choctawhatcheeana* Prasad in Croatian estuary. *Nova Hedwigia*. 2007;84(1–2):135–154.

Поступила в редакцию 09.03.2024

После доработки 08.08.2024

Принята в печать 09.08.2024

RESEARCH ARTICLE

Seasonal dynamics of phytoplankton in Kislo-Sladkoe Lake partially isolated from the White Sea during two-year meromixis

D.A. Ivanova¹ , E.D. Krasnova² , D.A. Voronov³ , I.G. Radchenko^{1,*} 

¹Department of General Ecology and Hydrobiology and ²Pertsov White Sea Biological Station, Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, Leninskie gory 1–12, Moscow, 119234, Russia;

³Kharkevich Institute for Information Transmission Problems, Russian Academy of Sciences, Bolshoy Karetny per. 19–1, Moscow, 127051, Russia

*e-mail: iraradchenko@yandex.ru

Natural or artificial separation of a water body from its parent water area leads to stratification of its water column and the development of a vertical sequence of planktonic communities. Data on succession of algal communities are sparse. Seasonal variability in the composition and abundance of microalgae in different water layers of the semi-enclosed lagoon “Lake Kislo-Sladkoe” in 2021 was studied during stable stratification and bottom anoxia. Species composition and carbon biomass at different depths, as well as the integrated phytoplankton biomass in the water column, were determined. An analysis of the similarity of the phytoplankton structure in different water layers was carried out. 53 species and/or genera with a predominance of marine forms and 11 higher rank taxa were identified. During the ice-covered period, most of the water column was anaerobic, and the freshwater cyanobacterium *Microcystis ichthyoblabe* dominated under the ice. After ice thaw, the biomass maximum shifted towards the boundary of sulfide zone (into the chemocline). In May–early June, the highest biomass was determined by green alga *Chlamydomonas* sp., in June–July by the diatom *Cyclotella choctawhatcheeana*. Type of nutrition changed from predominantly autotrophic at the beginning of the season (March–July) to predominantly heterotrophic (August–October). The highest biomass values were recorded in July–September (149.8 mg C/m²) due to the dominance of the predatory dinoflagellate *Oxyrrhis marina*. A comparison was made with water bodies of a similar type.

Keywords: White Sea, coastal meromictic lakes, algal flora, succession, stratification, biomass, chemocline, vertical structure

Funding: The research was funded by Russian Science Foundation, project number 24-24-00008.

Сведения об авторах

Иванова Дарья Андреевна — мл. науч. сотр., аспирант кафедры общей экологии и гидробиологии биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-27-91; e-mail: da.ivanova99@yandex.ru; ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6635-4897>

Краснова Елена Дмитриевна — канд. биол. наук, ст. науч. сотр. Беломорской биологической станции биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-42-33; e-mail: e_d_krasnova@mail.ru; ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3962-5564>

Воронов Дмитрий Анатольевич — канд. биол. наук, ст. науч. сотр. Института проблем передачи информации РАН. Тел.: 8-495-939-09-43; e-mail: da_voronov@mail.ru; ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-7870-3393>

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; ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-2177-2520>