

ОРИГИНАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ

УДК 551.465

**Мелкие фототрофные флагелляты Белого моря:
сезонная динамика и роль в планктонных и ледовых сообществах****Е.Р. Никишова¹, И.Г. Радченко¹, Т.А. Белевич^{1,2,*}**

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*Научно-исследовательский институт физико-химической биологии имени А.Н. Белозерского, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Россия, 119234, г. Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 40*

**e-mail: belevich@mail.bio.msu.ru*

Численность и биомасса мелких (3–10 мкм) фототрофных флагеллят (МФФ), концентрация хлорофилла «а», а также вклад МФФ в суммарную биомассу фитопланктона на разных этапах сезонного развития во льду и поверхностном слое воды были исследованы в Кандалакшском заливе Белого моря в сентябре 2016 г., а также в феврале и июле 2017 г. Биомасса МФФ в поверхностном слое составила в среднем летом $38,36 \pm 9,77$ мг С/м³, осенью – $2,22 \pm 1,43$ мг С/м³, зимой в подледной воде – $2,6 \pm 1,72$ мг С/м³, во льду – $14,79 \pm 11,25$ мг С/м³. Вклад МФФ в суммарную биомассу фитопланктона колебался в зависимости от сезона от 29% до 95%, вклад в криофлору составил в среднем 66%. Размерная структура МФФ различалась по сезонам. Летом и зимой во льду доминировали флагелляты с размером клетки от 6 до 10 мкм. Осенью и в подледной воде среди МФФ преобладала размерная группа от 3 до 6 мкм. Полученные оценки обилия МФФ обусловили более высокие значения суммарной биомассы фитопланктона Белого моря в осенне-зимний период по сравнению с оценками, полученными ранее. Учет МФФ современным методом эпифлуоресцентной микроскопии подтверждает предположение о том, что основными продуцентами в зимний период, а также летом при низкой биомассе планктонных водорослей размерной фракции более 10 мкм являются МФФ.

Ключевые слова: *мелкие фототрофные флагелляты, сезонная динамика, криофлора, фитопланктон, пикофитопланктон, Кандалакшский залив*

Фототрофные флагелляты – важнейший компонент фитопланктона и ледовой флоры в морских экосистемах, они включают представителей практически всех классов водорослей, за исключением диатомей [1, 2]. Мелкие фототрофные флагелляты (МФФ; 3–10 мкм) часто доминируют в субарктических и арктических морях [2, 3]. Однако оценка обилия мелкоклеточных водорослей требует использования специальных методов, отличающихся от традиционных методов фитопланктонологии, а определение их таксономической принадлежности возможно только на основе молекулярно-генетических методов. Это обусловлено разрушением нежных клеток при фиксации проб, а также трудностями определения мелких клеток под световым микроскопом. Соответственно, при общепринятой обработке проб фитопланктона и льда недоучет обилия МФФ может вести к заниженным оценкам суммарной биомассы водорослей. Несмотря на значимость мелкоклеточных водорослей, сведения о МФФ субарктического Белого моря и морей Российской Арктики крайне скудны.

Целью данной работы являлась оценка численности, биомассы и размерной структуры

МФФ, а также их вклада в суммарную биомассу фитопланктона и криофлоры на разных этапах сезонного развития во льду и в поверхностном слое воды Белого моря.

Материалы и методы

Материалом для работы послужили пробы воды и льда, отобранные в Кандалакшском заливе Белого моря в районе Беломорской биологической станции (ББС) МГУ им. Н.А. Перцова (66°34' с.ш., 33°08' в.д.). Пробы воды из поверхностного горизонта были отобраны в сентябре 2016 г., а также в феврале (подледный слой) и июле 2017 г. на пяти станциях, расположенных в системе Ругозерская губа – пролив Великая Салма (рис. 1).

Отбор проб производился пластиковым батометром объемом 5 л с борта судна или с пирса ББС (прибрежная станция). Отбор подледной воды производился из лунки, сделанной кольцевым буром. В ходе отбора измеряли температуру и соленость воды (YSI Professional Plus, США).

При количественной обработке проб принимали следующие диапазоны максимального линейного размера водорослей: пикофракция

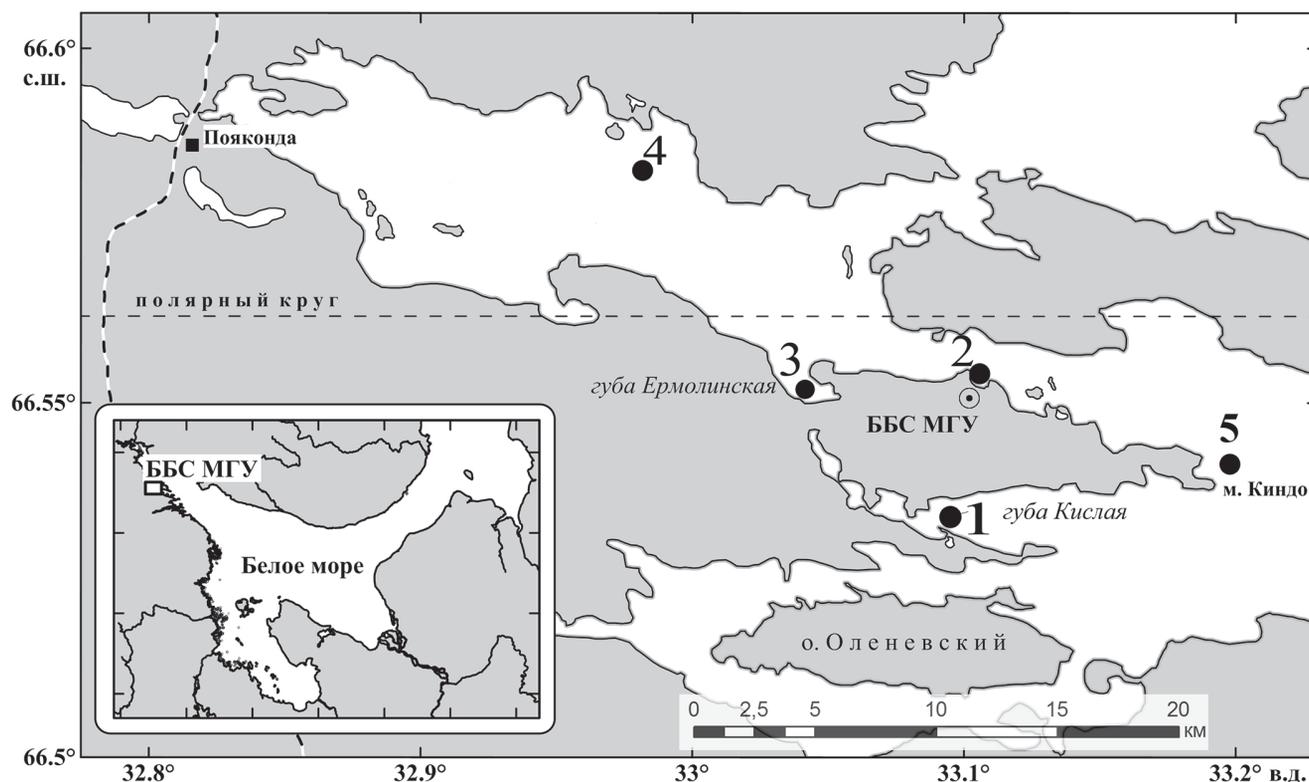


Рис. 1. Схема расположения станций в проливе Великая Салма Кандалакшского залива Белого моря.

(ПФ) – 0,2–3 мкм, МФФ – 3–10 мкм и наномикрофракция (НМФ, 3–200 мкм), исключая представителей МФФ [4, 5].

Для оценки численности ПФ и МФФ использовали метод эпифлуоресцентной микроскопии [6, 7]. Подсчет ПФ проводился согласно методике [8]. Для учета МФФ пробы объемом 20–40 мл непосредственно после отбора окрашивали примулином, фиксировали 3,6%-ным раствором глютарового диальдегида и осаждали на черные ядерные фильтры «Nucleopore» с диаметром пор 0,2 мкм. Препараты просматривали под микроскопом Leica DM2500 (Leica Microsystems, Германия) при увеличении $\times 100 \times 10 \times 1,3$ под УФ- (355–425 нм) и зеленым светом (515–560 нм), число просмотренных полей зрения зависело от концентрации клеток и составляло 30–50. При подсчете определяли размеры клеток, а также учитывали тип их свечения: к МФФ относили клетки, светящиеся красным и оранжевым цветом; клетки, не имеющие пигментов, относили к гетеротрофным организмам и не учитывали при дальнейшем анализе. При просмотре проб под микроскопом МФФ разделяли на две размерные группы: РГ1 (≥ 3 – ≤ 6 мкм) и РГ2 (> 6 – ≤ 10 мкм).

Для оценки численности НМФ пробы воды объемом от 1 до 3 л концентрировали методом обратной фильтрации, фиксировали раствором Люголя и просчитывали под световым микроскопом Микромед 3 (Микромед, Россия-Китай) в камере Ножотта объемом 0,05 мл при увеличении

$\times 40 \times 10 \times 0,65$. Учитывали только фотосинтезирующие клетки по наличию хроматофоров. Линейные размеры клеток измеряли окуляр-микрометром.

Биомассу клеток рассчитывали, исходя из объема соответствующих стереометрических фигур [9]. Клеточное содержание углерода рассчитывали по объемам клеток с использованием аллометрических зависимостей и учетом систематической принадлежности водорослей [10].

Для определения концентрации хлорофилла «а» (ХЛ) пробы воды объемом 0,5–1 л фильтровали через фильтры GF/F. Концентрацию ХЛ определяли флуориметрически в ацетоновом экстракте [11], используя флуориметр Trilogy (Turner Designs, США).

Для оценки обилия криофлоры пробы льда отбирали на трех станциях (станции 1, 3 и 4) с помощью бура с диаметром режущего кольца 14 см. Каждый керн льда делили на части и растапливали в лаборатории при температуре 3–5°C с добавлением стерильной морской воды с целью минимизировать разрушение клеток нежных жгутиковых форм в результате осмотического шока. Последующая обработка проб талой воды проводилась согласно вышеизложенной методике.

Достоверность различий средних значений параметров оценивали по критерию Манна-Уитни. Для оценки зависимости между параметрами рассчитывали коэффициент корреляции Спирмена (Rs). Расчеты проводили с применением программного пакета анализа данных PAST [12].

Результаты

Абиотические условия. Средние значения температуры и солености воды составили летом 11,6°C и 23,1‰, осенью – 10,1°C и 24,3‰, зимой – (-1,2°C) и 27,5‰ соответственно (табл. 1). Из-за аномально теплой зимы в феврале 2017 г. только районы станций 1, 3 и 4 были покрыты льдом на акватории Ругозерской губы и пролива Великая Салма. Толщина льда колебалась в диапазоне от 23 до 40 см (табл. 2). Согласно визуальной различимой структуре, в отобранных ядрах льда выделено несколько слоев: верхний белесый рыхлый слой снежного генезиса, средний матовый кристаллический слой водного генезиса и нижний пористый слой. Температура и соленость льда варьировали в разных частях ядер, составляя в среднем -2,4°C и 6,4‰ соответственно (табл. 1, 2).

Состав и биомасса наномикрофитопланктона, пикофитопланктона и концентрация хлорофилла «а». НМФ был представлен эукариотическими водорослями, относящимися к 70 таксонам разного ранга. Наибольшим видовым богатством характеризовались диатомовые (55 таксонов) и динофитовые водоросли (5 таксонов). Также присутствовали эвгленовые, криптофитовые и диктиохофициевые водоросли, отмечена *Ebria tripartita* (J. Schumann) Lemmermann – водоросль неясного таксономического положения. Летом в фитопланктоне доминировали динофлагелляты рода *Ceratium* F. Schrank, их вклад в биомассу наномикрофитопланктона ($V_{НМФ}$) на разных станциях колебался от 22% до 54%. Осенью фитопланктон был в основном представлен комплексом, состоящим из динофитовых водорослей рода *Ceratium* и мелкой диатомеи

Cyclotella choctawhatcheeana Prasad, вклад каждого из доминирующих таксонов в $V_{НМФ}$ составил в среднем по 27%. Зимой в подледной воде преобладали диатомовые водоросли родов *Navicula* Bory и *Thalassiosira* Cleve, давая в $V_{НМФ}$ в среднем 27% и 20% соответственно. ПФ был представлен цианобактериями и эукариотными водорослями. Во все сезоны в ПФ доминировали цианобактерии, их вклад в суммарную биомассу ПФ ($V_{ПФ}$) колебался от 62% (лето) до 76% (осень). Биомасса НМФ была относительно невысокой, наибольшие значения отмечены сентябре, минимальные – в феврале (табл. 1). Такая же тенденция характерна и для ПФ – максимальная биомасса ПФ выявлена осенью, минимальная – в подледной воде. Средние значения концентрации ХЛ летом и осенью практически не различались, зимой содержание ХЛ в подледной воде было минимальным (табл. 1).

Численность, биомасса, размерная структура и вклад МФФ в суммарную биомассу планктонных фотосинтезирующих водорослей. Параметры обилия МФФ существенно варьировали по сезонам (табл. 1). Летом численность и биомасса МФФ были достоверно выше, чем осенью и зимой в подледной воде ($p < 0,001$). Зимой и осенью значения численности и биомассы МФФ достоверно не различались. Вклад МФФ в суммарную биомассу фитопланктона ($V_{сум}$) во все исследованные периоды был высоким и варьировал от 29% осенью до 95% летом (табл. 1). Размерная структура фотосинтезирующих жгутиковых различалась по сезонам (рис. 2). Летом в составе МФФ доминировали представители РГ2, биомасса которых колебалась от 12,60 до 39,12 мг С/м³, составляя в

Таблица 1

Пределы изменения температуры (Т, °С), солености (S, ‰), средние значения (\pm стандартное отклонение) содержания хлорофилла «а» (ХЛ, мг/м³), биомассы микро- и наномикрофитопланктона ($V_{НМФ}$, мг С/м³), пикофитопланктона ($V_{ПФ}$, мг С/м³), численности МФФ ($N_{МФФ}$, $\cdot 10^9$ клеток/м³), биомассы МФФ ($V_{МФФ}$, мг С/м³), суммарной биомассы фотосинтетического планктона ($V_{сум}$, мг С/м³), вклад биомассы МФФ в суммарную биомассу фитопланктона (вклад, %) в разные сезоны в Белом море.

Сезон	Т	S	ХЛ	$V_{НМФ}$	$V_{ПФ}$	$N_{МФФ}$	$V_{МФФ}$	$V_{сум}$	Вклад
Лето	10,1–13,3	22,4–23,4	0,76 \pm 0,5	1,26 \pm 0,65	0,91 \pm 0,42	0,84 \pm 0,26	38,36 \pm 9,77	40,35 \pm 9,54	95
Осень	9,7–10,9	23,9–24,5	0,81 \pm 0,21	2,14 \pm 1,52	3,41 \pm 1,31	0,18 \pm 0,13	2,22 \pm 1,43	7,77 \pm 2,81	29
Зима, вода	-1,4–1,1	26,5–28,5	0,03 \pm 0,01	0,11 \pm 0,03	0,18 \pm 0,03	0,13 \pm 0,06	2,6 \pm 1,72	2,88 \pm 1,72	90
Зима, лед	-3,4–(-1,7)	3,4–9,3	0,50 \pm 0,14	7,28 \pm 3,77	0,42 \pm 0,07	0,61 \pm 0,45	14,79 \pm 11,25	22,48 \pm 8,82	66

Таблица 2

Высота слоев (Н, см), температура (Т, °С) и соленость (S, ‰) льда, численность МФФ ($N_{МФФ}$, $\cdot 10^9$ клеток/м³), биомасса МФФ ($V_{МФФ}$, мг С/м³), биомасса РГ1 ($V_{РГ1}$, мг С/м³) и РГ2 ($V_{РГ2}$, мг С/м³), биомасса пикофракции водорослей льда ($V_{ПФ}$, мг С/м³) и биомасса наномикрофракции криптофлоры ($V_{НМФ}$, мг С/м³) в исследуемых ядрах.

Станции	Н	Т	S	$N_{МФФ}$	$V_{МФФ}$	$V_{РГ1}$	$V_{РГ2}$	$V_{ПФ}$	$V_{НМФ}$
1	0–5	-2,6	7,3	0,06	1,58	0,45	1,13	0,31	1,17
	5–22	-2,1	н.д.	0,65	29,85	2,91	26,94	0,50	4,13
	22–23	-1,7	9,3	0,21	7,84	2,06	5,78	0,55	6,74
3	0–2	-3,4	7,2	0,22	12,57	1,93	10,64	0,39	3,62
	2–31	-3,2	4,9	0,18	8,33	1,38	6,94	0,4	14,89
	31–40	-1,7	4,3	0,12	4,71	0,93	3,77	0,2	2,00
4	0–4	-2,3	8,5	0,13	1,72	1,10	0,62	0,15	2,72
	4–25	-2,2	н.д.	0,20	10,59	1,47	9,13	0,47	3,69
	25–29	-1,7	3,4	0,12	3,40	0,98	2,42	0,14	26,37

Примечание: н.д. – нет данных.

среднем $30,51 \pm 12,84$ мг С/м³. Вклад РГ2 составлял 80% общей биомассы МФФ (рис. 2). Осенью и зимой в подледной воде в составе планктонных МФФ преобладала группа РГ1, средние значения биомассы этой размерной группы составили $1,66 \pm 1,18$ и $1,55 \pm 0,84$ мг С/м³ соответственно, их доля в общей биомассе МФФ достигала 75% и 60% (рис. 2). При сопоставлении концентрации ХЛ и вклада МФФ в $V_{\text{сум}}$ была выявлена умеренная достоверная обратная зависимость ($r = -0,32$; $p = 0,05$).

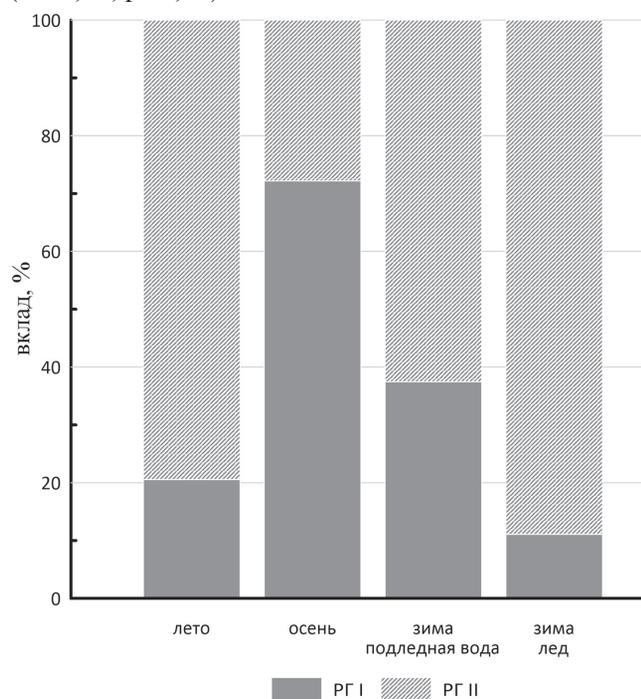


Рис. 2. Вклад размерной группы от 3 до 6 мкм (РГ I) и размерной группы от 6 до 10 мкм (РГ II) в общую биомассу МФФ планктона и льда Белого моря.

Численность, биомасса, размерная структура МФФ в ледовых сообществах и их вклад в фототрофную криофлору. В составе НМФ криофлоры во всей толще льда доминировала диатомовая водоросль *Entomoneis kjellmanii* (Cleve) Poulin & Cardinal, ее вклад в $V_{\text{НМФ}}$ колебался от 31% до 85%. Исключение составил верхний слой льда на станции 1, где доля эвгленовых водорослей достигала 51%. Максимальное обилие водорослей НМФ было выявлено в нижнем пористом слое льда (станции 1 и 4) или в среднем кристаллическом слое водного генезиса (станция 3). В пикофракции доминировали цианобактерии, наибольшие значения $V_{\text{ПФ}}$ также отмечены в среднем или нижнем слоях льда (табл. 2). Содержание ХЛ во льду было на порядок выше, чем в подледной воде (табл. 1). Численность и биомасса МФФ были распределены неравномерно в толще льда (табл. 2). Максимальные значения $V_{\text{МФФ}}$ отмечены в среднем кристаллическом слое водного генезиса (станции 1 и 4) или в верхнем рыхлом слое снежного генезиса (станция 3). Практически во

всех слоях по численности и биомассе доминировали флагелляты РГ2, их вклад в $V_{\text{МФФ}}$ колебался от 84% до 90%. Вклад МФФ в суммарную биомассу фотосинтетической криофлоры варьировал от 40 до 86%, составляя в среднем 66%.

Обсуждение результатов

В настоящей работе впервые для Белого моря на разных стадиях сезонного развития планктона оценены численность и биомасса мелких фотосинтезирующих жгутиковых водорослей с размерами клетки от 3 до 10 мкм. Вследствие малых размеров и разрушения нежных форм при фиксации эта размерная фракция обычно недоучитывается при традиционных методах количественной обработки проб фитопланктона. Использование метода эпифлуоресцентной микроскопии позволило впервые дать адекватную оценку обилия МФФ. Сопоставление полученных нами данных по акватории Ругозерская губа – пролив Великая Салма с имеющимися данными по планктону Белого моря показало следующее. Обилие МФФ во льду и в подледной воде в феврале, в период наших исследований, оказалось несколько меньше численности фотосинтезирующих жгутиковых, включая пико- и наноформы, в губе Чупа Кандакшского залива в апреле 2002 г. [13]. Полученные нами более низкие оценки численности МФФ связаны с тем, что исследования 2002 г. охватывали большее количество размерных фракций фотосинтезирующих флагеллят и проводились уже в весенний период, когда световые условия более благоприятны для фотосинтеза и роста водорослей, а во льду отмечается их цветение [14]. Это позволяет полагать, что в системе Ругозерская губа – пролив Великая Салма численность МФФ в апреле также возрастает. В июле–августе 2009–2010 гг. в проливе Великая Салма биомасса нанофлагеллят (3–20 мкм) была ниже [8] полученных нами оценок только для МФФ. Следует отметить, что суммарная биомасса микропланктонных диатомовых и динофитовых водорослей летом 2009 и 2010 гг. была, наоборот, выше, чем в период наших исследований в 2017 г. В целом, между концентрацией ХЛ и вкладом МФФ в суммарную биомассу была выявлена достоверная обратная зависимость. Это означает, что чем больше биомасса фотосинтезирующего фитопланктона (в единицах хлорофилла «а»), тем меньше вклад МФФ в суммарную биомассу. Мы предполагаем, что более низкое обилие НМФ в июле 2017 г. может быть обусловлено общей тенденцией в последние годы уменьшения доли крупных форм в фитопланктоне [2, 3, 15]. В связи с потеплением климата наблюдается увеличение стратификации водной толщи и уменьшение био-генных элементов в поверхностном слое в летний период [16]. В этих условиях преимущество получают мелкие формы с высоким отношением пло-

шади поверхности к объему клетки [17]. Кроме того, не следует исключать возможного увеличения численности мезозoopланктона и, соответственно, большого пресса выедания НМФ в данный период. В целом, значения численности и биомассы МФФ (3–10 мкм) попадают в пределы варьирования обилия всех фотосинтезирующих нанопланктонных (3–20 мкм) флагеллят в арктических водах [18, 19], а в некоторых случаях даже превышают их [20–23]. Во льду наибольший вклад МФФ в суммарную биомассу ледовой флоры соответствовал вкладу всех нанофлагеллят в суммарную биомассу криофлоры в феврале в эстуарии реки Св. Лоуренса, Канада [24].

Полученные нами оценки обилия МФФ обусловили более высокие значения суммарной биомассы фитопланктона Белого моря в осенне-зимний период по сравнению с оценками, полученными ранее традиционными методами [25, 26]. Ранее опубликованные данные свиде-

тельствовали о крайне низкой биомассе подледного фитопланктона в январе-феврале [14], в то время как полученные нами значения на два порядка выше.

Учет МФФ современным методом эпифлуоресцентной микроскопии подтвердил наше предположение о том, что основными продуцентами в зимний период являются фотоавтотрофные нанофлагелляты. Более того, нами показано, что даже летом при низкой биомассе микропланктонных диатомей и динофлагеллят МФФ дают основной вклад в суммарную биомассу фитопланктона.

Работа выполнена в рамках Государственного задания МГУ имени М.В. Ломоносова часть 2 (тема №АААА–А16–116021660052–0).

Исследования выполнены без использования животных и без привлечения людей в качестве испытуемых. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Hernandez-Ruiz M., Barber-Lluch E., Prieto A., Alvarez-Salgado X.A., Logares R., Teira E. Seasonal succession of small planktonic eukaryotes inhabiting surface waters of a coastal upwelling system // *Env. Microb.* 2018. Vol. 20. N 8. P. 2955–2973.
- Crawford D.W., Cefarelli A.O., Wrohan I.A., Wyatt S.N., Varela D.E. Spatial patterns in abundance, taxonomic composition and carbon biomass of nano- and microphytoplankton in Subarctic and Arctic Seas // *Prog. Oceanogr.* 2018. Vol. 162. P. 132–159.
- Kubiszyn, A.M., Wiktor, J.M., Wiktor J.M.Jr., Griffiths C., Kristiansen S., Gabrielsen T.M. The annual planktonic protist community structure in an ice-free high Arctic fjord (Adventfjorden, West Spitsbergen) // *J. Mar. Syst.* 2017. Vol. 169. P. 61–72.
- Sieburth J.M., Smetacek V., Lenz J. Pelagic ecosystem structure: heterotrophic compartments of the plankton and their relationships to plankton size fractions // *Limnol. Oceanogr.* 1978. Vol. 23. N 6. P. 1256–1263.
- Moon-van der Staay S.Y., De Wachter R., Vaulot D. Oceanic 18S rDNA sequences from picoplankton reveal unsuspected eukaryotic diversity // *Nature.* 2001. Vol. 409. N 6820. P. 607–610.
- Caron D.A. Technique for enumeration of heterotrophic and phototrophic nanoplankton, using epifluorescence microscopy, and comparison with other procedures // *Appl. Environ. Microbiol.* 1983. Vol. 46. N 2. P. 491–498.
- Hobbie J.E., Daley R.J., Jasper S. Use of nucleopore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy // *Appl. Environ. Microbiol.* 1977. Vol. 33. N 5. P. 1225–1228.
- Belevich T.A., Ilyash L.V. Picophytoplankton abundance in the Velikaya Salma strait, White Sea // *Microbiology.* 2012. Vol. 81. N 3. P. 360–366.
- Hillebrand H., Durselen C.D., Kirschtel D., Pollinger U., Zohary T. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae // *J. Phycol.* 1999. Vol. 35. N 2. P. 403–424.
- 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.
- 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. Cincinnati: United States Environmental Protection Agency, Office of Research and Development, National Exposure Research Laboratory, 1997. 22 pp.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P. D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for education and data analysis // *Palaeontol. Electron.* 2001. Vol. 4. N 1: 4.
- Sazhin A. Phototrophic and heterotrophic nano- and microorganisms of sea ice and sub-ice water in Guba Chupa (Chupa Inlet), White Sea, in April 2002 // *Polar Research.* 2004. Vol. 23. N 1. P. 11–18.
- Ильяш Л.В., Житина Л.С., Кудрявцева В.А., Мельников И.А. Сезонная динамика видового состава и биомассы водорослей в прибрежных льдах Канда-лакского залива Белого моря // *Журн. общ. биол.* 2012. Т. 73. № 6. С. 461–472.
- Bolaños L.M., Karp-Boss L., Choi C.J., et al. Small phytoplankton dominate western North Atlantic biomass // *ISME J.* 2020. Vol. 14. P. 1663–1674.
- Wassmann P. Arctic marine ecosystems in an era of rapid climate change // *Prog. Oceanogr.* 2011. Vol. 90. N 1. P. 1–17.
- Coello-Camba A., Agustí S., Vaqué D., Holding J., Arrieta J.M., Wassmann P., Duarte C.M. Experimental assessment of temperature thresholds for Arctic phytoplankton communities // *Estuar. Coasts.* 2015. Vol. 38. N 3. P. 873–885.
- Sherr E.B., Wheeler P.A. Thompson K. Temporal and spatial variation in stocks of autotrophic and heterotrophic microbes in the upper water column of the central Arctic Ocean // *Deep Sea Res. Pt. I: Oceanogr. Res. Pap.* 2003. Vol. 50. N 5. P. 557–571.
- Vaqué D., Guadayol O., Peters F., Felipe J., Angel-Ripoll L., Terrado R., Lovejoy C., Pedrós-Alió C. Seasonal changes in planktonic bacterivory rates under the ice-covered coastal Arctic Ocean // *Limnol. Oceanogr.* 2008. Vol. 53. N 6. P. 2427–2438.

20. Mostajir B., Gosselin M., Gratton Y., Booth B., Vasseur C., Garneau M.È., Fouillard É., Vidussi F., Demers S. Surface water distribution of pico- and nanophytoplankton in relation to two distinctive water masses in the North Water, northern Baffin Bay, during fall // *Aquat. Microb. Ecol.* 2001. Vol. 23. N 2. P. 205–212.

21. Waleron M., Waleron K., Vincent W.F., Wilmotte A. Allochthonous inputs of riverine picocyanobacteria to coastal waters in the Arctic Ocean // *FEMS Microbiol. Ecol.* 2007. Vol. 59. N 2. P. 356–365.

22. Sanders R.W., Gast R.J. Bacterivory by phototrophic picoplankton and nanoplankton in Arctic waters // *FEMS Microbiol. Ecol.* 2012. Vol. 82. N 2. P. 242–253.

23. Gradinger R. Occurrence of an algal bloom under Arctic pack ice // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1996. Vol. 131. P. 301–305.

24. Demers S., Therriault J.C., Descolas-Gros C. Biomasse et composition spécifique de la microflore des

glaces saisonnières: influences de la lumière et de la vitesse de congélation // *Mar. Biol.* 1984. Vol. 78. N 2. P. 185–191.

25. Сарухан-Бек К.К., Радченко И.Г., Кольцова Т.И. Фитопланктон губы Чупа (Кандалакшский залив Белого моря) // Исследования фитопланктона в системе мониторинга Балтийского моря и других морей СССР / Под ред. И. Я. Агаровой, Е. Ю. Гупало. М.: Гидрометеоиздат, 1990. С. 111–119.

26. Ильяш Л.В., Ратькова Т.Н., Радченко И.Г., Житина Л.С. Фитопланктон Белого моря // Система Белого моря. Т. II. Водная толща и взаимодействующие с ней атмосфера, криосфера, речной сток и биосфера / Под ред. А.П. Лисицына. М.: Научный мир, 2012. С. 605–639.

Поступила в редакцию 25.05.2020 г.

После доработки 27.06.2020 г.

Принята в печать 07.07.2020 г.

RESEARCH ARTICLE

Small photosynthetic flagellates of the White Sea: seasonal dynamics and role in plankton and ice communities

E.R. Nikishova¹, I.G. Radchenko^{1,2,*}, T.A. Belevich^{1,2,*}

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

²*A.N. Belozersky Institute of Physico-Chemical Biology, Lomonosov Moscow State University, Leninskiye gory 1–40, Moscow, Russia*

*e-mail: belevich@mail.bio.msu.ru

Abundance and biomass of small photosynthetic flagellates (SPF; 3–10 µm), chlorophyll *a*, and the contribution of SPF to total phytoplankton biomass in different stages of seasonal succession in ice and the surface water were studied in Kandalaksha Bay of the White Sea in September 2016, February and July 2017. In summer SPF biomass in the photic layer averaged 38.36±9.77 mg C/m³, in autumn – 2.22±1.43 mg C/m³, in under-ice water – 2.6±1.72 mg C/m³, and in ice – 14.79±11.25 mg C/m³. The contribution of SPF to total phytoplankton biomass depends of the season and ranged from 29% to 95%, the contribution to sympagic communities averaged 66%. The size structure of photosynthetic flagellates varied by seasons. Flagellates with cell size 6–10 µm dominated in summer plankton and in the ice. Flagellates with cell size 3–6 µm prevailed in autumn and in the under-ice water. The obtained data of SPF abundance gave higher values of the total phytoplankton biomass of the White Sea in the autumn-winter period compared with the estimates obtained previously. Applying the method of epifluorescence microscopy confirms the assumption that photosynthetic flagellates are the main producers in the winter period, as well as in the summer when the biomass of planktonic algae with cell size more than 10 µm is low.

Keywords: *small flagellates, season dynamic, cryoflora, phytoplankton, picophytoplankton, Kandalaksha Bay*

Сведения об авторах

Никишова Екатерина Романовна – аспирант кафедры общей экологии и гидробиологии биологического факультета МГУ. Тел: 8-495-939-27-91; e-mail: kateng@list.ru

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

Белевич Татьяна Алексеевна – канд. биол. наук, вед. науч. сотр. кафедры общей экологии и гидробиологии биологического факультета МГУ. Тел: 8-495-939-27-91; e-mail: belevich@mail.bio.msu.ru