



Среда обитания водных биологических ресурсов

Многолетние исследования фитопланктона Печаковской салмы Онежского залива Белого моря (по результатам наблюдений 2001–2016 гг.)

И.Ю. Македонская, Н.Г. Отченаш, Е.В. Медведева

Северный отдел Полярного филиала ФГБНУ «ВНИРО» («СевПИНРО»), ул. Урицкого 17, г. Архангельск, 163002
E-mail: makedonskaja@pinro.ru

Цель работы: проследить качественные и количественные, сезонные и годовые изменения фитопланктона пролива Печаковская Салма Онежского залива Белого моря (Соловецкие острова) за период 2001–2016 гг.

Используемые методы: по данным 16-летних исследований представлен сравнительный флористический анализ планктонного сообщества. На основе которого были рассчитаны биологические индексы и проведён статистический анализ.

Новизна: впервые проведены многолетние разноплановые исследования фитопланктона в данном районе.

Результат: в представленной работе обобщены результаты многолетних сезонных исследований фитопланктона пролива Печаковская Салма за период 2001–2016 гг. Температура поверхностного слоя в данном районе существенно варьировала по сезонам и годам. Солёность была стабильно высокой на протяжении всего периода исследований. В проливе Печаковская Салма было обнаружено 363 таксона микроводорослей, принадлежащих к 8 отделам. На основе численности всех обнаруженных видов микроводорослей были рассчитаны индексы: для оценки структуры и выравнивания сообщества – информационный индекс Шеннона, для определения видового богатства – индекс Менхиника, для оценки флористического сходства фитоценозов – индекс биотической дисперсии Коха (IBD). Среднегодовое значения численности, биомассы и концентрация хлорофилла а составили 17,34 млн кл/м³, 240,72 мг/м³ и 0,60 мг/м³, соответственно. Среднегодовой показатель первичной продукции за весь период исследований составил 22,13 мг С/м³·сут. при минимуме 8,25 мг С/м³·сут. в 2003 г. и максимуме 48,93 мг С/м³·сут. в 2012 г. Наивысшую продукционную активность фитопланктонное сообщество Печаковской Салмы проявляло в период гидрологического лета и осени, хотя для Белого моря в целом продукционные максимумы фитопланктона характерны для гидрологической весны.

Практическая значимость: в исследованном районе антропогенного влияния на показатели жизнедеятельности фитопланктона в 2001–2016 гг. не выявлено, что даёт возможность использовать полученные характеристики планктонного альгоценоза как фоновые для сравнения с другими участками моря в районе Соловецкого архипелага.

Ключевые слова: Белое море, Печаковская Салма, фитопланктон, численность, биомасса, продукция.

Long-term studies in phytoplankton from the Pechakovskaya salma strait in the Onega bay of the White Sea (on the results from observations in 2001-2016)

Irina Yu. Makedonskaya, Natalya G. Otchenash, Elizaveta V. Medvedeva

Northern Department of the Polar Branch of VNIRO («SevPINRO») 17, Uritskogo st., Arkhangelsk, 163002, Russia

Purpose of the study: to trace the qualitative and quantitative, seasonal and annual changes in phytoplankton in the strait Pechakovskaya Salma of the Onega Bay of the White Sea (the Solovetsky Islands) for the period 2001–2016.

Methods used: according to 16 years of research, a comparative floristic analysis of the plankton community is presented. Based on this analysis, biological indices were calculated and statistical analysis was carried out.

Up-to-dateness: long-term multifaceted studies of phytoplankton have never been conducted in this area before.

The result: the presented paper summarizes the results of long-term seasonal studies of phytoplankton in the Proliv Pechakovskaya Salma for the period 2001–2016. The temperature of the surface layer in this area varied significantly by seasons and years. Salinity was consistently high throughout the study period. 363 microalgae taxa belonging to eight divisions were found in the Proliv Pechakovskaya Salma. Based on the abundance of all detected microalgae species, indices were calculated: to assess the structure and smoothing of the community – the Shannon index, to determine the species richness – the Menhinick index, to assess the general similarity degree of phytocenoses – the Koch biotic dispersion index (IBD). The long-term mean of the abundance, biomass and concentration of chlorophyll-a amounted to 17.34 million cells/m³, 240.72 mg/m³ and 0.60 mg/m³, respectively. The average annual indicator of primary production for the entire research period was 22.13 mg C/m³·day with a minimum of 8.25 mg C/m³·day in 2003 and a maximum of 48.93 mg C/m³·day in 2012. The phytoplankton community of the Pechakovskaya Salma showed the highest production activity during the hydrological summer and autumn, although for the White Sea, the production maxima of phytoplankton are typical for hydrological spring.

Practical significance: in the investigated area, anthropogenic influence on phytoplankton vital activity indicators was not revealed in 2001–2016, which makes it possible to use the obtained characteristics of planktonic algal communities as background for comparison with other areas of the sea in the area of the Solovetsky Islands.

Keywords: White Sea, Pechakovskaya Salma, phytoplankton, abundance, biomass, production.

ВВЕДЕНИЕ

В последние десятилетия экосистема Белого моря испытывает как значительную антропогенную нагрузку, так и влияние глобального изменения климата.

Хозяйственная деятельность человека повлекла за собой изменения гидрохимического режима моря, структурных и продукционных характеристик фитопланктона [Ильяш и др., 2003].

Исследования закономерностей и изменений в сообществах гидробионтов продолжают оставаться актуальными, поскольку сезонные смены в развитии фитопланктона Печаковской салмы Онежского залива изучены недостаточно. В последние годы в Белом море наблюдается увеличение амплитуд межгодовой и сезонной изменчивости метеорологических параметров, что способствует возникновению крупных природных аномалий, которые могут внести ряд изменений в экосистему моря [Чугайнова, 2010]. Поскольку скорость многих физиологических процессов в морских организмах определяется температурой, первым следствием изменений условий среды становится смещение сроков сезонных явлений, усиление стратификации, ослабление конвекции, уменьшение толщины верхнего перемешанного слоя, ослабление ветров и уменьшение ледовитости, что способствует снижению объёмов первичной продукции океана производимой фито- и зоопланктоном и необратимо сказывается на популяции рыб и морских беспозвоночных.

Цель наших исследований – проследить качественные и количественные, сезонные и годовые изменения фитопланктона данного района. Сведения о состоянии сообществ планктонных водорослей могут быть использованы в системе экологического контроля. Обобщающая сводка по фитопланктону может быть также полезна для природоохранных мероприятий и рационального использования биологических ресурсов. Возрастание интереса к изучению арктических морей обусловлено также потенциальным потеплением климата, которое в первую очередь скажется на интенсивности и направленности потоков веществ и энергии в водных экосистемах высоких широт.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В 2001–2016 гг. проводились исследования фитопланктонного сообщества в поверхностном слое прибрежной зоны в проливе Печаковская Салма (Юго-западная часть Соловецких островов) Онежского залива Белого моря. Пробы фитопланктона отбирались один раз в сезон в 2-х повторностях в районе расположения стационарной базы Полярного филиала ФГБНУ «ВНИРО» в пределах координат: от 64°35'28" – 64°00'84" с.ш. и до 35°25'92" – 35°40'44" в.д. За это

время было отобрано 137 проб зимнего (март-апрель, пробы подлёдной воды), весеннего (май-июнь), летнего (июль-август) и осеннего (октябрь-ноябрь) фитопланктона поверхностного горизонта и обработано по общепринятым методикам [Руководство..., 1980; Современные методы..., 1983]. Мониторинг температуры и солёности проводился одновременно с отбором проб фитопланктона. Пробы на пигментный состав фитопланктона также были отобраны с поверхностного горизонта моря и определены на берегу в лабораторных условиях стандартными методами¹ [Руководство..., 2003]. По концентрации хлорофилла а косвенным методом был проведён расчёт первичной продукции фитопланктона для поверхностного слоя моря [Шемшура и др., 1990]:

$$\lg P_0 = 1,56 + 0,92 \lg C_0,$$

где P_0 – первичная продукция, мг С м⁻³×день⁻¹; C_0 – концентрация хлорофилла а, мкг/л.

Видовая принадлежность определялась с помощью определителей [Диатомовый анализ, 1949; Курсанов, 1953]. На основе численности всех обнаруженных в Онежском заливе видов микроводорослей были рассчитаны индексы: для оценки структуры и выравненности сообщества – информационный индекс Шеннона, для определения видового богатства – индекс Менхиника [Шитиков, Розенберг, 2003; Shannon, Weaver, 1949]. Для оценки флористического сходства фитоценозов использовался индекс биотической дисперсии Коха (IBD) [Koch, 1957; Тиходеева, Лебедева, 2015]. Все этапы статистической обработки данных, расчёты индексов и построение графических таблиц выполнены с использованием программы Microsoft Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Белое море – небольшой субарктический полужамкнутый водоём, включающий несколько гидрографических районов. Онежский залив – один из самых мелководных и холодноводных заливов Белого моря. Особенностью Соловецких островов является их расположение на границе между Бассейном и Онежским заливом. Пролив Печаковская Салма пролегает между мысом Печак и островами Большой Заяцкий и Малый Заяцкий, приливное течение здесь имеет большие скорости и оказывает существенное влияние на особенности гидрологии пролива, а близость к Бассейну определяет достаточно высокую и стабильную солёность на протяжении всего года. Для вод северной

¹ ГОСТ 17.1.4.02–90. 1990 Межгосударственный стандарт. Вода. Методика спектрофотометрического определения хлорофилла а. М.: ИПК Издательство стандартов. 15 с.

части, по сравнению с остальной акваторией залива, характерны более высокие солёности (25–26) и более низкая температура. Мелководность прибрежной акватории и хорошая гидродинамика способствуют перемешиванию, поэтому разница в температуре у поверхности и на глубине 20 метров не превышает 1 °С. Припай у Соловецких островов устанавливается обычно в конце первой – начале второй декады декабря и держится до третьей декады апреля – первой декады мая [Солянкин и др., 1994]. Мониторинговые наблюдения за параметрами среды в проливе Печаконская Салма проводились в 2001–2016 гг. с марта по ноябрь одновременно с отборами проб фитопланктона (см. табл. 1).

Среднегодовые значения солёности изменялись в очень узком диапазоне, в отличие от среднегодовой температуры (см. рис. 1)

За все годы и сезоны исследований в Печаконской Салме было обнаружено 363 таксона микроводорослей из 8 отделов, из которых 293 определено до уровня вида. Наиболее широко были представлены классы Bacillariophyceae – 266 таксонов (75–80%), Суанорфусеае – 30 таксонов, Dinorфусеае – 29 таксонов и Chlororфусеае – 22 таксона. Комплекс обнаруженных видов микроводорослей является довольно обычным для мелководных районов Онежского залива [Киселёв, 1957; Петров, 1967]. Ведущими по флористическому богатству являлись диатомеи семейств Naviculaceae, Nitzschiaceae, Rhabdonemaceae, Cocconeisaceae, Thalassiosiraceae, которые состави-

Таблица 1. Среднеголетние значения температуры и солёности вод поверхностного горизонта пролива Печаконская Салма Онежского залива Белого моря в 2001–2016 гг.

Table 1. Long-term average temperature and salinity of waters of the Pechakovskaya Salma Strait in the Onega Bay of the White Sea in 2001–2016

Гидрологический сезон	Температура, °С	Солёность
Зима	$\frac{-1,30}{-0,80-1,70}$	$\frac{22,70}{15,20-26,60}$
Весна	$\frac{4,30}{0,50-9,20}$	$\frac{25,80}{15,50-27,40}$
Лето	$\frac{10,98}{9,20-16,80}$	$\frac{26,50}{23,80-28,40}$
Осень	$\frac{4,50}{2,00-7,20}$	$\frac{25,94}{23,00-27,44}$
Среднегодовые показатели	5,41	25,32

ли большую часть видового состава исследованной альгофлоры. В целом, по числу видовых и внутривидовых таксонов водорослей из разных отделов, а также по составу ведущих родов, семейств и порядков планктонный альгоценоз пролива Печаконская Салма можно охарактеризовать как диатомово-цианобактериальный с заметным участием динофитовых и зелёных водорослей. Следует отметить, что зелёные микроводоросли и цианобактерии встречались единично и не оказывали существенного влияния на формирование общей численности и биомассы фитоплан-

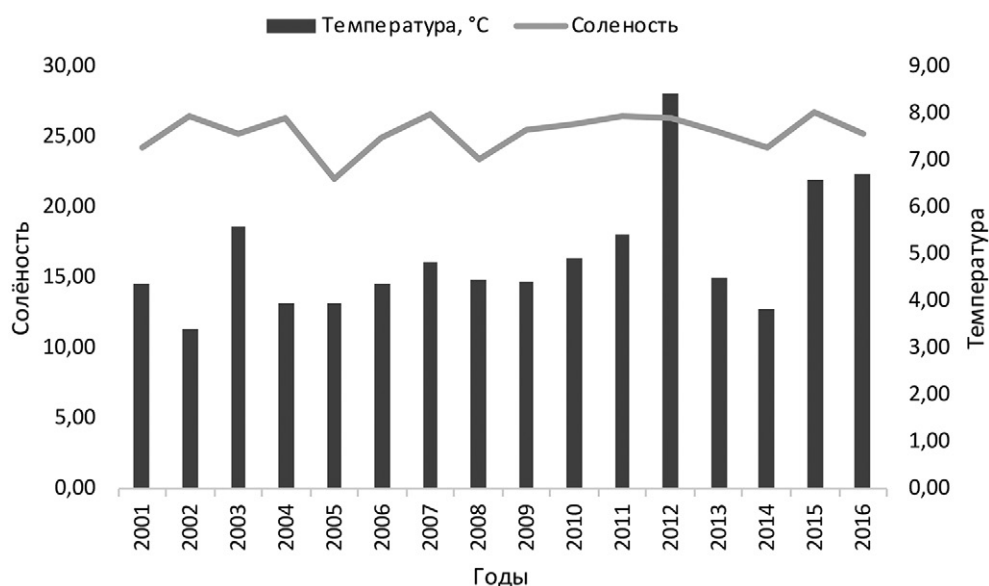


Рис. 1. Многолетняя динамика среднегодовых значений температуры (°С) и солёности поверхностного горизонта в проливе Печаконская Салма в 2001–2016 гг.

Fig. 1. Long-term dynamics of average annual temperature (°C) and salinity in the surface layer in the Pechakovskaya Salma Strait in 2001–2016

ктон. Наиболее низким было видовое разнообразие зимнего фитопланктона, а наиболее высоким – летнего. Осенью количество обнаруженных таксонов микроводорослей было несколько выше, чем весной (см. табл. 2).

Индекс биотической дисперсии Коха (IBD), позволяющий оценить флористическое сходство целого ряда описаний, составил 90%, что говорит о высокой степени схожести видового состава фитопланктона Печавковской Салмы по годам, несмотря на изменения факторов среды.

Температурный оптимум у разных видов не совпадает, чем и определяется смена видового состава по сезонам, так называемая сезонная сукцессия. Температура воды в исследуемый период изменялась в очень узком интервале: от минус 0,8 °С до минус 1,7 °С (при среднемноголетнем значении минус 1,29 °С). Судя по пробам, взятым сразу после окончания зимнего сезона (конец марта – начало апреля), фитопланктон в Печавковской Салме достаточно беден по видовому составу. Было обнаружено 138 видов микроводорослей из 8 отделов (см. табл. 2). В разные годы комплексы микроводорослей – доминантов по численности формировались в основном из представителей диатомовых из родов *Navicula* J.B.M. Bory de Saint-Vincent, 1822, *Nitzschia* A.H. Hassall, 1845, *Thalassiosira* P.T. Cleve, 1873 *emend.* Hasle, 1973, *Melosira* C.A. Agardh, 1824. Иногда к ним присоединялись представители Chlorophyceae (2003, 2006 гг.), Euglenophyceae (2003, 2007, 2009, 2013 и 2014 гг.) и Dinophyceae (*Gymnodinium arcticum* Wulff, 1919 в 2007, 2009 и 2010 гг.).

В весенний период (май) температура воды колебалась от 0,9 °С в 2005 г. до 7,4 °С в 2016 г. (при

среднемноголетнем значении 4,29 °С). Характерная особенность – различное количество определённых таксонов в разные годы: от 4 в 2003 г. до 46 в 2015 г, не связанная с температурным режимом. Всего в этот сезон было обнаружено 200 таксонов микроводорослей из 7 отделов (см. табл. 2). Доминировали представители диатомовых из родов *Thalassiosira*, *Navicula* и *Skeletonema* R.K. Greville, 1865. В 2005 и 2013 гг. к группе доминант присоединялся *Gymnodinium arcticum* из динофитовых микроводорослей.

В летний сезон среднемноголетнее значение температуры воды составило 10,99 °С при колебаниях от 9,2–16,8 °С. Общее число таксонов микроводорослей в июльских пробах колебалось от 4 в 2001 г. до 59 в 2010 г. Всего за время исследований было обнаружено 222 таксона из 7 отделов (см. табл. 2). Состав преобладающих водорослей изменялся в разные годы, причём в значительной степени. Комплекс доминирующих таксонов летнего фитопланктона состоял в основном из диатомовых родов – *Navicula*, *Thalassiosira*, *Skeletonema*, *Cocconeis* C.G. Ehrenberg, 1837, *Chaetoceros* C.G. Ehrenberg, 1844. Одними из доминант также были представители: зелёных (*Pyramimonas Schmarda*, 1849) в 2003, 2006, 2007, 2011 и 2012 годах, эвгленовых в 2002, 2004, 2006, 2009 и 2013 годах, динофитовых (*Protoperidinium Bergh*, 1882, *Gymnodinium arcticum* и *Kryptoperidinium triquetrum* (Ehrenberg) U. Tillmann, M. Gottschling, M. Elbrächter, W.-H. Kusber & M. Hoppenrath, 2019) в 2001, 2008, 2011 и 2012 гг.

Пробы для анализа осеннего фитопланктона были отобраны в октябре – ноябре. Температура в этот период колебалась от 2,0 °С в 2002 г. до 7,2 °С в 2011 г. Среднемноголетнее значение температуры состави-

Таблица 2. Сезонные колебания числа видов основных систематических классов фитопланктона поверхностного горизонта пролива Печавковская Салма Онежского залива Белого моря в 2001–2016 гг.

Table 2. Seasonal variation in the number of species from the main taxonomic divisions of phytoplankton in the Pechavkovskaya Salma Strait in the Onega Bay of the White Sea in 2001–2016

Сезон	Отдел								Итого
	Bacillariophyceae	Dinophyceae	Chlorophyceae	Chrysothryxaceae	Cryptophyceae	Xanthophyceae	Euglenoidae	Cyanophyceae	
Зима	95	17	6	1	1	1	3	14	138
Весна	160	8	13	5	2	0	1	11	200
Лето	171	20	9	6	1	1	0	14	222
Осень	175	8	11	3	2	0	1	16	216
Всего таксонов	266	29	22	7	4	2	3	30	363

ло 4,32 °С, что сравнимо с таковыми данными весной. Всего в этот сезон было обнаружено 216 таксонов микроводорослей из 7 отделов (см. табл. 2). Видовое разнообразие осеннего фитопланктона находилось примерно на уровне весеннего: от 8 в 2002 г. до 48 видов в 2010 г. Явных доминантов в этот сезон не наблюдалось, обычно преобладали диатомовые водоросли, хотя их видовой состав мог несколько варьировать. Основными доминантами были представители родов *Melosira*, *Cocconeis*, *Synedra* C.G. Ehrenberg, 1830, *Thalassionema* A. Grunow ex C. Mereschkowsky, 1902.

На основе численности всех обнаруженных видов водорослей исследуемой части пролива Печаковская Салма для каждого отдельного года были рассчитаны индекс видового разнообразия сообщества (Шеннона) и индекс видового богатства (Менхиника). Индекс биоразнообразия Шеннона отражает сложность структуры сообщества и может изменяться от 0 до 5. Среднегоголетнее значение индекса Шеннона составляет 3,08 при колебаниях от 1,56 в 2004 г. и до 4,32 в 2012 г., что указывает на повышение сложности структуры сообщества фитопланктона. Индекс Менхиника отражает плотность видов или видовое богатство — один из главных компонентов биоразнообразия. Среднегоголетнее значение индекса Менхиника составило 5,9 при колебаниях от 4,4 в 2003 г. до 7,6 в 2010 г., что свидетельствует об увеличении видового богатства фитоценоза. Такие изменения индексов разнообразия происходили на фоне повышения средней температуры вод Печаковской Салмы (см. рис. 2).

В течение вегетационного периода численность, биомасса и комплекс доминирующих видов фитопланктона подвергались значительным колебаниям. Анализ динамики и распределения фитопланктона в различных районах моря осложняется возможностью их переноса в пространстве на большие расстояния и значительными флуктуациями численности во времени [Fennel, 1999]. Имеющиеся многолетние данные свидетельствуют, что обилие представителей исследуемых групп фитопланктона в одни и те же календарные сроки могут значительно различаться.

Выявить значимые тренды на фоне характерной для планктона высокой природной изменчивости затруднительно. В течение исследуемого периода средние значения численности, биомассы и количества видов фитопланктона подвергались значительным колебаниям, но вполне соответствовали сезонной изменчивости (см. табл. 3).

Численность микроводорослей в зимний период колебалась от 0,16 млн кл/м³ в 2004 г. до 75,36 млн кл/м³ в 2011 г. В весенних пробах фитопланктона, отобранных в четвертой декаде мая, численность микроводорослей колебалась от 2,00 млн кл/м³ в 2003 г. до 58,64 млн кл/м³ в 2011 г. Численность микроводорослей в летний период изменялась в большом интервале — от 0,40 млн кл/м³ в 2001 г. до 158,60 млн кл/м³ в 2012 г.

Динамика развития количественных показателей водорослей характеризуется ярко выраженной

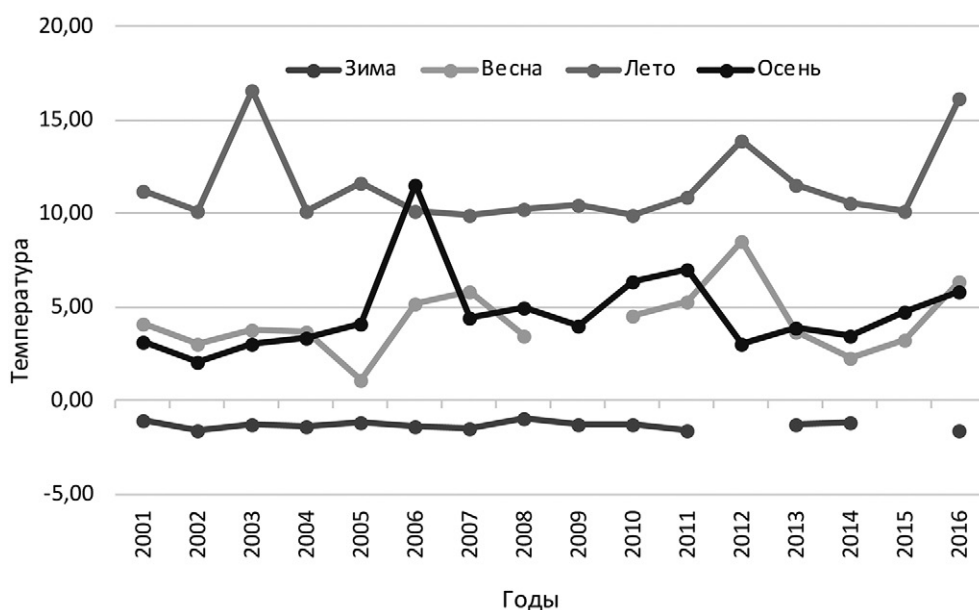


Рис 2. Многолетняя динамика сезонных значений температуры (°С) поверхностного горизонта в проливе Печаковская Салма в 2001–2016 гг.

Fig. 2. Long-term dynamics of seasonal temperature (°C) of the surface layer in the Pechakovskaya Salma Strait in 2001–2016

Таблица 3. Среднегодовое значения количественных характеристик фитопланктона поверхностного горизонта пролива Печаковская Салма Онежского залива Белого моря в 2001–2016 гг.**Table 3.** Long-term average quantitative characteristics of phytoplankton in the Pechakovskaya Salma Strait in the Onega Bay of the White Sea in 2001–2016

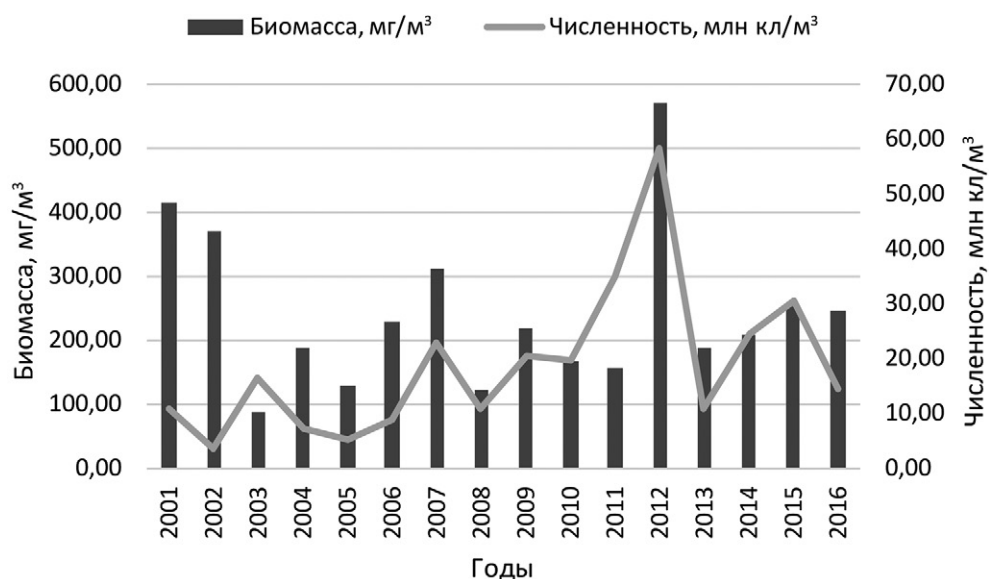
Гидрологический сезон	Численность, млн кл/м ³	Биомасса, мг/м ³	Количество таксонов в пробе
Зима (март)	$\frac{11,65}{0,16-75,36}$	$\frac{176,39}{20,43-818,30}$	$\frac{14}{2-26}$
Весна (май)	$\frac{17,57}{2,00-58,64}$	$\frac{226,25}{19,01-1168,80}$	$\frac{25}{4-46}$
Лето (июль-август)	$\frac{23,17}{0,40-158,60}$	$\frac{277,62}{40,12-960,20}$	$\frac{24}{4-59}$
Осень (октябрь)	$\frac{13,70}{0,70-103,20}$	$\frac{259,37}{34,00-1242,64}$	$\frac{26}{5-58}$
Среднегодовые показатели	17,34	240,72	22,43

сезонностью. Сильнее всего численность изменялась осенью: от минимальной в 2004 г. (0,70 млн кл/м³), до максимальной в 2012 г. (103,20 млн кл/м³). Наибольшие среднегодовое значения численности фитопланктона пришлось на лето – 23,17 млн кл/м³ и весну – 17,57 млн кл/м³, наименьшие на осень – 13,7 млн кл/м³ и зиму – 11,65 млн кл/м³, что совпадает с вегетационным периодом (см. табл. 3). Среднегодовые значения численности фитопланктона имеют довольно резкие колебания по годам (см. рис. 3).

Весной биомасса изменялась в широком диапазоне: от 19,01 мг/м³ в 2008 г. до 1168,80 мг/м³ в 2002 г., и была максимальной в 2001, 2004 и 2007 гг. К сере-

дине июня создаётся значительная масса планктона, которая сокращается в летний период (июль-август).

Минимальные значения биомассы фитопланктона в летний период наблюдались в 2011 г. (40,12 мг/м³), а максимальные – в 2012 г. (960,20 мг/м³). Осенью (октябрь-ноябрь) биомасса водорослей колебалась в пределах от 34,00 мг/м³ в начале ноября 2003 г. до 1242,64 мг/м³ в конце октября 2012 г. Биомасса в зимний период изменялась от 20,43 мг/м³ в 2009 г. до 818,30 мг/м³ в 2001 г. Таким образом, в сезонной динамике планктонных альгоценозов пролива Печаковская Салма отмечается два периода увеличения биомассы: летом – 1279,25 мг/м³ и осенью – 261,14 мг/м³, весенний период характерен меньшими

**Рис. 3.** Многолетняя динамика среднегодовых значений численности и биомассы фитопланктона поверхностного горизонта в проливе Печаковская Салма в 2001–2016 гг.**Fig. 3.** Long-term dynamics of the average annual abundance and biomass of phytoplankton in the Pechakovskaya Salma Strait in 2001–2016

показателями биомассы 231,46 мг/м³. Среднегодовые значения биомассы фитопланктона были максимальными в 2012 г. (см. рис. 3).

Интенсивность фотосинтеза водорослей определяется совокупностью межгодовых и сезонных факторов внешней среды. В Печаковской Салме средние значения концентрации хлорофилла а колебались по сезонам в небольших пределах от 0,44 мкг/л в зимний период до 0,65 мкг/л в летний период. Содержание хлорофилла а в планктоне традиционно рассматривается как показатель трофического состояния водоёма, используя для этого средние за сезон, летние или наиболее часто встречаемые величины [Алимов, 1989]. Изменения дополнительных пигментов (хлорофиллов b и c) были незначительны.

Хлорофилл b, присутствующий в хлоропластах зелёных водорослей, отмечен в меньших количествах, чем хлорофилл c, который содержится в клетках диатомовых, динофитовых и золотистых водорослей, что, вероятно, связано с преобладанием диатомовых водорослей в фитопланктоне губы. Содержа-

ние каратиноидов также изменялось незначительно и находилось на уровне суммы хлорофиллов (см. табл. 4).

Исследование продукционных показателей фитопланктонного сообщества и их изменений в районе Печаковской Салмы являются необходимыми для мониторинга всей экосистемы, так как эти данные в правильной интерпретации позволяют прогнозировать и отслеживать изменения основных трофических цепочек и всей экосистемы в целом. Основным продуктивным слоем в Белом море является слой 0–15 м практически во все сезоны [Алимов, 1989].

Значения первичной продукции (ПП), в Печаковской Салме, представленные для поверхностного горизонта варьировались в широком диапазоне. Это может быть обусловлено межгодовыми изменениями факторов внешней среды (погодными условиями, температурой, солёностью, освещённостью, количеством биогенных элементов и т.д.). В весенний и летний периоды отмечены высокие уровни фотосинтеза планктона (см. табл. 5).

Таблица 4. Среднемноголетние значения концентрации пигментов фитопланктона поверхностного горизонта пролива Печаковская Салма Онежского залива Белого моря в 2001–2016 гг. (в мкг/л).

Table 4. Long-term average concentration of phytoplankton pigments in the Pechakovskaya Salma Strait in the Onega Bay of the White Sea in 2001–2016 (µg/l)

Гидрологический сезон	Хлорофилл а	Хлорофилл b	Хлорофилл c	Сумма хлорофиллов	Каратиноиды
Зима	$\frac{0,44}{0,05-2,05}$	$\frac{0,82}{0,05-3,24}$	$\frac{1,02}{0,09-4,85}$	$\frac{2,27}{0,26-10,14}$	$\frac{2,81}{0,57-17,50}$
Весна	$\frac{0,57}{0,08-2,92}$	$\frac{0,56}{0,03-3,70}$	$\frac{0,77}{0,04-4,36}$	$\frac{1,89}{0,24-10,98}$	$\frac{2,28}{0,47-15,71}$
Лето	$\frac{0,69}{0,10-2,40}$	$\frac{0,37}{0,03-2,10}$	$\frac{0,52}{0,06-1,92}$	$\frac{1,57}{0,24-3,74}$	$\frac{1,59}{0,30-3,87}$
Осень	$\frac{0,65}{0,09-3,11}$	$\frac{0,44}{0,05-1,77}$	$\frac{0,69}{0,01-3,02}$	$\frac{1,77}{0,32-6,54}$	$\frac{1,85}{0,22-6,80}$
Среднегодовые показатели	0,60	0,52	0,71	1,82	2,05

Таблица 5. Среднемноголетние значения продукционных показателей фитопланктона поверхностного горизонта пролива Печаковская Салма Онежского залива Белого моря в 2001–2016 гг.

Table 5. Long-term average indices of phytoplankton production in the Pechakovskaya Salma Strait in the Onega Bay of the White Sea in 2001–2016

Гидрологический сезон	Продукция, мг С/м ³ ·сутки	P/B-коэффициент
Зима (март)	$\frac{16,33}{2,35-70,28}$	$\frac{2,64}{1,33-2,99}$
Весна (май)	$\frac{20,71}{2,22-97,37}$	$\frac{2,65}{2,32-3,08}$
Лето (июль-август)	$\frac{25,52}{4,37-81,28}$	$\frac{2,55}{2,29-2,91}$
Осень (октябрь)	$\frac{23,67}{3,76-103,03}$	$\frac{2,59}{2,21-2,90}$
Среднегодовые показатели	22,13	2,60

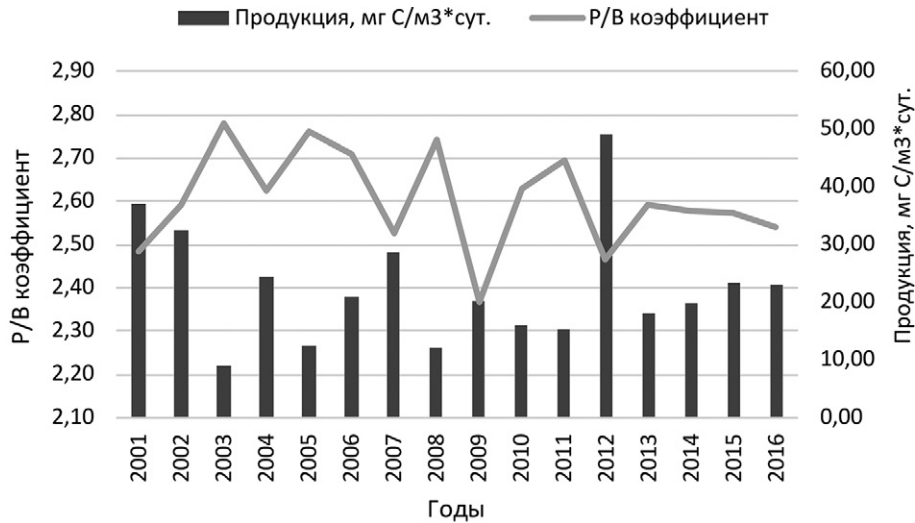


Рис. 4. Многолетняя динамика среднегодовых значений продукции и Р/В-коэффициента фитопланктона поверхностного горизонта в проливе Печаковская Салма в 2001–2016 гг.

Fig. 4. Long-term dynamics of average annual production and P/B-coefficient of phytoplankton in the Pechakovskaya Salma Strait in 2001–2016

Однако следует отметить, что весной наблюдения проводились в конце мая, когда пик цветения фитопланктона, обусловленный сходом льда, уже прошёл. Осенью и зимой при низкой температуре воды и освещённости величины ПП обычно находились на низком уровне. Однако в последние годы отмечается увеличение продуктивности что, вероятно, связано с повышением температуры воды (см. рис. 4) [Бергер, 2007].

В целом за 16 лет исследований наивысшие среднесезонные продукционные показатели были отмечены в период гидрологического лета (25,52 мг С/м³·сут.), среднеосенний показатель оказался чуть ниже и составил 23,67 мг С/м³·сут., весенний период в среднем оказался немногим более продуктивным (средний показатель составил 20,71 мг С/м³·сут.), чем зимний (16,33 мг С/м³·сут.) (см. табл. 5). Таким образом, наивысшую продукционную активность фитопланктонное сообщество Печаковской Салмы в среднем проявляло в период гидрологического лета и осени, хотя для Белого моря в целом продукционные максимумы фитопланктона характерны для гидрологической весны. В шестнадцатилетнем ряду исследований минимальная продуктивность наблюдалась в зимний период 2009 г. (2,35 мг С/м³·сут.), а максимальная (70,28 мг С/м³·сут.) — в 2001 г. Весенний минимум продуктивности фитопланктона был отмечен в 2008 г. (2,22 мг С/м³·сут.), а максимум пришёлся на 2002 г. и составил 97,37 мг С/м³·сут.; летние минимум и максимум принадлежали 2011 и 2012 гг. и составили 4,37 и 81,28 мг С/м³·сут., соответственно.; осенние значения были минимальными в 2003 г. (3,76 мг С/м³·сут.)

и максимальными в 2012 г. (103,03 мг С/м³·сут.). Среднегодовой показатель первичной продукции за весь период исследований составил 22,13 мг С/м³·сут. при минимуме 8,25 мг С/м³·сут. в 2003 г. и максимуме 48,93 мг С/м³·сут. в 2012 г. (см. рис. 4). Следует отметить, что значения первичной продукции фитопланктона поверхностного слоя пролива Печаковская Салма, рассчитанные косвенным методом [Шемшур и др., 1990], были меньше натуральных данных для Онежского залива, определённых с помощью кислородного и радиоуглеродного методов [Бергер, 2007; Чугайнова, Македонская, 2009].

Важной продукционной характеристикой также служит Р/В-коэффициент (отношение продукции к биомассе за какой-либо промежуток времени), который показывает степень фотосинтетической активности единицы биомассы фитопланктона. В районе Печаковской Салмы суточный Р/В-коэффициент изменялся в диапазоне от 1,33 до 2,99. Наибольшие среднесезонные показатели Р/В-коэффициента были отмечены в период гидрологической весны и конца зимы (2,65 и 2,64, соответственно), среднеосенний показатель составил 2,59 и оказался чуть выше летнего — 2,54. За весь период наблюдений минимальный Р/В-коэффициент в зимний период (1,33) был обнаружен в 2009 г., а максимальный (2,99) — в 2002 г. Весенний минимум коэффициента был отмечен в 2007 г. (2,32), а максимум пришёлся на 2008 г. и составил 3,08; летние минимум и максимум принадлежали 2001 и 2011 гг. и составляли 2,29 и 2,91, соответственно; осенние значения были минимальными в 2012 г. (2,21) и максимальными в 2005 г.

(2,90). Среднегодовой показатель суточного Р/В-коэффициента за весь период исследований составил 2,63, при минимуме 2,37 в 2009 г. и максимуме 2,78 в 2003 г. (см. рис. 4).

По статистическим данным видно, что разброс элементов выборки относительно среднего значения самый высокий по биомассе – 233,99; самый низкий по Р/В-коэффициенту – 0,22. Наиболее часто встречающиеся значения в выборке повторяются в биомассе – 88,00, а минимальные повторения по температуре – минус 1 °С (см. табл. 6).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате исследований выяснилось, что в последние годы наблюдений в водах пролива Печаковская Салма Онежского залива Белого моря наблюдалось повышение температуры воды в весенний, летний и, особенно, осенний периоды. Солёность менялась незначительно и была довольно стабильной в течение года. Рассмотренные факторы влияют на состав и распределение фитопланктона, а также оказывают косвенное воздействие на его биологическую продуктивность.

В исследованном проливе было обнаружено 363 таксона микроводорослей, принадлежащих к 8 отделам. Наиболее богато представлены отделы Bacillariophyta – 266 таксонов (75–80%), Cyanophyta – 30, Dinophyta – 29 и Chlorophyta – 22 таксона. В целом по составу ведущих родов, семейств и порядков исследованную планктонную альгофлору можно охарактеризовать как диатомово-цианобактериальную с заметным участием динофитовых и зелёных водорослей. Однако зелёные микроводоросли и цианобактерии встречались

единично и не оказывали существенного влияния на формирование общей численности и биомассы фитопланктона. Наиболее бедным было видовое разнообразие зимнего фитопланктона, а наиболее богатым – летнего. Осенью количество обнаруженных таксонов микроводорослей несколько выше, чем весной. Индекс биотической дисперсии Коха составил 90%, что говорит о максимально высокой степени схожести видового состава фитопланктона Печаковской Салмы по годам, несмотря на изменения факторов среды. Среднемноголетнее значение индекса видового разнообразия сообщества Шеннона составляет 3,08 при колебаниях от 1,56 в 2004 г. и до 4,32 в 2012 г., что указывает на повышение сложности структуры сообщества фитопланктона. Среднемноголетнее значение индекса видового богатства Менхника составило 5,92 при колебаниях от 4,4 в 2003 г. до 7,6 в 2010 г., что свидетельствует об увеличении видового богатства фитоценоза.

Качественные и количественные характеристики фитопланктона в районе исследований в разные годы имеют явно выраженные сезонные отличия, что является вполне закономерным явлением. Содержание фотосинтетических пигментов в водах пролива Печаковская Салма представлено широким диапазоном величин, свидетельствующим о значительной пространственной изменчивости обилия фитопланктона. Сезонные и межгодовые изменения продуктивности планктонных водорослей можно объяснить динамикой погодных и гидрологических условий. Причины межгодовых вариаций продуктивности фитопланктона в один и тот же биологический сезон разных лет остаются пока недостаточно раскрытыми. Следует отметить, что значения первичной продук-

Таблица 6. Статистические характеристики гидробиологических показателей и параметров среды в поверхностном слое воды пролива Печаковская Салма Онежского залива Белого моря в 2001–2016 гг.

Table 6. Statistical characteristics of hydrobiological indicators and environmental parameters in the surface layer of the Pechakovskaya Salma Strait in the Onega Bay of the White Sea in 2001–2016

Статистическая характеристика	Численность, млн кл./м ³	Биомасса, мг/м ³	Количество видов в пробе	Хлорофилл а, мг/м ³	Продукция, мг С/м ² · сутки	Р/В коэффициент	Температура, °С	Солёность
Среднее значение	17,34	241,15	22,43	0,60	22,13	2,59	5,41	25,32
Стандартное отклонение	22,21	233,99	12,17	0,59	19,69	0,22	4,82	3,02
Медиана	9,44	145,68	22,00	0,36	14,33	2,62	4,9	26,35
Мода	0,48	88,00	24,00	0,22	4,45	2,66	-1	26,70
Максимальное значение	158,60	1242,64	59,00	3,11	103,03	3,08	16,8	28,47
Минимальное значение	0,160	19,010	2,000	0,05	2,22	1,33	-1,7	5,1

ции фитопланктона поверхностного слоя пролива Печаковская Салма, рассчитанные косвенным методом (по формуле Шемшура) были меньше натуральных данных для Онежского залива, определённых с помощью кислородного и радиоуглеродного методов. Полученный диапазон значений суточных Р/В-коэффициентов фитопланктона для пролива позволяет оценивать воздействие на водные биоресурсы и среду их обитания.

В исследованном районе Онежского залива Белого моря антропогенного влияния на показатели жизнедеятельности фитопланктона в 2001–2016 гг. не выявлено, что даёт возможность использовать полученные характеристики планктонного альгоценоза как фоновые для сравнения с другими участками моря в районе Соловецкого архипелага.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии у них конфликта интересов.

Соблюдение этических норм

Все применимые этические нормы соблюдены.

Финансирование

Работа выполнена по заданию Федерального агентства по рыболовству в рамках государственной работы: Осуществление государственного мониторинга водных биологических ресурсов во внутренних водах, в территориальном море Российской Федерации, на континентальном шельфе Российской Федерации и в исключительной экономической зоне Российской Федерации, в Азовском и Каспийском морях, подраздел: Осуществление мониторинга среды обитания водных биологических ресурсов, метеорологических и океанографических условий в арктических морях в 2001–2016 гг.

ЛИТЕРАТУРА

- Алимов А.Ф. 1989. Введение в продукционную гидробиологию. Л.: Гидрометеиздат. С. 30–31.
- Бергер В.Я. 2007. Продукционный потенциал Белого моря. Исследования фауны морей. СПб: ЗИН РАН. 292 с.
- Диатомовый анализ. 1949. Под ред. А.И. Прошкиной-Лавренко. М.: Геолог. литер. Т. 2. 444 с., Т. 3. 594 с.
- Ильяш Л.В., Житина Л.С., Фёдоров В.Д. 2003. Фитопланктон Белого моря. М.: Янус-К. 168 с.
- Киселёв И.А. 1957. Особенности распределения фитопланктона в Белом море // Материалы по комплексному изучению Белого моря. М. — Л. Вып.1. С. 282–304.
- Курсанов Л.И. 1953. Определитель низших растений. М.: Советская наука. Т. 2. 312 с.

Петров Ю.А. 1967. Синезеленые и диатомовые водоросли литорали Большого Соловецкого острова (Белое море) // Новости систематики низших растений. Л.: Наука. С. 15–20.

Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений. 1983. / ред. Абакумов В.А. Л.: Гидрометеиздат. 192 с.

Сапожников В.В. 2003. Руководство по химическому анализу морских и пресных вод при экологическом мониторинге рыбохозяйственных водоемов и перспективных для промысла районов Мирового океана. М.: Изд-во ВНИРО. 140 с.

Виноградов М.Е. 1983. Современные методы количественной оценки распределения морского планктона. М.: Наука. 154 с.

Солянкин Е.В., Зозуля С.А., Кровнин А.С., Масленников В.В. 1991. Термохалинная структура и динамика вод Белого моря летом 1991 г. // Экосистема Белого моря: Сб. научн. трудов. М.: ВНИРО. С. 8–25.

Тиходеева М.Ю., Лебедева В.Х. 2015. Практическая геоботаника (анализ состава растительных сообществ): учеб. пособие. СПб: Изд-во С. Петерб. ун-та. 166 с.

Чугайнова В.А., Македонская И.Ю. 2009. Первичная продуктивность фитопланктона в проливе Печаковская Салма Белого моря в летний период. // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоёмов Европейского севера. Мат. XVIII Межд. конф. 5.10–8.10. 2009 г. Петрозаводск. С. 605–607.

Чугайнова В.А. 2010. Комплексные исследования экосистемы Онежского залива Белого моря в 2001–2008 гг. // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Мат. XI Всерос. конф. с междунар. участием. С.-Петербург, 9.11–11.11 2010 г. ЗИН РАН. СПб. С. 205–206.

Шемшура В.Е., Финенко З.З., Бурлакова З.П., Крупаткина Д.К. 1990. Оценка первичной продукции морского фитопланктона по хлорофиллу а, относительной прозрачности и спектрам восходящего излучения // Океанология. Т. 30, Вып. 3. С. 479–485.

Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. 2003. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. Тольятти: ИЭВБ РАН. 463 с.

Koch L.P. Index of biotal dispersity // Ecology. 1957. V.38, № 1. P. 145–148

Shannon C.E., Weaver W. The mathematical theory of communication. Urbana: The Univ. of Illinois Press, 1949. 117 p.

Fennel W., 1999. Theory of the Benguela upwelling system. Journal of Physical Oceanography 29, P. 177–190

REFERENCES

- Alimov A.F. 1989. Introduction to Productional Hydrobiology. Gidrometeoizdat Press, Leningrad. Pp. 30–31 (In Russian).
- Berger V. Ya. 2007. The production potential of the White Sea. Studies of the fauna of the seas. Vol. 60 (68). — St. Petersburg: ZIN RAS. 292 pp.
- Kryshovich A. N. 1949. Diatom Analysis. In three vol. "Geologicheskaya Literatura" Press, Moscow. Vol. 3, 594 pp. Vol. 2, 435 pp. (In Russian).

- Ilyash L.V., Zhitina L.S., Fedorov V.D.* 2003. Phytoplankton in the White Sea. Yansk – K Press, Moscow. 168 pp. (In Russian).
- Kiselev I.A.* 1957. Particularities of Phytoplankton Distribution in the White Sea. *In* Collected Materials on Comprehensive Studies on the White Sea, pp. 282–304. Issue 1. Leningrad Press, Moscow (In Russian).
- Kursanov L.I.* 1953. Manual for the Identification of Inferior Plants. Vol. 2. Sovetskaya Nauka Press, Moscow. 312 pp. (In Russian)
- Petrov Yu.A.* 1967. Blue-green Algae and Diatoms in the Littoral of Bolshoy Solovetsky Island (White Sea). *In* News of the Taxonomy of Lower Plants, pp. 15–20. Nauka Press, Leningrad. (In Russian)
- Abakumov V.A.* 1983. Guidelines for the Methods of Biological Analysis of Seawater and Bottom Sediments. Gidrometeoizdat Press, Leningrad. 192 pp. (In Russian)
- Sapozhnikov V.V.* 2003. Guidelines for the Chemical Analysis of Sea and Fresh Waters in the Environmental Monitoring of Fishery Water Bodies and the World Ocean Areas with Fisheries Potential. VNIRO Press, Moscow. 140 pp. (In Russian)
- Vinogradov M.E.* 1983. Advanced Techniques for Quantitative Assessment of the Marine Plankton Distribution. Nauka Press, Moscow. 154 pp. (In Russian)
- Solyankin E.V., Zozulya S.A., Krovnin A.S., Maslennikov V.V.* 1994. Thermohaline Structure and Dynamics of the White Sea Waters in Summer 1991. *In* Ecosystem of the White Sea: Proceedings, pp. 8–25. VNIRO Press, Moscow (In Russian).
- Tikhodeeva M. Yu., Lebedeva V. Kh.* 2015. Applied Geobotany. Analysis of the Composition of Plant Communities: Textbook. St. Petersburg University Press, St. Petersburg. 166 pp. (In Russian)
- Chugainova V.A., Makedonskaya I.Y.* 2009. Primary productivity of phytoplankton in the Pechakovskaya Salma Strait of the White Sea in summer. *In* Biological resources of the White Sea and inland water bodies of the European North. – Proceedings of the XVIII International Conference (5–8 October 2009, Petrozavodsk), pp. 605–607 (In Russian).
- Chugainova V.A.* 2010. Comprehensive Studies on the Ecosystem in the Onega Bay of the White Sea in 2001–2008. *In* Issues of Studies, Sustainable Use and Protection of Natural Resources in the White Sea: Proceedings of the XI All-Russian Conference with International Participation (9–11 November 2010, St. Petersburg), pp. 205–206. Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg (In Russian).
- Shemshura V.E., Finenko Z.Z., Burlakova Z.P., Krupatkina D.K.* 1990. Assessment of the Primary Production of Marine Phytoplankton by Chlorophyll *a*, Relative Transparency and Upstream Spectra. *Okeanologiya*, 30 (3): 479–485. (In Russian).
- Shitikov V.K., Rosenberg G.S., Zinchenko T.D.* 2003. Quantitative Hydroecology: Methods of Systematic Identification. Institute of Ecology of Volga Basin RAS, Togliatti. 463 pp. (In Russian)
- Koch L.P.* 1957. Index of Biotal Dispersion. *In* Ecology. Vol. 38 (1), pp. 145–148.
- Shannon C.E., Weaver W.* 1949. The Mathematical Theory of Communication. Urbana: The University of Illinois Press, 117 pp.
- Fennel W.* 1999. Theory of the Benguela upwelling system // *J. of Physical Oceanography* 29, P. 177–190

Поступила в редакцию 31.07.2021 г.
Принята после рецензии 03.10.2021 г.