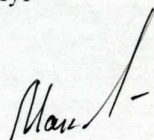


РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
КОЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
Мурманский морской биологический институт



На правах рукописи

МАКАРЕВИЧ Павел Робертович

**СТРУКТУРА И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ
ПЛАНКТОННЫХ АЛГОЦЕНОЗОВ
ЭСТУАРНЫХ ЭКОСИСТЕМ ШЕЛЬФОВЫХ МОРЕЙ**

специальность 25.00.28 – океанология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Мурманск
2004

Работа выполнена в Мурманском морском биологическом институте
Кольского научного центра Российской академии наук

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук Э.Л. Орлова
доктор биологических наук, профессор А.Н. Камнев
доктор биологических наук, профессор Н.Г. Журавлева

Ведущая организация:

Мурманский государственный технический университет (МГТУ)

Защита состоится " 1 " июня 2004 г. в ¹⁰ час. ⁰⁰ мин. на заседании диссертационного
совета Д 002.140.01 при Мурманском морском биологическом институте Кольс-
кого научного центра Российской академии наук по адресу: 183010, г. Мурманск,
ул. Владимирская, 17

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ММБИ КНЦ РАН

Автореферат разослан " 15 " апреля 2004 г.

ученый секретарь
диссертационного совета
кандидат географических наук



Е.Э. Кириллова

Актуальность исследования. Изучение эстуарных экосистем за последние десятилетия стало одним из приоритетных направлений в мировой океанологии. Актуальность этой теме придает тот факт, что эстуарные циркуляции являются основными зонами взаимодействия континентальных и морских вод. Вследствие этого главная биосферная функция эстуарных зон заключается прежде всего в том, что именно они выполняют роль основных геохимических граничных структур, через которые осуществляется обмен веществом и энергией между континентами и океанами.

В силу исторических причин эстуарные зоны оказались также районами наиболее интенсивной антропогенной нагрузки, так как на акватории водоемов этого типа расположено абсолютное большинство крупных морских портов. Исследуемые в рамках настоящей работы бассейны – не исключение. Помимо прямой индустриальной нагрузки, эстуарии (как конечные пункты водосбора с обширных территорий) принимают огромный груз аллохтонного вещества антропогенной природы. Таким образом, кроме естественной барьерной роли, эстуарные зоны выполняют функции по переработке, перераспределению и накоплению широкого спектра соединений и ионов искусственного происхождения. Отсюда с неизбежностью вытекает необходимость самого тщательного изучения характера этой нагрузки на биотические компоненты эстуарных экосистем.

Исследования эстуариев имеют длительную историю, и было бы бессмысленным ограничиваться в своих изысканиях простым накоплением фактологического материала – и без того неимоверно огромного. Научную идеологию современного исследования составляет сравнительный анализ широкого круга объектов с целью выявления закономерностей, общих для рассматриваемого класса природных систем. В связи с этим в качестве основных объектов изучения нами был выбран ряд эстуарных водоемов, представляющих основные географические типы: арктический (Печорская губа Баренцева и Обская губа Карского морей), субарктический (Кольский залив Баренцева моря) и умеренный (Таганрогский залив Азовского моря). Несмотря на значительную географическую удаленность друг от друга, общей для всех этих бассейнов является одна функция – они принимают значительные объемы континентального стока и поэтому являются районами интенсивного процессинга и многоступенчатой трансформации и переноса вещества и энергии материкового происхождения в морские экосистемы.

Разнообразие объектов исследования, несомненно, открывает широкое поле как для теоретических обобщений, так и для прикладных (природоохранных, марикультуры) разработок.

Получение достоверной картины функционирования эстуарных экосистем позволит ответить на два важнейших вопроса: каков продукционный потенциал данных районов, и какими могут быть последствия для морских организмов при его интенсивном использовании человеком.

Основным компонентом эстуарных экосистем, определяющим в конечном итоге всю их структуру и ход протекающих в них биологических процессов, являются пелагические микроводоросли – главные, если не единственные, продуценты органического вещества в эстуарных водоемах. Если по фаунистике эстуариев морей России существует большое количество работ (Хлебович, 1986; Старобогатов, 1970), то публикации по планктонным альгоценозам практически отсутствуют. Данная работа направлена, в том числе, на восполнение пробелов в этой области знаний.

Цель и основные задачи исследования. Целью настоящего исследования явилось выявление общих структурно-функциональных закономерностей формирования планктонных альгоценозов в экосистемах крупных бассейнов эстуарного типа в Баренцевом, Карском, Азовском морях. В связи с этим решались следующие задачи:

1. Изучение видового состава и количественных характеристик эстуарных планктонных альгоценозов.
2. Оценка биоразнообразия эстуарной планктонной альгофлоры.
3. Сравнительный анализ структуры, особенностей функционирования и сукцессионных циклов сообществ пелагических микроводорослей в экосистемах эстуариев шельфовых морей.
4. Установление основных биологических и гидрологических механизмов, определяющих высокий первично-продукционный потенциал эстуарных экосистем.
5. Исследование потенциальной экологической роли стоковой биомассы пресноводной планктонной флоры в формировании высокопродуктивных зон в морских экосистемах, находящихся под непосредственным влиянием эстуарного вод.
6. Оценка влияния природных и антропогенных факторов на структуру эстуарных пелагических фитоценозов.

Научная новизна и теоретическая значимость работы. В результате многолетних исследований сезонной динамики фитопланктонных сообществ северо-европейских высокобореальных и арктических эстуарных экосистем сформулирована концепция структуры годового цикла эстуарных фитоценозов.

На основании обобщения многолетнего материала определены механизмы формирования и закономерности функционирования высокопродуктивных зон в эстуарных районах Баренцева, Карского и Азовского морей.

Впервые использован популяционно-видовой подход для изучения эстуарного фитопланктона как сложной биологической системы, обладающей определенной формой организации, структурой и взаимодействием между элементами.

Впервые для Обской и Печорской губ, Кольского и Таганрогского заливов проведена ревизия и инвентаризация видового состава планктонных микроводорослей. Установлена структура и распределение доминирующих компонентов пелагических альгоценозов, оценено их разнообразие, определены основные закономерности пространственной и сезонной изменчивости.

Дана сравнительная характеристика структуры и функционирования микроводорослевых сообществ эстуарных экосистем Баренцева, Карского и Азовского морей.

Практическое значение работы. Полученные результаты широко используются для организации систем постоянного экологического мониторинга и проведения экологической экспертизы при строительстве и эксплуатации объектов промышленных и добывающих предприятий (нефтеперегрузочные терминалы в Кольском заливе и Печорском море, районы разведки и добычи нефти и газа в Обской, Печорской губах).

Оригинальные данные, приведенные в работе, могут применяться для оценки продуктивности эстуариев и прилегающих к ним морских участков при построении имеющих прогностическое значение динамических моделей морских экосистем.

Проведена ревизия видовых списков фитопланктона Баренцева и Карского морей. На основе систематизации всех доступных литературных, архивных и оригинальных материалов сформирована биологическая база данных по планктонным организмам арктических морей и создан электронный альбом фотоизображений планктонных водорослей с полными таксономическими и библиографическими аннотациями. Вышеперечисленный материал лег в основу электронного биологического атласа морей Арктики, который может широко применяться в учебных учреждениях при составлении курсов по альгологии, гидробиологии и экологии.

Защищаемые положения. Основным положением, защищаемым в настоящей работе, является концепция формирования структуры и функционирования сообществ пелагических микроводорослей в экосистемах эстуарных зон шельфовых морей.

Структура годового сукцессионного цикла планктонных фитоценозов эстуарных экосистем включает: зимнюю стадию покоя; фазу цветения криофлоры; весенний сукцессионный цикл и фазу летне-осеннего сбалансированного развития.

Таксономический состав и динамика развития сообществ пелагических микроводорослей в бассейнах эстуарных зон Баренцева, Карского и Азовского морей демонстрируют общее сходство показателей.

Апробация работы. Основные положения и материалы работы были представлены и обсуждены на Международном семинаре «Проблемы экосистем заливов, фьордов, эстуариев морей Арктики и юга России» (г. Ростов-на-Дону, май 1998 г.), Международной конференции «Вековые изменения морских экосистем Арктики. Климат, морской перигляциал, биопродуктивность» (г. Мурманск, май 2000 г.), Международном семинаре «Формирование международной Базы океанографических и гидробиологических данных» (США, г. Вашингтон, март 2000 г.), Международном научном семинаре «Проблемы биологии и геологии в связи с перспективой рыболовства и нефтегазодобычи в Азовском море», (г. Ростов-на-Дону, сентябрь 2000 г.), Международной конференции «Биологические основы устойчивого развития прибрежных морских экосистем» (г. Мурманск, апрель 2001 г.), рабочем совещании в рамках российско-финской программы изучения Печорского моря (Финляндия, г. Хельсинки, май 2001 г.), VIII съезде Гидробиологического общества РАН (г. Светлогорск, сентябрь 2001 г.), 1-ом рабочем совещании по выработке научной политики в полярных регионах стран центральной и восточной Европы (Болгария, г. София, август 2002 г.).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 124 работы в отечественных и зарубежных изданиях.

Структура и объем работы. Диссертация изложена на 345 страницах, включает 19 таблиц, 53 рисунка, состоит из введения, семи глав, выводов, приложения, списка использованной литературы, включающего 317 источников из которых 97 иностранных.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для настоящей работы послужили сборы планктонных проб, проведенные в 35 экспедициях в Баренцевом, Карском и Азовском морях в период с 1981 по 2003 гг., в 24 из которых участвовал автор. Дополнительно использовались пробы, отобранные в береговых экспедициях по Кольскому заливу и на биостанции ММБИ в губе Хлебной в период с 1998 по 2001 гг. – 158 проб на 71

станции. Всего отобрано и обработано на качественный и количественный состав 2497 проб с 927 станций.

Отбор, концентрация, фиксация проб, количественный учет и определение таксономического состава фитопланктона проводились стандартными, принятыми в отечественной и зарубежной гидробиологии, методами (Dodson, Thomas, 1964; Руководство..., 1977; Руководство..., 1980; Ведерников, Суханова, 1979; Суханова, 1983; Михеева, 1989; Макаревич и др., 1989).

В основу классификации планктонных микроводорослей положены системы, принятые М. Парке и П. Диксоном (Parke, Dixon, 1976), А.И. Прошкиной-Лавренко и И.В. Макаровой (1968), Ж. Доджем (Dodge, 1985), К. Стармахом (Starmach, 1985), З. Глезер с соавт. (1988).

Для оценки сходства таксономического состава микроводорослевых сообществ различных водоемов была выбрана качественная версия коэффициента Серенсена (Sorensen, 1948) - он же коэффициент Серенсена-Чекановского, Дайса и пр. (Шмидт, 1984; Clarke, Warwick, 1994).

При установлении экологической принадлежности микроводорослей автор следовал системе Р. Кольбе (Kolbe, 1927) с изменениями и дополнениями (Прошкина-Лавренко, 1953; Foged, 1964). Согласно этой системе водоросли по отношению к солености (галобности) подразделяются на три экологические группы - олигогалобы, мезогалобы и эвгалобы.

Глава 2. ГИДРОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ЛЕДОВЫЙ РЕЖИМ ПЕЛАГИЧЕСКИХ ЭСТУАРНЫХ БИОТОПОВ

Приводится информация по литературным источникам о гидрологических условиях и ледовом режиме исследуемых водоемов. Анализируются данные о речном стоке и пресноводном балансе, о сгонно-нагонных явлениях и приливно-отливных процессах. Рассмотрена динамика и термохалинная структура эстуарных вод. Подчеркивается, что процессы функционирования планктонных альгоценозов непосредственно связаны с гидрологическими условиями водоема, которые и определяют биопродукционные характеристики, особенности сезонной изменчивости и видовое разнообразие фитопланктонных сообществ.

Представлена характеристика ледовых условий рассматриваемых эстуарных районов, как фактора, оказывающего большое влияние на формирование сезонного хода развития фитоценозов, определяющего начало вегетационного периода, уровни весеннего пика цветения и сроки протекания сезонных сукцессионных циклов.

Глава 3. ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ФИТОПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВ В ПРИБРЕЖНЫХ МОРСКИХ ЭКОСИСТЕМАХ

В настоящей главе приведена краткая характеристика общих закономерностей развития пелагических фитоценозов прибрежных областей Баренцева, Карского и Азовского морей, как акваторий, непосредственно примыкающих к эстуарным зонам. На основе собственных и литературных данных построена целостная картина функционирования фитопланктонных сообществ прибрежных морских экосистем в течение всего годового сукцессионного цикла.

Основные черты функционирования планктонных альгоценозов прибрежных зон Баренцева, Карского и Азовского морей можно изложить следующим образом.

В течение года проходит только один полный сукцессионный цикл фитопланктона, начинающийся цветением облигатно автотрофных форм неритических диатомовых, и заканчивающийся очень развитым в таксономическом отношении миксотрофным сообществом динофлагеллят и диатомей – космополитных и бореальных форм.

Максимальный вклад в формирование валовой биомассы фитопланктона вносят диатомовые и динофитовые водоросли. В весенний, осенний и зимний период в микроводорослевом сообществе доминируют диатомовые, летом – динофитовые, диатомовые и зеленые.

Внутригодовая динамика развития общей биомассы фитопланктона имеет вид двухвершинной кривой, т.е. в течение года наблюдается два максимума развития фитопланктона. Первый максимум – ранневесенний, формируется в марте-апреле, второй – летний, имеет место в июле-августе. Существует так менее выраженный и не проявляющийся ежегодно осенний максимум в сентябре-октябре.

Минимальные количественные значения микроводорослей отмечаются в поздневесенний сезон (май-июнь) и в зимний период (декабрь-февраль).

Продукционный цикл пелагических фитоценозов прибрежных областей Баренцева, Карского и Азовского морей можно разделить на три фазы: (1) первичного синтеза, (2) смешанного и (3) вторичного синтеза.

Глава 4. СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПЛАНКТОННЫХ АЛЬГОЦЕНОЗОВ МОРСКИХ ЭСТУАРНЫХ ЭКОСИСТЕМ

4.1. Кольский залив Баренцева моря

Таксономический анализ фитопланктона показал, что в Кольском заливе наиболее флористически разнообразно представлен отдел диатомовых водорослей. В данной группе обнаружено 220 таксонов рангом ниже рода, с преобладанием представителей (118) pennатных диатомей. На втором месте стоят динофитовые водоросли – 85 видов, представителей зеленых водорослей зафиксировано 61. Остальные отделы представлены незначительно, а именно на все группы приходится лишь 19 %. Полная таксономическая структура планктонного альгоценоза представлена на рис. 1.

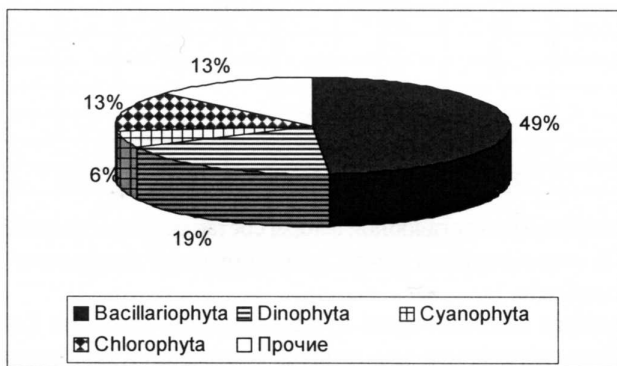


Рис. 1. Таксономическая структура планктонного альгоценоза экосистемы Кольского залива Баренцева моря, % от общего числа видов

В течение годового цикла экологическая и фитогеографическая (равно как и таксономическая) структура фитопланктона претерпевает значительные изменения. Так, весенняя фаза развития микроводорослей характеризуется комплексом, представленным в подавляющем большинстве неритическими формами арктобореального происхождения. В ходе второй половины вегетационного периода (лето, осень, зима) наблюдается постепенное замещение неритических форм океаническими при одновременном увеличении доли в сообществе космополитных и бореальных видов.

В целом фитоценоз, развивающийся в Кольском заливе, может быть охарактеризован как неритический арктобореальный комплекс видов, формирующийся с широким участием космополитных форм.

Исследование экологических характеристик таксонов микроводорослей показало лидирование по количеству эвгалобов (табл. 1), менее обильно были представлены олигогалобы.

Т а б л и ц а 1

Экологическая характеристика планктонного альгоценоза эстуарной экосистемы Кольского залива Баренцева моря

Отдел	Экологические группы					
	Олигогалобы		Мезогалобы		Эвгалобы	
	Кол-во видов	%	Кол-во видов	%	Кол-во видов	%
Bacillariophyta	51	29.1	22	53.7	147	62.3
в том числе:						
Centrophyceae	10	5.7	2	7.3	89	37.7
Pennatophyceae	41	23.4	19	46.4	58	24.6
Dinophyta	8	4.6	2	4.9	75	31.9
Сyanophyta	25	14.3	-	-	-	-
Chlorophyta	60	34.3	-	-	1	0.4
Chrysophyta	10	5.7	5	12.1	4	1.7
Cryptophyta	8	4.6	4	9.8	-	-
Euglenophyta	10	5.7	3	7.3	2	0.8
Haptophyta	-	-	2	4.9	2	0.8
Prasinophyta	-	-	3	7.3	5	2.1
Xanthophyta	3	1.7	-	-	-	-
Всего	175	100	41	100	236	100

Основу эвгалообной и мезогалообной флоры составляли представители отдела Bacillariophyta. В олигогалообной флоре доминирующее положение занимали зеленые водоросли (табл. 1).

Проведя анализ особенностей сукцессионной системы фитоценоза эстуарной зоны Кольского залива, можно представить схему, демонстрирующую структуру экологических событий сезонного развития микрофитопланктонного сообщества. Весеннее развитие фитопланктона начинается в марте мелководных и прикромочных районах, и только потом разворачивается по всей акватории залива. Для этой стадии сукцессионного цикла планктонного альгоценоза отмечаются максимальные показатели обилия за весь период вегетации. Смена весенней стадии сукцессии летней и далее осенней происходит посредством приноса в залив с морскими прибрежными водами комплекса микроводорослей в основном атлантического происхождения. Зимняя стадия сукцессии характеризуется угасанием активности фитоценоза – численность и биомасса падают до минимальных значений за весь годовой цикл развития. В пелагиали доминируют миксотрофные и гетеротрофные водоросли.

Несмотря на значительные вариации таксономического состава пелагических водорослей вследствие межгодовой изменчивости, основные фазы

сукцессионного цикла микрофитопланктона и время их наступления являются достаточно стабильными характеристиками сезонной динамики эстуарной пелагической экосистемы данного водоема.

Таким образом, можно констатировать, что микрофитопланктон Кольского залива в основной своей массе представлен таксонами отделов Bacillariophyta и Dinophyta с небольшой долей участия представителей Chlorophyta и Chrysophyta. Биомасса и численность фитоценоза Кольского залива колеблются в зависимости от стадии сезонной сукцессии, и их значения выше характерных для прибрежной зоны Баренцева моря.

4.2. Обская губа Карского моря

В ходе исследований и работы с литературными источниками для эстуарной зоны Обской губы было зарегистрировано 383 вида микроводорослей, принадлежащих к 9 отделам: Bacillariophyta, Dinophyta, Chlorophyta, Chrysophyta, Cyanophyta, Cryptophyta, Euglenophyta, Prasinophyta и Xanthophyta.

Флористически наиболее разнообразно представлена группа диатомовых водорослей: 195 таксонов рангом ниже рода (соотношение пеннатных и центрических – 107 : 88); в составе динофитовых водорослей – 97 видов; зеленые и синезеленые водоросли насчитывают 44 и 29 видов соответственно. Количество представителей остальных отделов не превышает 10 видов для каждой группы.

Полная таксономическая структура планктонного альгоценоза представлена на рис. 2.

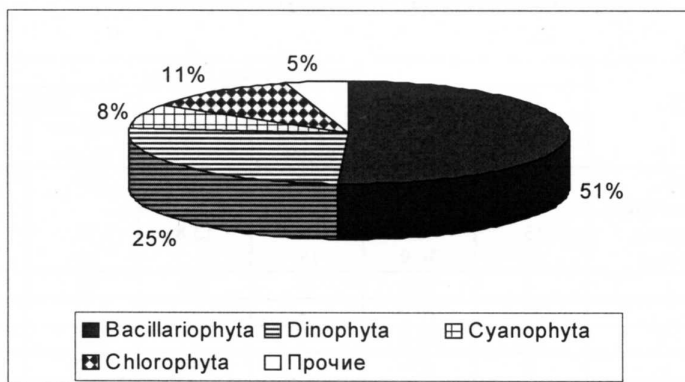


Рис. 2. Таксономическая структура планктонного альгоценоза эстуарной экосистемы Обской губы Карского моря, % от общего числа видов

Среди Bacillariophyta и Chlorophyta встречались как морские (неритические, панталассные, океанические), так и пресноводные формы. Отделы Dinophyta и Chrysophyta были представлены в основном морскими видами, а Cyanophyta исключительно пресноводными.

Состав видовых комплексов планктонных альгоценозов существенно различается в зависимости от района исследований. Так, для южной опресненной части Обской губы характерна пресноводная флора с доминированием таксонов диатомовых и зеленых водорослей, а для участка приустьевого взморья – диатомовых и динофитовых морского и солоноватоводного происхождения. Хорошо прослеживается зависимость в распределении морских динофлагелл и некоторых пресноводных водорослей от градиента солености. Виды зеленых водорослей многочисленны во внутренней части эстуария, и их обилие падает в направлении к наружной части, а обилие динофитовых возрастает в направлении к морю (т.е. наблюдается обратная корреляция).

Анализ состава основных экологических групп микрофитопланктонного сообщества выявил следующую картину: олигогалобы были представлены 139, мезогалобы – 29 и эвгалобы – 215 видами. В отличие от собственно речного обского фитопланктона, где подавляющее большинство водорослей составляют олигогалобы – 64.3 % (Науменко, 1997), в альгоценозе Обской губы преобладают эвгалобы – 56 %. Детальный анализ экологической принадлежности по всем отделам водорослей представлен в табл. 2.

Т а б л и ц а 2

**Экологическая характеристика планктонного альгоценоза
эстуарной экосистемы Обской губы Карского моря**

Отдел	Экологические группы					
	Олигогалобы		Мезогалобы		Эвгалобы	
	Кол-во видов	%	Кол-во видов	%	Кол-во видов	%
Bacillariophyta	56	40.3	19	65.5	120	55.8
в том числе:						
Centrophyceae	13	9.4	4	13.8	71	33.0
Pennatophyceae	43	30.9	15	51.7	49	22.8
Dinophyta	4	2.9	2	6.9	91	42.3
Cyanophyta	29	20.9	-	-	-	-
Chlorophyta	43	30.9	-	-	1	0.5
Chrysophyta	2	1.4	4	13.8	2	0.9
Cryptophyta	-	-	3	10.3	-	-
Euglenophyta	4	2.9	1	3.5	-	-
Prasinophyta	-	-	-	-	1	0.5
Xanthophyta	1	0.7	-	-	-	-
Vcero	139	100	29	100	215	100

Распределение экологических групп по акватории Обской губы неравномерно. Так, наибольшее число галофобов отмечено в верхней части губы, а в устьевой части, в связи с влиянием вод Карского моря, их число уменьшается почти в 3 раза.

По фитогеографической характеристике биполярные и космополитные виды составляют 22 %, арктобореальные – 25 %, бореальные – 9 %, пресноводные и солоноватоводные – 34 %, виды неизвестного или сомнительного происхождения – 10 %.

Сукцессионный цикл фитопланктона эстуарной зоны Обской губы обладает относительной автономностью, проявляющейся в устойчивой продолжительности смены сукцессионных стадий. Их формирование происходит под влиянием самых разнообразных факторов, обладающих крайней вариабельностью: летнего прогрева, таяния льда, структурных характеристик ледового покрова, континентального стока, периодической миграции приливного фронта и т. д.

4.3. Печорская губа Баренцева моря

Видовой состав фитопланктона эстуарной зоны Печорской губы включает в себя 326 таксонов, принадлежащих к 10 отделам водорослей. Абсолютное доминирование в сообществе принадлежит диатомовым – 162 вида, среди них более высокое разнообразие имеют представители класса центрических водорослей. Это является отличительной чертой от эстуарных пелагических экосистем Кольского, Таганрогского заливов и Обской губы, где преобладают таксоны пениатных диатомей. Группами с относительно высоким видовым разнообразием являются также динофлагелляты – 71 вид – и зеленые водоросли – 37 видов (рис. 3).

Надо отметить, что если последние – это облигатные автотрофные водоросли, то представители динофитовых на 65 % представлены гетеротрофными формами.

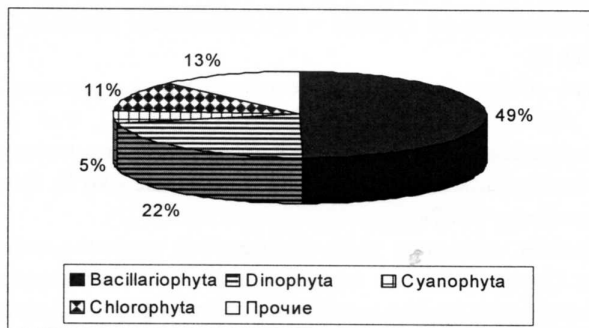


Рис. 3. Таксономическая структура планктонного альгоценоза эстуарной экосистемы Печорской губы Баренцева моря, % от общего числа видов

В зависимости от гидрологического сезона изменяется состав основных доминирующих групп фитопланктона Печорской губы. Так, в весеннем комплексе доминируют диатомовые и зеленые водоросли. В летнем и осеннем сообществах, наряду с указанными выше группами фитопланктона, высока доля динофлагеллят, хотя соотношение в количественных характеристиках и видовом разнообразии между этими группами на протяжении данного периода может существенно меняться. Зимнее сообщество характеризуется абсолютным преобладанием гетеротрофных динофитовых.

В целом в эстуарной зоне Печорской губы четко прослеживается тенденция постепенного увеличения в составе фитопланктонного сообщества в направлении река-эстуарий-море видового разнообразия диатомовых и динофитовых водорослей и снижение доли зеленых и синезеленых, а также меняется соотношение морских и пресноводных форм. Это явление характерно для всех эстуариев Северной Европы, находящихся под влиянием мощного пресноводного стока и при этом контактирующих с океаническими течениями (Дружков, Макаревич, 1996).

Статистический анализ результатов исследований 1992-1995 гг. состава сообщества микроводорослей Печорской губы и прилегающей к ней прибрежной морской акватории показал, что он достаточно стабильный и сходен в разные годы (Druzhkov et al., 1997). Значения коэффициента Серенсена межгодового сходства фитоценозов всегда были более 50 %, что позволяет предполагать о существовании долгосрочной (межгодовой) стабильности в структуре фитопланктонного сообщества.

По экологическому диагнозу (приуроченности к водам различного генезиса) основная часть фитопланктонного сообщества эстуарной зоны Печорской губы представлена эвгалобными формами, с преобладанием в этой группе типично морских видов.

Основу эвгалобной микрофлоры составляют диатомовые и динофитовые водоросли, а олигогалобной группы – представители отделов Суанophyta Chlorophyta (табл. 3).

Анализируя общую фитогеографическую характеристику фитоценоза исследуемой акватории, можно констатировать, что две группы микроводорослей вносят примерно равный вклад в таксономическую структуру сообщества: арктобореальные – 36 % и космополитные – 40 %. Несколько ниже доля бореальных форм – 21 %.

Таким образом, основная часть фитоценоза пелагической экосистемы эстуарной зоны Печорской губы сформирована сообществами диатомовых, большая часть из которых принадлежит к эвгалобным формам арктобореального и космополитного происхождения.

**Экологическая характеристика планктонного альгоценоза
эстуарной экосистемы Печорской губы Баренцева моря**

Отдел	Экологические группы					
	Олигогалобы		Мезогалобы		Эвгалобы	
	Кол-во видов	%	Кол-во видов	%	Кол-во видов	%
Bacillariophyta	36	30.3	15	57.7	111	61.4
в том числе:						
Centrophyceae	9	7.6	3	11.5	72	39.8
Pennatophyceae	27	22.7	12	46.2	39	21.6
Dinophyta	5	4.2	1	3.8	65	35.9
Cryptophyta	15	12.6	-	-	-	-
Cyanophyta	37	31.1	-	-	-	-
Chrysophyta	10	8.3	6	23.2	2	1.2
Cryptophyta	9	7.6	2	7.7	-	-
Euglenophyta	5	4.2	1	3.8	1	0.5
Haptophyta	-	-	1	3.8	1	0.5
Prasinophyta	-	-	-	-	1	0.5
Xanthophyta	2	1.7	-	-	-	-
Всего	119	100	26	100	181	100

4.4. Таганрогский залив Азовского моря

В составе фитопланктона эстуарной зоны Таганрогского залива выявлено 542 вида истинно планктонных и факультативно присутствующих в пелагиали водорослей, относящихся к 10 отделам.

В составе планктонного альгоценоза наблюдается доминирование (по числу видов) диатомовых – 189 видов (причем основную роль в формировании видового разнообразия диатомей играют представители класса пеннатных – 111 видов) – и зеленых водорослей – 142 вида. Также высокое видовое разнообразие отмечается в составе синезеленых и динофитовых водорослей (84 и 81 вид соответственно). Таксономический состав представителей других отделов невелик и не превышает 10 % от общего числа видов (рис. 4).

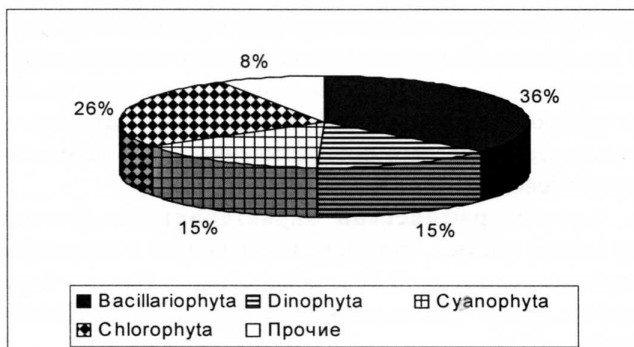


Рис. 4. Таксономическая структура планктонного альгоценоза эстуарной экосистемы Таганрогского залива Азовского моря, % от общего числа видов

Смена состава основных доминирующих групп фитопланктона на акватории Таганрогского залива носит ярко выраженный сезонный характер. Весенняя вегетация фитопланктонного сообщества характеризуется массовым развитием диатомового комплекса водорослей. В летнем пелагическом альгоценозе, как правило, господствующее положение занимают синезеленые водоросли, вызывая в отдельные годы интенсивное и длительное «цветение воды». Осенняя стадия вегетации фитопланктона характеризуется высоким видовым разнообразием и активным развитием представителей отделов Bacillariophyta, Chlorophyta и Cyanophyta. Для зимнего периода характерно преобладание в фитоценозе диатомовых и криптофитовых водорослей.

Неоднородность распределения вод различного генезиса на акватории Таганрогского залива имеет прямое влияние на таксономический состав микроводорослевого сообщества. Так, по мере удаления от устья р. Дон усиливается воздействие азовоморских вод, и вследствие этого идет привнесение в альгоценоз западной части залива морских форм фитопланктона, в основном представителей отделов Bacillariophyta и Dinophyta.

По экологической характеристике в фитоценозе эстуарной зоны Таганрогского залива Азовского моря преобладают группы олигогалобов и эвгалобов. Среди первых наиболее разнообразно в видовом отношении представлены индифференты.

Наиболее флористически обильная в Таганрогском заливе группа олигогалобов представлена преимущественно таксонами отделов Chlorophyta, Cyanophyta и Bacillariophyta (табл. 4). Более 90 % эвгалобной альгофлоры составляют диатомовые и динофитовые водоросли. К группе мезогалобов в основном относятся диатомовые водоросли, остальные отделы представлены здесь крайне слабо.

В составе микроводорослевого сообщества Таганрогского залива отмечены океанические, морские, солоноватоводные, бентосные, эпифитные формы, а также типичные представители пресных вод (реофилы). Центрически диатомовые и динофитовые водоросли исключительно морские, неритического и океанического происхождения. Отделы зеленых и синезеленых водорослей представлены пресноводными формами, а пеннатные диатомовые имеют в своем составе как виды морского происхождения, так и солоноватоводные (эстуарные) и пресноводные таксоны.

Анализ фитогеографической характеристики фитопланктона Таганрогского залива показал, что большинство видов с известным ареалом входят в группу космополитов – 62 % от общего числа. На долю бореальных и арктобореальных видов приходится чуть более 20 %. Далее следуют тропические виды – 15 %.

Т а б л и ц а 4

**Экологическая характеристика планктонного альгоценоза
эстуарной экосистемы Таганрогского залива Азовского моря**

Отдел	Экологические группы					
	Олигогалобы		Мезогалобы		Эвгалобы	
	Кол-во видов	%	Кол-во видов	%	Кол-во видов	%
Diatophyta	65	21.9	42	75	82	53.5
в том числе:						
Centrophyceae	11	6.1	15	26.8	52	33.9
Pennatophyceae	54	15.8	27	48.2	30	19.6
Dinophyta	12	3.5	7	10.6	62	40.4
Cyanophyta	82	24.0	-	-	2	1.4
Chlorophyta	140	40.9	1	1.8	1	0.7
Chrysophyta	7	2.1	2	3.6	3	1.9
Cryptophyta	2	0.5	1	3.6	-	-
Euglenophyta	23	6.7	2	3.6	1	0.7
Haptophyta	-	-	2	1.8	1	0.7
Prasinophyta	-	-	-	-	1	0.7
Xanthophyta	1	0.3	-	-	-	-
Всего	332	100	57	100	153	100

Таким образом, можно сказать, что основу планктонного альгоценоза Таганрогского залива составляют диатомовые, зеленые и синезеленые водоросли. При этом на фоне большого флористического разнообразия фитопланктона доля массовых форм на акватории залива сравнительно невелика и представлена в основном олигогалобными и эвгалобными формами пресноводного и солоноватоводного происхождения.

Рассматривая распределение количественных характеристик фитоценоза по акватории залива в целом, можно проследить тенденцию уменьшения численности и биомассы фитопланктона от кутовой части Таганрогского залива к устьевой, одновременно с увеличением видового разнообразия. Такая закономерность тоже устойчива во времени, сохраняясь в течение всех сезонов года, кроме зимнего, когда, на фоне мозаичности распределения данных показателей на акватории залива, в западной его части обнаруживаются более высокие уровни обилия микроводорослей. Очевидно, стабильность отдельных характеристик и направленность их изменений в пространстве и времени, во всех указанных проявлениях, служит важным фактором поддержания нормального функционирования эстуарной экосистемы в целом и обеспечивает достижение ею высокого уровня биологической продуктивности.

Глава 5. ОСОБЕННОСТИ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ПЕЛАГИЧЕСКИХ АЛЬГОЦЕНОЗОВ ЭСТУАРНЫХ ЗОН

5.1. Основные направления изменчивости структуры фитопланктонных сообществ

Основным материалом для написания данного раздела послужили результаты исследований, проведенных автором в ходе экспедиций по Азовскому морю в сентябре 1997, в мае 1998, июне 1999 и июле 2000 годов (Современное развитие..., 1999; Макаревич, 2001) и Кольскому заливу в 1999-2001 гг.

Анализ полученных оригинальных и литературных данных свидетельствует о том, что с начала 80-х годов на фоне сохранения основной структуры экосистемы Азовского моря наблюдаются изменения в отдельных ее компонентах. Серьезные изменения произошли, в частности, и в структуре микрофитопланктонных сообществ. В результате наблюдений АЗНИИРХ за последние 10-15 лет стали очевидны новые аспекты динамики состава доминирующих видов фитопланктона Азовского моря (Ластивка и др., 1996). Биомасса микроводорослей как собственно в море, так и в Таганрогском заливе была низкой, подчас минимальной за полувековой период наблюдений (1991 г. – собственно море, 1993 г. – Таганрогский залив). Среднегодовая биомасса фитопланктона в 1991-94 гг. изменялась от 0.5 до 0.9 г/м³ в открытом море, от 1.2 до 2.9 г/м³ – в Таганрогском заливе. Для сравнения отметим, что колебания среднегодовой биомассы для периодов 1983-87 и 1988-90 гг. составляли соответственно 1.2-1.8 и 3.1-3.8 г/м³. Кроме того, в связи с чрезвычайно большим стоком Дона в 1994 г., в последующие годы имело место значительное распространение и интенсивное развитие пресноводных микроводорослей по акватории Таганрогского залива и прилегающей части собственно моря.

Таким образом, за последние двадцать лет отмечено снижение общей среднегодовой биомассы в полтора-два раза. Изменился таксономический состав – расширились ареалы и возросли частота встречаемости и биомасса видов, являющихся индикаторами загрязнения среды органическим веществом. Периодически возникают вспышки численности перидиниевых водорослей, отдельные представители которых (*Alexandrium tamarense*, *Prorocentrum micans*, *P. cordatum* и т.д.) способны вызвать «красные приливы».

Интенсивным структурным изменениям в микроводорослевом сообществе наиболее подвержены районы Таганрогского залива и северной части моря, особенно на акваториях вблизи крупных населенных пунктов (Ластивка и др., 1996). Представляется вполне вероятным, что эти явления связаны с антропогенным воздействием на экосистему моря.

Используя разработанную ранее систему индикаторных организмов – перечень видов водорослей – индикаторов степени загрязнения водоемов, составленный согласно “Атласа сапробных организмов” (Унифицированные методы..., 1977), было определено качество вод, т.е. степень загрязнения акватории. Результаты исследований в сентябре 1997 г. (Макаревич, Ларионов, 1999) и июне 1999 г. (Макаревич, Ларионов, 2000) показали, что акваторию Таганрогского залива можно отнести к бета-мезосапробной зоне, для которой характерно наличие аммиака и продуктов его окисления – азотной и азотистой кислот, повышенного содержания сероводорода, дефицита кислорода. Метерализация в этих водах идет за счет полного окисления органического вещества.

Многими исследователями неоднократно отмечалось интенсивное цветение воды в Азовском море, вызванное бурным развитием синезеленых водорослей. Однако, если в 20-30-е годы XX века это явление часто имело место на всей акватории водоема, то после зарегулирования стока Дона оно стало наблюдаться, за исключением отдельных аномальных лет (например, при высоком паводке р. Кубань), лишь в Таганрогском заливе (Гаргопа, 2003).

Последний факт может расцениваться как прямое свидетельство изменения пелагической экосистемы, вызванного мощным антропогенным воздействием. Однако, в других таксономических группах фитопланктона отмечаются лишь единичные примеры, демонстрирующие подобную связь. Очевидно, синезеленые водоросли, которые справедливо считаются индикаторами антропогенного загрязнения, в большей степени, чем другие организмы, реагируют на изменение параметров внешней среды. Не исключено также, что причиной массового развития цианобактерий служит ослабление влияния других биологических компонентов сообщества, возникающее в экосистеме, дестабилизированной вследствие антропогенного воздействия.

Анализируя результаты наших исследований 1997-2001 гг. и литературные данные по таксономическому составу фитопланктона Таганрогского залива, мы обнаружили еще одно направление изменений, происходящих в структуре пелагического сообщества. Оно связано с проникновением в азовоморские воды новых видов фитопланктона. Все виды-вселенцы не являются индикаторами антропогенного загрязнения, а, следовательно, их присутствие в пелагиали напрямую не является следствием нарушения среды обитания в результате ее загрязнения, а связано непосредственно с действием глобальных климатических факторов.

Азовское море выступает в качестве транзитного водоема при распространении новых видов в Каспийское и Средиземное моря (Орлова, 2000; Шадрин, 2000), поэтому здесь наблюдается процесс вселения сразу в двух направлениях – из Каспийского и Черного морей, последнее в настоящее время является основным источником инвазии микроводорослей.

Согласно данным наших исследований и работ других авторов в Азовском море и Таганрогском заливе зафиксировано появление видов-вселенцев диатомовых водорослей *Bacteriastrium hyalinum*, *B. delikatum* (Студеникина и др., 1999; Макаревич и др., 2000), *Asterionella japonica* (Сеничева, 1971), *Thalassiosira nordenskiöldii* (Шадрин, 2000), *Chaetoceros minutissimus* (Ковалева, 2001) и динофитовых водорослей *Ceratium tripos*, *C. furca* (Макаревич и др., 2000). Естественно, этот перечень может быть дополнен.

Таким образом, в экосистеме Таганрогского залива Азовского моря мы наблюдаем одновременно две четко выраженные тенденции изменений структуры фитоценозов. Одна из них, очевидно, является прямым следствием нарушения среды обитания гидробионтов под действием антропогенного пресса и может приводить к экологическому дисбалансу; она наиболее выражена в кутовой части Таганрогского залива и ослабевает по направлению к открытым водам. Вторая - действие климатических факторов и, как следствие, успешная акклиматизация вселенцев северной бореальной флоры. Направление этих процессов в конечном итоге и формирует реальную картину распределения планктонных сообществ в бассейне Таганрогского залива. Структура пелагических фитоценозов четко отражает направление указанных процессов: в западной и центральной частях акватории Таганрогского залива обнаруживаются виды-вселенцы, в куту – индикаторы загрязнения.

Процессы вселения микроводорослей (может быть с меньшей интенсивностью) наблюдаются и в арктических морях, куда активно проникают более тепловодные атлантические виды. Так, автором в 1999 г. в Кольском заливе Баренцева моря был зарегистрирован *Ditylum brightwellii* – типичный представитель неритической бореальной флоры (Диатомовый анализ, 1949), широко распространенный в прибрежных водах морей Северной Европы (Drebes, 1974; Rijstenbil, 1987). Появление в прибрежных водах Баренцева моря некоторых представителей низкобореальной флоры связано с колебаниями климатической системы Северной Атлантики и Баренцева моря (Edlandsvi Loeng, 1991).

В заключение отметим, что нарушение среды обитания гидробионтов под действием климатических факторов и антропогенного пресса приводит к перестройке видового состава и трофической структуры морской биоты, что в свою очередь может повлечь подавление процесса естественного функционирования морских экосистем в целом.

Можно считать, что антропогенный пресс оказывает на экосистему не только прямое воздействие, но и ослабляет в целом, нарушая связи между ее компонентами и общую сбалансированность протекающих в ней процессов. Последнее способствует усилению тенденции изменения структуры биоценозов, вызванного действием глобальных природных факторов.

5.2. Влияние ледового покрова

Экологические аспекты функционирования фитопланктонного сообщества в зимний период в эстуарных зонах морей Русской Арктики, да и в полярных морях в целом, изучены крайне неудовлетворительно. Традиционно наибольшие усилия фитопланктологов были сконцентрированы на экологии пелагических фитоценозов в теплый период года.

Годовой цикл развития экосистемы эстуарной зоны Кольского залива формируется без структурирующего воздействия ледового покрова, являющегося ключевым фактором, обуславливающим специфические структурные и динамические характеристики арктических экосистем (Бардан и др., 1989; Дружков и др., 1997; Eicken, 1992; Weslawski et al., 1988, 1991, 1995). Но в некоторые годы в наиболее суровые зимы (1935-36, 1965-66, 1978-79, 1997-99 гг.) наблюдалось полное замерзание залива (Зайков, 1997; Климат..., 2000), когда эстуарная часть акватории покрывалась льдом толщиной до 50 см на несколько месяцев. Поэтому возникла необходимость исследования влияния припайных льдов на функционирование и сукцессионную систему микрофитопланктона в эстуарной экосистеме Кольского залива. Актуальность исследования очевидна – работы такого плана ранее не проводились.

Результаты планктонных съемок, проведенных в феврале – апреле, конце июня – начале июля и в первой декаде сентября в 1994 и 1999 г. в губе Белокаменка (среднее колено Кольского залива) позволяют провести сравнительный анализ сукцессионного развития микрофитопланктона в годы, заметно отличающиеся по характеру сезонной динамики гидрометеорологических процессов, и дать оценку влияния образования ледового покрова в обычно не замерзающих эстуариях на ход сезонной вегетации микроводорослей.

В 1994 г. прибрежная экосистема Кольского залива развивалась в «аномальном» (среднепогодном) субарктическом режиме, и ледовый покров (как это и типично для данного бассейна) формировался только в зоне эстуарных циркуляций в кутовой части залива. Аномально холодная зима 1999 г. привела к образованию развитого массива припайного льда, покрывшего к кульминационному периоду льдообразования (февраль) практически всю акваторию Кольского залива. Толщина льда в районе исследований (губа Белокаменка) превышала 60 см, и продолжительность существования ледового покрова составила более 2-х месяцев. Таким образом, в 1999 г. имелась уникальная возможность изучить динамику сезонного развития параллельно криопелагического и пелагического фитоценозов и сравнить полученные результаты с состоянием микрофитопланктонного сообщества в «безледный» 1994 г.

В течение февраля 1999 г. в период интенсивного льдообразования сообщество ледовых микроводорослей имело низкие показатели видового разнообразия и количественных характеристик. В пробах растопленного льда микроводоросли были представлены исключительно пенистыми диатомовыми (при уровнях численности 100 кл./л), с преобладанием форм бентического происхождения. В конце марта, в фазе интенсивной деградации припая (его толщина в этот период составляла уже около 20 см) наблюдалось начало стадии формирования ледового цветения. В ледовой биоте отмечалось умеренное развитие ранневесенних неритических диатомовых (35 тыс. кл./л). Обращает на себя внимание тот факт, что в пробах льда не фиксировались представители собственно криофильной флоры, а развивались популяции типичных арктобореальных ранневесенних неритических планктонных диатомей. Активизация популяций микроводорослей биотопа припайного льда не сопровождалась развитием ранневесенних диатомовых в водной толще подо льдом: они не были зарегистрированы в пробах подледной воды. Микропланктонное сообщество сохранилось подо льдом в типичном зимнем состоянии, в его составе доминировали гетеро- и миксотрофные голые динофлагелляты (порядок Gymnodinales).

Даже в годы максимального развития припайных льдов на акватории Кольского залива, криопелагическое сообщество микроводорослей не успевает пройти полный цикл развития с достижением максимума. Этот процесс прерывается из-за быстрой деградации ледового покрова в начале весны.

В апреле 1994 г., как и в 1999 г., в освободившейся ото льда прибрежной пелагиали наблюдалось развитие комплекса микроводорослей ранневесеннего сукцессионного цикла, типичного для всего Мурманского берега. Присутствие форм эпифитной и бентической флоры в планктонном альгоценозе связано с периодами повышения гидродинамической (приливной и/или ветровой) активности прибрежной пелагиали (Jonge, Bergs, 1987; Jonge, Veusekom, 1992).

Сроки наступления ранневесеннего максимума фитопланктона как в 1994 так и в 1999 гг. вполне соответствуют среднесезонным срокам (II декада апреля). В составе группы доминирующих форм в 1999 г. в сравнении с «нормальными» годами также не наблюдалось значительных изменений. Ядро этой группы, как и всегда, составляли ранневесенние неритические арктобореальные диатомовые.

Сравнение таксономического состава апрельского микрофитопланктона в 1994 и 1999 гг. не выявило значительных различий между двумя сообществами: рассчитанный коэффициент Серенсена-Чекановского показывает наличие 75 % флористического сходства.

В летний период 1999 г. (конец июня – июль), в фазе сбалансированного развития фитоценоза, в пелагиали не отмечалось сколько-нибудь разительных отличий от предыдущих лет, и в составе сообщества микропланктона

зафиксировано типичное доминирование смешанного летнего комплекса автотрофных диатомовых и зеленых водорослей, миксотрофных и гетеротрофных динофлагеллят, биомасса которого варьировала в диапазоне 50-200 мкг/л (близкий к среднегодовому уровню). Показатели количественного развития пелагического фитопланктона на станциях отбора проб в эстуарной части Кольского залива в начале июня 1994 г. колебались в пределах: численность 7.5 - 37.3 тыс. кл./л; биомасса – 17.5 - 92.8 мкг/л.

Завершающая фаза сезонной вегетации планктонных альгоценозов эстуарной зоны Кольского залива в 1994 и 1999 гг. обнаруживала высокое сходство по качественным и количественным характеристикам. Сходны были и сроки цветения сообществ микрофитопланктона в осеннюю фазу сукцессионного цикла – II декада сентября.

Таким образом, несмотря на различные гидрометеорологические условия в зимний период в 1994 и 1999 гг., время наступления биопродукционной активности и сроки завершения вегетационного периода, а также структура и ход сезонного развития пелагического фитопланктона в основных чертах соответствовали общей «классической схеме» (Раймонт, 1983; Hegseth et al., 1995) сезонного развития фитопланктона для высоких широт.

Рассмотренная выше структура экологических событий сезонного развития микрофитопланктонного сообщества в годы, значительно отличающиеся по гидрометеорологическим условиям, позволяет сделать вывод о том, что образование ледового покрова при аномально низких температурах в зимний период не оказывает значительного модифицирующего влияния на дальнейший ход годового развития эстуарного пелагического фитопланктона. Результаты проведенных исследований позволяют говорить об устойчивости «макроструктуры» годового цикла пелагической экосистемы эстуарной зоны Кольского залива.

5.3. Функционирование эстуарных пелагических альгоценозов в условиях полярной ночи

Традиционно считается, что для арктических морских экосистем характерна одна общая черта: резкий спад активности в период полярной ночи, всегда регистрируемый даже в высокопродуктивных прибрежных зонах (Дружкова, 1999). В последние годы, однако, было получено большое количество данных, свидетельствующих об активном зимнем функционировании планктонных фитопланктонов в некоторых прибрежных областях Баренцева и Карского морей вблизи эстуариев крупных рек (Виноградов и др., 2000, 2001; Макаревич, 1997; Матишов и др., 2001). Это позволяет предположить, что и в середине зимнего периода (в течение полярной ночи) в данных районах не происходит полного угасания процессов первичного продуцирования.

Подтверждение данной гипотезы было получено в результате мониторинговых исследований на биостанции ММБИ в губе Хлебной в южной части акватории Кольского залива Баренцева моря. Наблюдения проводились зимой 2000-2001 гг. в период полярной ночи (с начала октября по конец февраля).

Анализ полученных материалов показал, что основу фитоценоза, как в качественном, так и в количественном отношении, составляли организмы, характеризующиеся автотрофным типом питания; именно они определяли общую динамику численности фитопланктона в исследуемом районе в течение зимы. Красное свечение клеток в ультрафиолетовом свете (при эпифлуоресцентном микроскопировании) четко свидетельствовало о том, что хлорофилл в них находился в активном состоянии.

Ведущая роль в составе данного комплекса принадлежала диатомовым водорослям (отдел Bacillariophyta). Среди них доминировали галофилы пресноводного происхождения, являющиеся преимущественно не типично пелагическими, а прибрежными бентопланктонными видами. Формы морского генезиса, в числе которых преобладали обычные обитатели североевропейских эстуариев (такие как *Cylindrotheca closterium*, *Skeletonema costatum*, *Thalassionema nitzschioides*), были представлены в фитоценозе менее значительно: их численность редко превышала уровень 100 кл./л.

Помимо диатомовых, в сообществе автотрофов значительную долю составляли хлорофиллсодержащие жгутиковые, в основном представители группы криптофитовых водорослей (отдел Sturptophyta). Интересным фактом явилось наличие непродолжительного, но хорошо выраженного максимума их численности в январе – начале февраля, сформированного популяцией р. *Cryptomonas*.

Из других групп автотрофов в пробах постоянно отмечались представители золотистых водорослей (отдел Chrysophyta), зеленых водорослей (отдел Chlorophyta), эвгленовых (отдел Euglenophyta) и прازیнофитовых (отдел Prasinophyta). Однако заметной роли в сообществе они не играли.

Роль гетеротрофного компонента фитоценоза в данный период принадлежала динофлагеллятам (отдел Dinophyta). В их составе по численности доминировали невооруженные формы из порядка Gymnodinales. Панцирные динофитовые были представлены в планктоне гораздо беднее: только три вида – *Alexandrium tamarense*, *Gonyaulax polygramma* (порядок Peridinales) и *Prorocentrum balticum* (порядок Prorocentrales) встречались в зимних пробах более или менее постоянно.

Общий ход изменения концентрации клеток фитопланктона в течение зимнего сезона характеризовался выраженным спадом в период полярной ночи (декабрь – начало января). Однако значения данного показателя достигали при этом уровня 1-10 тыс. кл./л, т. е. на 1-2 порядка превышали величины, установленные для прибрежных экосистем морского типа (Дружков и др., 1997).

При этом во временной динамике снижения численности чередовались с увеличениями. Это неоспоримо свидетельствует о том, что в пелагиали типично эстуарного бассейна, каким является Кольский залив, даже в середине зимнего сезона, при минимальных величинах суммарной солнечной радиации, имеет место активное функционирование сообществ автотрофов, характеризующееся увеличением плотности популяций вследствие достаточно высокой скорости деления клеток. Данный вывод убедительно подтверждается результатами наших наблюдений нескольких прошлых лет, проводившихся в различных участках Кольского залива. Тогда в период полярной ночи также неоднократно регистрировались высокие показатели численности автотрофного фитопланктона.

Следует отметить, что описанная выше картина, как и факты обилия фитопланктона в начале и конце зимы в других эстуарных областях северных морей (Макаревич, 1997; Матишов и др. 2001), носила в пространственном отношении узколокальный характер и, следовательно, ее следует считать отличительной чертой именно эстуарных пелагических фитоценозов. Причинами такой особенности сукцессии могут служить более высокая скорость протекания биологических процессов в теплый период года в районах, находящихся под непосредственным влиянием пресного стока крупных рек, и накапливаемый вследствие этого значительный продукционный потенциал в виде взвешенного и растворенного органического вещества. Последнее, подвергаясь бактериальной трансформации и минерализации, которые наиболее интенсивны именно в эстуарных зонах, в итоге является источником биогенных элементов, необходимых для питания планктонных микроводорослей. При этом, очевидно, минимальный уровень солнечной радиации во время полярной ночи оказывается достаточным для протекания в их клетках процесса фотосинтеза.

Таким образом, впервые получены результаты, свидетельствующие о сохранении фитопланктоном сравнительно высокой степени функциональной активности и значительного уровня количественных показателей в период полярной ночи в незамерзающих эстуарных зонах Баренцева моря. Это явление служит закономерной отличительной чертой эстуарных арктических экосистем и в итоге оказывается одним из основных факторов, определяющих их высокую биологическую продуктивность в северном морском бассейне в целом.

5.4. Особенности развития фитопланктонных сообществ в зонах термохалинных градиентов

Важнейшим фактором, влияющим на распределение фитопланктона в морских экосистемах, является гидрологический режим водоема (Вассер и др., 1989). Неудивительно поэтому, что особый интерес у исследователей вызывают районы с высокими градиентами гидрологических показателей – области смешения водных масс, фронтальные зоны и пр., – где

формируются специфические условия среды, определяющие структуру и динамику развития пелагических фитоценозов. Результаты этого процесса ярко проявляются в эстуарных зонах в районах трансформации водных масс. Изучение этого явления проведено в Таганрогском заливе Азовского моря, Кольском заливе Баренцева моря, Обской губе Карского моря. Следует отметить, что изучению барьерной функции фронтальных зон (маргинальных фильтров) в эстуариях морей посвящено в последнее время масса работ (Емельянов, 1998; Лисицын, 1994; Виноградов, Шушкина, 2000 и др.), но влияние этого феномена на сообщество фитопланктона в них практически не рассматривается.

В июне-июле 2001 г. на судне СЧС «40 лет Победы» были проведены работы по изучению структуры и закономерностей функционирования пелагических фитоценозов в районе с ярко выраженными термохалинными градиентами – устьевой зоне Таганрогского залива – и прилегающих к ней участках акваторий Азовского моря (Макаревич, 2002). Для анализа были выбраны точки отбора гидробиологических проб, приуроченные к районам с высокой гидродинамической активностью водных масс, т.е. фронтальным зонам.

На исследованном участке река – эстуарий – море по направлению от станции в дельте Дона к станциям, расположенным в море, наблюдалось постепенное увеличение содержания в составе альгоценоза диатомовых и перидиниевых водорослей и снижение доли зеленых и синезеленых, при этом также уменьшалась доля пресноводных форм. Эти изменения были особенно заметны во фронтальной зоне в устье Таганрогского залива. Здесь на фоне быстрого падения биомассы, формируемой на выходе из залива преимущественно пресноводным фитопланктоном, происходила кардинальная перестройка базовой структуры фитоценоза. В составе последнего начинали резко преобладать популяции морских диатомовых и перидиниевых, биомасса которых по направлению к открытому морю заметно возрастала.

Такая картина позволяет выделить по таксономическому составу несколько отдельных сообществ: первое из них, с доминированием диатомовых и перидиниевых водорослей, было приурочено к азовоморским водам; второе преобладанием зеленых и синезеленых, – к солоноватым водам Таганрогского залива; третье, специфическое, флористически отличавшееся от двух вышеописанных, – к району смешения водных масс. Таким образом, фронтальная зона может рассматриваться как граница двух альгоценозов: эстуарного, в котором интенсивно развивается пресноводный фитопланктон, и морского, где резко снижается численность пресноводных видов и обильно представлены формы, характерные для открытой части Азовского моря.

Что касается количественных характеристик фитоценозов, то на исследованной акватории наблюдалось закономерное снижение общей численности и биомассы микроводорослей в районах соленостных градиентов по сравнению с прилежащими к ним водными массами. Так, при переходе от

вод Таганрогского залива к водам собственно Азовского моря эти показатели на станции в зоне смешения водных масс падали в несколько раз и далее в азовских водах снова возрастали.

Принимая положение, что основным фактором, определяющим распределение фитопланктона в Азовском море, является соленость (Студеникина, 1999), можно утверждать следующее. Высокоградиентные по солености зоны, расположенные в устьевой зоне Таганрогского залива и Керченском проливе, оказываются трудно преодолимым препятствием для стеногайных видов (например, синезеленых и зеленых водорослей), что служит основным фактором, определяющим различия в структуре сообществ микроводорослей по обе стороны от этих зон (Хлебович, 1986).

Исследования фитопланктона, проведенные в Обской губе и прилегающей к ней части акватории Карского моря в 1999 г. (Makarevich, Larionov, 2001), позволили проследить процесс формирования структуры фитопланктонного сообщества в зоне смешения пресных и морских водных масс.

В данном материале комплекс морских видов был представлен преимущественно диатомовыми водорослями, типичными для открытой части Карского моря и всего арктического бассейна (Дружков, Макаревич, 1996). Небольшая группа эстуарных форм также включала в себя в основном диатомовых, широко встречающихся в прибрежных опресненных участках акваторий северных морей. В пресноводном комплексе по количеству видов доминировали синезеленые и зеленые водоросли, однако наибольшую биомассу давали опять-таки пресноводные диатомовые.

Во внешних участках геоморфологического эстуария реки и в зоне речного шлейфа (северная часть Обской губы и прилегающие участки устьевого взморья) сообщество микроводорослей подвергается глубокой качественной «переработке». На фоне общего быстрого падения биомассы, формируемой на выходе из губы преимущественно пресноводным фитопланктоном (с 8 до 1-3 мг/л), идет столь же быстрая перестройка базовой структуры фитоценоза, в составе которого начинают резко преобладать популяции морских диатомовых, и их биомасса по направлению к открытому морю заметно возрастает почти до 5 мг/л.

Можно считать, что, в течение всего теплого периода года Обская губа выполняет функции своеобразного «биореактора», осуществляющего мощный выброс в южные прибрежные районы Карского моря энергии, запасенной в речной и эстуарной экосистемах Оби в виде живого и мертвого органического вещества. Последнее включается в биоэнергетические цепи морской экосистемы этого бассейна не напрямую, а опосредованно – через процессы бактериального рециклинга, развивающиеся в прибрежной пелагиали по периферии речного шлейфа и во фронтальных зонах. Это подтверждают данные о наиболее интенсивном разложении органического вещества в верхнем слое воды именно

в данных районах (Unger et al., 2001). Благодаря этим процессам и возникает возможность поддержания в течение всего летнего сезона на акватории, примыкающей к эстуариям великих сибирских рек, столь высоких уровней биомассы, намного превышающих таковые, отмечающиеся летом в районах Карского моря, расположенных к западу, северу и востоку (Кольцова, Ильаш, 1982; Дружков, Макаревич, 1996). В высоких скоростях экологического метаболизма на протяжении длительного отрезка времени важную роль, по-видимому, играет также тепловой сток северных рек (Потанин, 1981), способствующий формированию своеобразного «оазиса», окруженного со всех сторон типичными арктическими пелагическими экосистемами с низкими уровнями продуктивности и упрощенной структурой сезонной сукцессии. В итоге мы можем заключить, что активное продолжительное развитие фитопланктона в приобских водах, формируя область повышенной продуктивности в этой части Обь-Енисейского мелководья, оказывает влияние на продуктивность всей экосистемы прибрежного карскоморского шельфа в целом.

Анализ материалов планктонной съемки Кольского залива в мае 1995 г. и октябре 1999 г. позволил отчетливо выделить отличающиеся по биологическому режиму три большие пелагические зоны, соответствующие традиционному делению акватории залива на южное, среднее и центральное колена.

В мелководном южном колене планктонный альгоценоз носит типичный эстуарный характер с доминированием эвригалинных форм как морского, так и пресноводного происхождения.

Для северной части Кольского залива характерна типично морская микропланктонная биота с единичными регистрациями эстуарной флоры.

Пелагический альгоценоз среднего колена представляет собой сообщество смешанного типа, состоящее из элементов эстуарной (южное колено) и морской прибрежной (северное колено) биот. Характерной чертой этого сообщества является обедненное видовое разнообразие и крайне слабая степень количественного развития микропланктона в сравнении с южным и северными коленами Кольского залива.

Следовательно, пелагическую экосистему среднего колена Кольского залива можно квалифицировать как экосистему смешанного типа, т.е. как обширный экотон, разделяющий эстуарную и морскую шельфовую экосистемы, занимающие, соответственно, южное и северное колена бассейна. Наблюдаемое на этой части акватории резкое падение количественных характеристик микропланктонного сообщества и обеднение его видового состава, по-видимому, связано с неблагоприятными условиями среды для развития пелагических микробиот обоих типов (как морской, так и пресноводной).

Согласно общепринятой точке зрения, экотоны являются промежуточными участками между смежными экосистемами и рассматриваются не как зоны

контакта двух сообществ, а как переходные области (Hillbricht-Ilkowska, 1988; Holland, 1988), в которых иногда могут развиваться самостоятельные сообщества (Odum, 1969; Одум, 1975, 1986), чего, как видно из вышеизложенного, в пелагиали районов смешения вод рассмотренных эстуарных зон не происходит. Дополнение к данному определению, утверждающее, что экотоны, как правило, не представляют собой отдельных экосистем, а являются их подструктурами (Arrignon, 1982; Role..., 1989), в настоящее время поддерживается большинством гидробиологов (см.: Харченко, 1991, 1998).

Таким образом, указанные области смешения водных масс представляют собой своеобразный природный «фильтр», пропускающий в одну и другую сторону эврибионтные формы и отсеивающий виды с узким диапазоном толерантности. Это явление можно расценивать как специфический эффект биологического барьера, описанного для эстуарных областей Обь-Енисейского мелководья (Виноградов, Шушкина, 2000), и в данной ситуации оказывающего влияние не только на распределение количественных показателей, но и на таксономическую структуру планктонных фитоценозов.

В целом можно заключить, что гидродинамический режим зон термохалинных градиентов, связанный со смешением и трансформацией водных масс и возникновением мощных фронтальных зон, оказывается причиной общей нестабильности водной толщи. Именно поэтому здесь обнаруживаются специфические пелагические альгоценозы промежуточного характера, возможно, представляющие собой не самостоятельные фитопланктонные сообщества, а лишь их отдельные компоненты, наиболее приспособленные к существованию в условиях экотона.

Глава 6. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ФИТОПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВ ЭСТУАРНЫХ ОБЛАСТЕЙ АЗОВСКОГО МОРЯ И СЕВЕРНЫХ МОРЕЙ РОССИИ

Сравнительный анализ представляет собой общую характеристику развития фитопланктонных сообществ в Таганрогском заливе Азовского моря с параллельным указанием сходств и отличий этого процесса в фитоценозах эстуарных зон северных морей. Рассматривались систематический состав, таксономическое сходство, пространственное распределение и временная (сезонная и межгодовая) динамика как качественных, так и количественных характеристик сообщества. Был проведен анализ экологической структуры фитоценозов.

Наибольшее сходство между эстуарными фитоценозами пелагических мелководорослей Азовского моря и морями Северо-Атлантического бассейна

наблюдается в таксономической структуре и ее временной изменчивости. На уровне отдела *Vacillariophyta* зафиксирована самая высокая степень сходства между всеми сравниваемыми эстуарными альгоценозами и минимальный разброс его значений между всеми районами исследований (табл. 5). Более высокие показатели в этой группе водорослей характерны для класса *Pennatophyceae*.

Второе место по разнообразию в пелагиали Таганрогского залива занимают зеленые водоросли – 26.1 %. В эстуарии Азовского моря и в эстуарных зонах Кольского залива и Печорской губы Баренцева моря, Обской губы Карского моря отдел *Chlorophyta* близок по видовому составу. Степень таксономического сходства между различными водоемами по этой группе водорослей составляет в среднем 30-50 % (а для Кольского залива и Печорской губы – более 60 %) (табл. 5).

Далее в эстуарной азовоморской пелагиали по уровню видového разнообразия следуют синезеленые водоросли – 15.5 %. Представители этой группы обитают почти исключительно в пресных водах, но являются обычными для водоемов эстуарного типа во всех широтах. Видовое разнообразие синезеленых водорослей сравниваемых географических регионов вполне сопоставимо, а значения видového сходства (табл. 5) довольно-таки однородны.

Динофлагелляты составляют 14.9 % от общего числа видов микроводорослей. Они являются типично морскими организмами и занимают в Баренцевом и Карском морях второе место по числу таксонов, но в эстуарных зонах этих морей их видовое разнообразие резко падает. Показатели видového сходства в этой группе наиболее высоки при сравнении эстуарных зон Баренцева и Карского морей и наименее значимы между арктическими морями и Азовским (табл. 5).

В целом наибольшее видовое сходство (76.9 %) наблюдается между фитоценозами эстуариев Кольского залива и Печорской губы, а наименьшее (46.2 %) – между таковыми Обской губы и Таганрогского залива (табл. 5).

Таким образом, на уровне отделов таксономическая структура пелагических фитоценозов эстуарной зоны Азовского моря сходна с таковой сообществ микроводорослей эстуариев северных морей. Общим свойством всех эстуариев шельфовых морей Арктики и юга России является преобладание представителей отделов диатомовых, зеленых и динофитовых водорослей (табл. 6).

Еще более показательным оказывается сравнение состава групп фитопланктона с учетом сезонной динамики развития их представителей.

Видовой комплекс фитопланктонного сообщества Таганрогского залива на зимней сукцессионной фазе развития, как и в высокоширотных эстуариях, состоит в основном из представителей диатомовых водорослей. Высокое видовое разнообразие характерно также для отделов *Dinophyta* и *Cryptophyta*.

Т а б л и ц а 5

**Сходство таксономического состава планктонных фитоценозов
различных эстуарных зон, % общих видов**

Акватория	Печорская губа Баренцева моря	Обская губа Карского моря	Таганрогский залив Азовского моря
Отдел Bacillariophyta			
Кольский залив Баренцева моря	82.2	75.2	60.4
Печорская губа Баренцева моря		76.6	56.2
Обская губа Карского моря			59.5
Отдел Chlorophyta			
Кольский залив Баренцева моря	63.3	38.3	49.4
Печорская губа Баренцева моря		28.7	31.7
Обская губа Карского моря			32.9
Отдел Cyanophyta			
Кольский залив Баренцева моря	65	55.5	46.7
Печорская губа Баренцева моря		36.4	30.2
Обская губа Карского моря			50.7
Отдела Dinophyta			
Кольский залив Баренцева моря	85.9	71.4	52.2
Печорская губа Баренцева моря		71.4	48.2
Обская губа Карского моря			54.9
Общее			
Кольский залив Баренцева моря	76.9	64.2	55.6
Печорская губа Баренцева моря		63.2	46.2
Обская губа Карского моря			51.9

Для этого сезона характерны низкие абсолютные значения количественных показателей альгоценоза и отсутствие строгих постоянных пропорций между численностями и биомассами отдельных таксонов (см. гл. 4), т.е. наблюдается картина, типичная и для зимнего состояния пелагического фитоценоза арктических морей (Макаревич, 1998; Паутова, Виноградов, 2001; Мельников и др., 2003).

В весеннем фитопланктоне Таганрогского залива полностью доминируют водоросли из отдела Bacillariophyta, образуя более 80 % биомассы всего сообщества. При этом их массовое развитие начинается в третьей декаде марта сразу после вскрытия льда и перехода температуры воды через 3 °С, т.е. вслед за началом гидрологической весны. По среднепогодным оценкам отклонение от этих сроков не превышает 7-12 суток (Студеникина и др., 1999). Эта ситуация в точности соответствует, вплоть до календарных сроков, картине начала цветения фитопланктона в прибрежной и эстуарной зонах Восточного Мурмана (Бардан и др., 1989), только абсолютное значение температуры воды, безусловно, более низкое – около 0 °С. Можно утверждать, что точка весеннего равноденствия, справедливо считающаяся реперной в процессе развития сообщества микроводорослей в эстуариях Баренцева моря, является таковой и для планктонных фитоценозов эстуарных зон Азовского моря. Период весеннего цветения фитопланктона, с резким подъемом биомассы в прибрежной и эстуарной зоне Азовского моря, происходит в марте и напоминает апрельский пик в Кольском заливе. Подтверждением этому соответствию служит как состав фитоценоза в указанный период (подавляющее большинство составляют диатомовые водоросли), так и само «положение» этого пика на общем графике сезонного изменения биомассы: он резко обособлен от последующих повышений ее величин, а абсолютные значения превышают таковые в другие сезоны. Практически совпадают и временные точки непосредственного начала цветения, отличаются только скорости достижения сообществом пиковых величин биомассы, и сами эти значения, превосходящие баренцевоморские.

Летний пик развития фитопланктона в Таганрогском заливе формируется в июле-августе и образован преимущественно диатомовыми, зелеными и динофитовыми водорослями, при этом в фитоценозе в целом возрастает видовое разнообразие организмов. В эстуариях арктических морей практически в тот же период наблюдается сходная картина (Макаревич, 1997; Макаревич и др., 2003). Следует отметить, что для эстуарных зон азовоморского бассейна и северных морей не вполне применима предложенная В.Д. Федоровым (1987) схема деления продукционного цикла на фазы первичного, смешанного и вторичного синтеза, адекватно описывающая процессы, протекающие в морских экосистемах. Относительно высокая температура воды, а также значительная степень замкнутости и мелководность эстуариев, очевидно, обеспечивают более интенсивный рециклинг биогенных элементов. Несомненно также

Таблица 6

Таксономический состав альгоценозов различных эстуарных зон
(количество видов в отделе и процент от общего числа видов)

Отдел	Кольский залив Баренцева моря		Печорская губа Баренцева моря		Обская губа Карского моря		Таганрогский залив Азовского моря	
	Кол-во видов	%	Кол-во видов	%	Кол-во видов	%	Кол-во видов	%
Vacillariophyta в том числе:	220	48.7	162	49.7	195	50.9	189	34.9
Centrophyceae	102	22.6	84	25.8	88	23.0	78	14.4
Pennatophyceae	118	26.1	78	23.9	107	27.9	111	20.5
Dinophyta	85	18.8	71	21.8	97	25.3	81	14.9
Суанопфита	25	5.5	15	4.6	29	7.6	84	15.5
Chlorophyta	61	13.4	37	11.4	44	11.4	142	26.1
Chrysophyta	19	4.2	18	5.5	8	2.1	12	2.2
Cryptophyta	12	2.7	11	3.4	3	0.8	3	0.6
Euglenophyta	15	3.3	7	2.1	5	1.3	26	4.8
Haptophyta	4	0.9	2	0.6	-	-	3	0.6
Prasinophyta	8	1.8	1	0.3	1	0.3	1	0.2
Xanthophyta	3	0.7	2	0.6	1	0.3	1	0.2
Всего	452	100	326	100	383	100	542	100

поступление последних и с речным стоком. Это создает условия для удлинения периода первичного продуцирования, а также оказывается причиной «выпадения» фаз смешанного и вторичного синтеза – в качестве разделенных во времени стадий. Подтверждением этому может служить, в частности, наблюдаемое в Таганрогском заливе относительно низкое видовое разнообразие динофлагеллят – основу этой группы составляют миксотрофные организмы, – и почти полное отсутствие в ее составе представителей рода *Protoperidinium*, большинство из которых являются облигатными гетеротрофами.

В составе пелагического сообщества Таганрогского залива, находящегося в осенней фазе сукцессии, наблюдается доминирование облигатно автотрофных форм микроводорослей, тогда как, к примеру, эстуариям Баренцева мор. свойственны в основном миксо- и гетеротрофные организмы. Это, по-видимому, объясняется «перманентной» продукционной активностью пелагической экосистемы в целом, свойственной южному морскому бассейну: обилие солнечной радиации создает возможности для фотосинтеза, а продолжительный период трофической активности зоопланктона, так же как интенсивная деятельность бактерий-редуцентов, обеспечивают постоянный возврат в воду биогенных элементов (Yasuaki, Hisao, 2000).

Перейдем теперь от общих показателей к таксономической структуре азовоморского эстуарного пелагического фитоценоза на уровне отдельных видов. В классе *Centrophyceae* отдела *Bacillariophyta* доминантами являются *Coscinodiscus jonesianus*, *C. granii*, *Thalassiosira parva*, *T. aculeata*, *Rhizosolenia calcar-avis*, *Biddulphia mobiliensis*, *Skeletonema costatum*, *Leptocylindrus danicus*, *L. minimus*. Три последних вида широко распространены в эстуариях Баренцева и Карского морей, где часто их биомассы достигают значительных величин. Остальные в северном бассейне не встречаются, однако нужно учесть, что они являются, в отличие от трех указанных, представителями политипических родов, богатых видами даже внутри небольших по площади акватории водоемов. То же в еще большей степени относится к роду *Chaetoceros*, представленному Азовском море 33 видами и вариантами, из которых большая часть является эндемиками южных морей, и лишь три вида, из которых два – *C. socialis* и *C. subtilis* – типичны для Северо-Атлантического бассейна, могут действительно считаться массовыми. Из пеннатных диатомовых следует, в первую очередь, отметить истинно планктонную водоросль *Thalassionema nitzschioides*, в отдельные годы вносящую заметный вклад в биомассу ранневесеннего комплекса фитопланктона эстуарных зон Баренцева моря. Большинство других представителей класса *Pennatophyceae* – так называемые случайно планктонные формы и организмы микрофитобентоса, нахождение которых в планктоне – обычное явление для всех прибрежных и эстуарных областей морских водоемов. Неудивительно, что представители этой экологической группы в массе

распространены на акватории Таганрогского залива, где, однако, к ним добавляются олигогалобные планктонные пеннаты *Nitzschia holsatica*, *N. acicularis* и *Diatoma elongatum*. Два последних вида, по данным наших наблюдений, являются типичными для фитоценоза Обской губы Карского моря.

Другие группы пелагических микроводорослей значительно более однородны по своему происхождению. В составе динофитовых Таганрогского залива подавляющее большинство – чисто морские формы, лишь 14 из 81 вида Е.И. Студеникина с соавт. (1999) указывают как эстуарные олигогалобные. Большая часть массовых форм эстуарных азовоморских динофлагеллят сформирована в эстуариях Северо-Атлантического бассейна.

Отдел Chlorophyta содержит обширный список представителей – 142 вида. Как уже отмечалось, эти водоросли практически отсутствуют в водоемах с морской соленостью, однако в эстуарных фитоценозах Кольского залива и Обской губы нами обнаружено не менее половины видов, принадлежащих к родам *Ankistrodesmus*, *Scenedesmus*, *Pediastrum* и *Closterium* (Makarevich, Larionov, 2001), в массе встречающихся и в Азовском море, где развитие организмов этой группы в основном происходит на акватории Таганрогского залива.

Аналогичную характеристику можно дать следующей генетически пресноводной группе – синезеленым водорослям, насчитывающим 84 видовых таксона. Из них три несомненных доминанта – *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa* и *Anabaena flos-aquae*, – а также менее многочисленные представители родов *Merismopedia*, *Gloeocapsa* и др., были обнаружены нами в Кольском заливе и Обской губе (Makarevich, Larionov, 2001; Larionov, Makarevich, 2001).

Анализ экологической принадлежности представителей микроводорослевого сообщества эстуарной зоны Таганрогского залива показал преобладание в этом водоеме олигогалобных форм водорослей (рис. 5). Несомненно, это связано с влиянием на экосистему Таганрогского залива сибирского пресноводного стока Дона и низкой соленостью Азовского моря в целом. В эстуарных экосистемах арктических морей мы наблюдаем несколько иную картину – доминирующей экологической группой здесь являются эвгалобы, сказывается влияние более высокой солености в приустьевых морских акваториях. Уменьшение группы олигогалобов происходит здесь за счет уменьшения в микрофитопланктонном сообществе доли зеленых и синезеленых водорослей.

Общей чертой в сравниваемых водоемах является стабильное присутствие в одинаково малых количествах мезогалобов (рис. 5). Этот факт интересен тем, что теоретически можно было ожидать, что именно этот комплекс водорослей будет многочислен в изучаемых эстуарных зонах, так как экологической группой, наиболее приспособленной к условиям среды в районе смешения морских и пресных водных масс должны были бы являться мезогалобы.

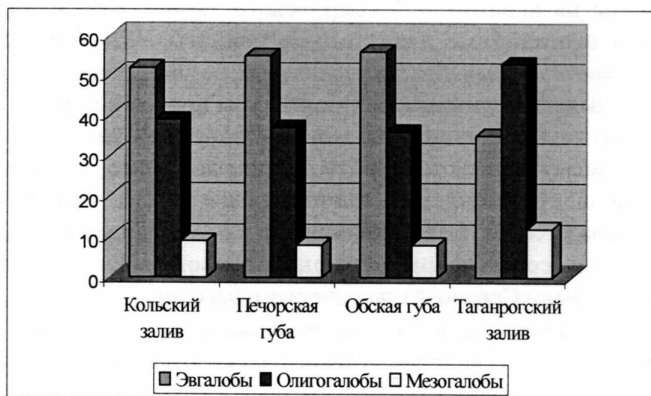


Рис. 5. Соотношение экологических групп фитопланктона различных эстуарных зон, % от числа видов

Однако выше (разд. 5.4.) было показано, что именно в зонах смешения вод (биотопах, где мезогалобы должны были бы доминировать) не формируются самостоятельные сообщества микроводорослей, и количественные показатели развития фитоценозов крайне низки. В итоге данная экологическая группа в эстуарных зонах не достигает высокого уровня обилия.

Таким образом, анализ видового состав фитопланктона исследованных акваторий показал их достаточно высокое таксономическое сходство, как на уровне общего видового списка, так и на уровне отдельных отделов и классов. Динамика развития сообществ пелагических микроводорослей в бассейнах эстуарных зон Азовского, Баренцева и Карского морей однозначно демонстрирует общее сходство показателей.

Наибольшее сходство в структуре пелагических фитоценозов между эстуарной зоной Азовского моря и морей Северо-Атлантического бассейна наблюдается в таксономической структуре сообщества микроводорослей и ее временной изменчивости. Набор массовых видов для каждого из рассмотренных эстуарных альгоценозов достаточно постоянен и во многом сходен. В сезонной динамике эстуарного азовоморского фитопланктона, равно как и в фитоценозах эстуариев Баренцева и Карского морей, в весенний период четко прослеживается пик биомассы, имеющий вид двухвершинной кривой с полным доминированием диатомовых водорослей. Второй, летний пик, формируется в июле-августе и образован преимущественно диатомовыми и динофитовыми водорослями, при этом в фитоценозе возрастает видовое разнообразие организмов. В целом, годовой ход изменчивости качественных и количественных характеристик планктонного альгоценоза Таганрогского залива позволяет

говорить о сходстве последнего с альгоценозами эстуарных зон шельфовых арктических морей России.

Глава 7. КОНЦЕПТУАЛЬНАЯ СХЕМА ГОДОВОГО СУКЦЕССИОННОГО ЦИКЛА ФИТОПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВ ЭСТУАРНЫХ ЗОН ШЕЛЬФОВЫХ МОРЕЙ РОССИИ

Анализ всех рассмотренных выше материалов позволяет сформулировать общую концептуальную схему структуры годового сукцессионного цикла фитопланктонных сообществ исследованных эстуарных водоемов: Печорской губы и Кольского залива Баренцева, Обской губы Карского и Таганрогского залива Азовского морей.

Традиционно концепции такого рода базируются на строгом соответствии стадий сукцессионной системы фитопланктона фазам гидрологического цикла, наблюдающимся во всех областях акваторий морских водоемов, но наиболее ярко выраженном в прибрежных и особенно эстуарных зонах. Следовательно, построение указанной схемы необходимо проводить с учетом абиотических факторов среды, обнаруживающих закономерную, повторяющуюся из года в год сезонную изменчивость, и, в конечном итоге, определяющих структуру годового гидрологического цикла: динамики термности и солёности вод, образования и таяния льда, режима стока пресной воды с материка (подробно описаны в гл. 2), а также концентрации биогенных элементов.

В основу настоящей концептуальной схемы положены динамика биомассы и смена комплексов доминирующих групп фитопланктона, характерных для каждой конкретной фазы сукцессионного цикла пелагического фитоценоза. Следует подчеркнуть, что данная схема может быть применена, с незначительными модификациями, ко всем эстуарным зонам шельфовых морей России.

Структурные перестройки пелагического биотопа в ходе годового гидрологического цикла естественным образом делят ход сезонного развития сообществ микроводорослей на отдельные фазы, сменяющие друг друга в ходе сукцессии и обладающие характерными особенностями качественного состава фитоценозов и продукционными характеристиками.

По результатам анализа динамики таксономического состава и количественных показателей развития фитопланктонных сообществ в пелагических эстуарных экосистемах выделены 4 фазы годового сукцессионного цикла: зимняя стадия покоя; фаза цветения криофлоры; весенний сукцессионный цикл и фаза летне-осеннего сбалансированного развития (рис. 6). Как было показано в гл. 6, сроки и протяженность этих фаз различаются в разных эстуарных водоемах, находясь при этом в строгом соответствии с периодами гидрологических циклов.



Рис. 6. Концептуальная схема структуры годового сукцессионного цикла планктонных альгоценозов эстуарных экосистем шельфовых морей России

Зимняя стадия покоя. В роли основных экосистемных регуляторов, определяющих в это время структуру планктонного альгоценоза, выступают быстрое охлаждение водной толщи, образование ледового покрова, процессы реминерализации органического вещества. В целом зимний сезон характеризуется абсолютным доминированием динофитовых водорослей, но в отдельные временные интервалы значимую роль в сообществе играют мелкие жгутиковые, в основном из отдела Cryptophyta. Кроме них, практически для всех эстуарных водоемов характерно присутствие мелких диатомовых клас Penningtoniophyceae, являющихся представителями микрофитобентоса, вымываемых в пелагиаль в процессе перемешивания вод при отсутствии плотностной стратификации. На этот период приходится годовой минимум активности фитопланктона. При этом, однако, абсолютные значения численности и биомассы микроводорослей в эстуарных зонах на 1-2 порядка превышают таковые фитоценозов открытых акваторий и прибрежных областей (см. разд. 5.3).

Фаза цветения криофлоры. Во второй половине зимнего – начале весеннего гидрологического сезона в пелагиали заканчиваются процессы аккумуляции зимнего запаса биогенов, происходит разрушение ледового покрова, приводящее к увеличению инсоляции, что вызывает активизацию первично-продукционных

процессов за счет интенсивного развития популяций автотрофной криофлоры. Последняя по таксономическому составу практически не отличается от ледовых сообществ микроводорослей в других экологических зонах морских бассейнов и представлена в основном планктонными пennisными диатомовыми. Уровни биомасс в этот период соответствуют таковым начальной фазы весеннего цветения фитопланктона (следующая стадия развития альгоценоза), поэтому наблюдаемое состояние сообщества часто называют «предвесенним» или «стартовым».

Весенний сукцессионный цикл. Характеризуется условиями относительной стратификации водной толщи и светового оптимума, а также максимальными уровнями концентраций биогенных элементов. В этот сезон начинается массовое развитие весеннего облигатно автотрофного планктонного комплекса, также в целом сходного с весенним фитоценозом прибрежных районов и таковым, образующим прикромочное цветение микроводорослей в открытых водах. Величины численности и биомассы фитопланктона в этот период достигают максимальных значений за год. Первично-продукционная активность пелагического альгоценоза в период весеннего максимума очень высокая: именно в этой фазе сукцессионного цикла синтезируется до 80 % годового выхода органического вещества. Динамика количественных показателей имеет вид остроконечной кривой – резкий взлет сменяется столь же резким спадом значений, что характерно и для хода развития прибрежных фитопланктонных сообществ. В сезонной динамике последних, однако, всегда наблюдается второй, поздневесенний, пик биомассы с более низкими ее значениями. Для эстуарных зон, где из-за наличия мощного опресняющего фактора происходит раннее формирование сезонной стратификации вод, поздневесеннее цветение фитопланктона обычно не формируется (Смирнов и др., 1989; Kivi et al., 1993). Такое «одновершинное» весеннее цветение наблюдается в эстуариях и зонах эстуарных шлейфов независимо от их широтной локализации (Kuparinen, Kuosa, 1993).

Фаза летне-осеннего сбалансированного развития. В данный период функционирование пелагических альгоценозов определяется следующими абиотическими факторами: быстрым прогревом водных масс, образованием верхнего стратифицированного слоя, усилением пресного стока. В это время имеет место некоторое снижение концентраций биогенных элементов, однако, в значительной мере компенсируемое их поступлением с материковыми водами. Популяции диатомовых, зеленых и синезеленых водорослей в летне-осенний сезон развиваются синхронно, причем наблюдается колебательный режим изменения как доминирующих форм (отделов) фитопланктона, так и количественных характеристик сообщества в целом, значения которых в среднем в несколько раз ниже максимальных весенних величин.

Доля в фитоценозе цианобактерий во всех изученных водоемах ощутимо возрастает, особенно в кутовых участках эстуариев. На стадии сбалансированного развития в пелагиали наблюдается заметный спад фотосинтетической активности и одновременное усиление роли гетеротрофной компоненты эстуарного фитоценоза (в основном динофитовых водорослей), т.е. пелагическая экосистема находится в фазе смешанного синтеза, характеризующегося сбалансированностью первично-продукционных процессов. В то же время в сообществе сохраняется доминирование облигатных автотрофов, очевидно, не испытывающих недостатка в биогенах. Следствием этого является резкое отличие данного периода развития от такового прибрежных планктонных альгоценозов – более длительная протяженность во времени и отсутствие выраженной стадии вторичного синтеза. Окончание летне-осенней фазы, на фоне быстрого остывания эстуарной водной массы и начала в пелагиали процессов реминерализации мертвого органического вещества, знаменуется дезинтеграцией флористической структуры и постепенным спадом количественных показателей развития микроводорослей.

Выделенные фазы являются устойчивыми структурными единицами сукцессионной системы фитопланктонного сообщества и стабильными экологическими событиями, подверженными очень незначительной вариабельности вследствие межгодовой изменчивости. Причиной этому, очевидно, служит преимущественное влияние на структуру и функционирование эстуарных пелагических экосистем не глобальных климатических изменений (а именно они наиболее отличны в разные годы), а «местных» экологических факторов – конкретных локальных климатических и гидрологических условий, пресноводного баланса и др., – которым присуща относительная межгодовая стабильность.

В отличие от сукцессионного, продукционный цикл фитопланктона эстуарных зон шельфовых морей России может быть четко разделен на две фазы: (1) первичного синтеза и (2) смешанного и вторичного синтеза. Для данных водоемов характерны удлиненная первая фаза и отсутствие фаз смешанного и вторичного синтеза как разделенных во времени стадий, что отличает эстуарные планктонные альгоценозы от таковых морских прибрежных областей, в которых ход изменений продукционных характеристик всегда имеет вид «пилообразной» кривой с относительно кратковременными максимумами. Такая ситуация в эстуарных экосистемах, безусловно, возникает за счет их постоянной подпитки органическим веществом и биогенными элементами, поступающими с речным стоком.

В ходе сезонной сукцессии эстуарных сообществ пелагических микроводорослей их трофическая структура изменяется следующим образом: от преобладания диатомовых на начальных этапах сукцессионного цикла следует переход доминирования к жгутиковым (в основном динофитовым), т.е. от

оказывается преимущественно автотрофного сообщества к миксотрофному. Впрочем, этот переход не может считаться полным, поскольку даже в зимнюю фазу покоя организмы сохраняют достаточно высокий уровень фотосинтетической активности (разд. 5.3); гетеротрофная же стадия, характерная для всех прибрежных экосистем, в эстуарных вообще отсутствует.

Подводя итог, можно заключить, что, согласно описанной концептуальной схеме годового сукцессионного цикла эстуарных фитоценозов, основными отличительными признаками его структуры являются редуцированность – отсутствие и слияние отдельных фаз – и особенности состава доминирующих таксонов на различных стадиях развития: позднее появление в сообществе миксотрофных организмов и почти полное отсутствие облигатных гетеротрофов. Уровни количественных характеристик фитопланктона на протяжении всего сукцессионного цикла превышают таковые альгоценозов прибрежных морских районов и, в еще большей степени, открытых вод. Такая картина обусловлена изменчивостью и характером действия абиотических факторов среды. В эстуарных зонах микроводоросли в течение года практически не испытывают недостатка в биогенных элементах, вследствие их притока с материковыми водами и процессов минерализации большого количества органических веществ. По этой причине сезонная динамика развития фитопланктона определяется главным образом ходом изменений температуры и светового режима. В итоге для эстуарных пелагических фитоценозов характерен продолжительный вегетационный период (в высоких широтах его начальная стадия протекает даже под сплошным покровом льда) без значительных спадов обилия микроводорослей, что позволяет им достигать высоких продукционных показателей. При этом наличие высокоградиентных по солености участков (районов смешения вод), выполняющих барьерную функцию, приводит к определенной изолированности эстуарных экосистем, в результате оказывающихся естественными, относительно замкнутыми, высокопродуктивными областями шельфовых морей России.

Выводы

1. Для исследованных эстуарных зон Баренцева, Карского и Азовского морей отмечено 842 вида планктонных микроводорослей, относящихся к 10 отделам. Наиболее флористически разнообразно представлены группы диатомовых и зеленых водорослей, насчитывающие в своем составе 327 и 181 вид соответственно. Наибольшее видовое обилие зарегистрировано для альгоценозов Таганрогского залива Азовского моря – 542 таксона и Кольского залива Баренцева моря – 452 таксона.

2. Флористическое разнообразие сообществ фитопланктона, характеризующееся преобладанием представителей отделов диатомовых, зеленых и динофитовых водорослей, – общее свойство всех эстуариев шельфовых морей Арктики и юга России. Набор массовых видов для каждого из рассмотренных эстуарных альгоценозов достаточно постоянен и во многом флористически сходен для этих водоемов.

3. Наибольшее сходство в структуре пелагических фитоценозов между эстуарными зонами Азовского моря и морей Северо-Атлантического бассейна наблюдается в таксономической структуре сообщества микроводорослей и ее сезонной изменчивости. В сезонной динамике азовоморского фитопланктона равно как и в фитоценозах эстуарных зон Баренцева и Карского морей, в весенний период четко прослеживается пик биомассы, имеющий вид двухвершинной кривой с полным доминированием диатомовых водорослей. Второй, летний, пик формируется в июле-августе и образован преимущественно зелеными и синезелеными водорослями, при этом в фитоценозе в целом возрастает видовое разнообразие организмов.

4. Структура сукцессионных циклов микрофитопланктона в бассейнах бореальных и арктических эстуарных экосистем, в сравнении с прибрежными экосистемами с морским режимом, редуцирована и включает: (1) фазу цветения криофлоры; (2) весенний сукцессионный цикл; (3) фазу летне-осеннего сбалансированного развития и (4) зимнюю стадию покоя.

5. В прибрежных зонах шельфовых морей схема продукционного цикла пелагических альгоценозов разделена на фазы первичного, смешанного и вторичного синтеза. Для эстуарных зон характерна удлинённая фаза периода первичного продуцирования и отсутствие фаз смешанного и вторичного синтеза как разделённых во времени стадий. Основная доля годового выхода органического вещества (60-80 %) в эстуарной и прибрежной пелагиали синтезируется весенней фазе. Столь узкая временная локализация продукционных процессов в эстуариях делает их особенно уязвимыми в отношении антропогенных воздействий.

6. Весеннее развитие фитопланктона на мелководьях арктических морей начинается задолго до вскрытия и очищения поверхности моря ото льдов. Основные районы, характеризующиеся ранним интенсивным развитием арктобореальных неритических диатомовых в ранневесенний период, локализованы в эстуарных зонах Печорского моря и Обь-Енисейского мелководья.

7. В арктических эстуарных районах, не замерзающих в зимний период, не наблюдается столь глубокого спада активности фитопланктона, какой характерен для прибрежных пелагических экосистем морского типа. Сохранение фитопланктоном значительного уровня количественных показателей в пелагических экосистемах в период полярной ночи является закономерной отличительной чертой эстуарных арктических экосистем в целом и в итоге

основным фактором, определяющим их высокую биологическую продуктивность.

8. Образование ледового покрова в зимне-весенний период в обычно не замерзающих эстуариях (Кольский залив) не оказывает значительного модифицирующего влияния на ход дальнейшего сукцессионного развития эстуарного пелагического фитоценоза.

9. Области смешения пресных и морских водных масс в эстуарных зонах представляют собой своеобразный природный «фильтр», пропускающий в одну и другую сторону эврибионтные формы микроводорослей и отсеивающий виды с узким диапазоном толерантности. Это явление можно расценивать как специфический эффект биологического барьера, в данной ситуации оказывающего влияние не только на распределение количественных показателей, но и на таксономическую структуру планктонных фитоценозов. В зонах трансформации водных масс обнаруживаются специфические пелагические альгоценозы промежуточного характера, представляющие собой не самостоятельные фитопланктонные сообщества, а лишь их отдельные компоненты, наиболее приспособленные к существованию в условиях экотона.

10. Мощный выброс энергии, запасенной в речной и эстуарной экосистемах в виде живого и мертвого органического вещества, способствует формированию зоны повышенной продуктивности в прилегающей области прибрежного шельфа.

11. В экосистемах эстуарных районов на современном этапе наблюдаются одновременно два четко выраженных направления изменений структуры планктонных фитоценозов. Одно из них вызвано нарушением среды обитания гидробионтов под действием антропогенного пресса и связанным с ним развитием сообществ фитопланктона, адаптированных к этим условиям. Второе обусловлено действием климатических факторов, влияющих на проникновение в эстуарную область и адаптацию в ней аллохтонных видов фитопланктона.

12. В результате процесса эвтрофирования не выявлено достоверного изменения видового состава и значимых изменений в соотношении систематических групп в пелагических альгоценозах эстуарных зон шельфовых морей. Сукцессия фитопланктона при антропогенном эвтрофировании проявляется не в изменении общего состава водорослей и не в увеличении видового разнообразия определенных систематических групп, а представляет собой процесс расширения круга массовых форм за счет усиления роли видов, ранее в планктоне немногочисленных, и утрачивания сравнительно небольшим числом видов значения массовых.

Основные положения диссертации опубликованы в следующих работах:

1. Дружков Н.В., Макаревич П.Р. Приспособление для изучения микропланктонных организмов // Биол. науки. 1988. № 10. С. 100–101.
2. Макаревич П.Р., Дружков Н.В. Приспособление для изучения нанопланктонных водорослей // Ботан. журн. 1989. Т. 74, № 5. С. 767–768.
3. Макаревич П.Р., Дружков Н.В. Методические рекомендации по анализу количественных и функциональных характеристик морских биоценозов северных морей. Ч.1. Фитопланктон. Зоопланктон. Взвешенное органическое вещество. Апатиты: Изд. КНЦ АН СССР, 1989. 30 с.
4. Макаревич П.Р., Кольцова Т.И. История изучения и современное состояние фитопланктона // Экология и биоресурсы Карского моря. Апатиты: Изд. КНЦ АН СССР, 1989. С. 38–45.
5. Макаревич П.Р., Дружков Н.В., Бобров Ю.А. Фитопланктон зоны трансформации баренцевоморских и беломорских водных масс // Исследования фитопланктона в системе мониторинга Балтийского моря и других морей СССР. М.: Гидрометеоздат, 1991. С. 127–134.
6. Дружков Н.В., Макаревич П.Р. Сезонная сукцессия микрофитопланктона в прибрежной зоне Восточного Мурмана // Продукционно-деструкционные процессы пелагиали побережья Баренцева моря. Апатиты: Изд. КНЦ АН СССР, 1991. С. 43–54.
7. Makarevich P.R., Larionov V.V., Druzhkov N.V. Average cell weights of the mass phytoplankton species of the Barents Sea. Apatity: Publ. KSC RAS, 1991. 14 p.
8. Макаревич П.Р. Изучение фитопланктона // Международная (американо-норвежско-российская) экологическая экспедиция в Печорское море, на Новую Землю, Колгуев, Вайгач и Долгий. Июль 1992 г. (НИС «Дальние Зеленцы»): Препр. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1992. С. 11–14.
9. Druzhkov N.V., Makarevich P.R. Structural characteristic of the microphytoplankton seasonal development in the coastal ecosystem // Phytoplankton of the Barents Sea. Apatity: Publ. KSC RAS, 1992. P. 83–96.
10. Makarevich P.R., Larionov V.V. Taxonomic composition of phytoplankton and history of the phytoplankton studies in the Barents Sea // Phytoplankton of the Barents Sea. Apatity: Publ. KSC RAS, 1992. С. 17–51.
11. Макаревич П.Р. Биоиндикация антропогенного загрязнения в прибрежной зоне Карского моря // Арктические моря: Биоиндикация состояния среды, биотестирование и технология деструкции загрязнений. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 1993. С. 66–72.
12. Makarevich P.R., Larionov V.V., Druzhkov N.V. Mean weights of dominant phytoplankton species of the Barents Sea // Algology. 1993. Vol. 3, No. 1. P. 103–106.
13. Makarevich P.R. Composition and abundance of phytoplankton // Report on the ecological Studies in the Pechora Sea in 1993. FIMR. Helsinki, 1993. P. 23–25.

14. Макаревич П.Р., Дружков Н.В. Сравнительная характеристика микроводорослей юго-западной части Карского и юго-восточной части Баренцева морей // Альгология. 1994. № 1. С. 78–88.

15. Makarevich P.R., Larionov V.V. The structure of the species and phytoplankton community // Biosorbents and Absorbents in Oil Spill Combatting in Sea Environment. Helsinki, 1995. P. 25–34.

16. Макаревич П.Р. Фитопланктон прибрежной зоны Карского моря // Среда обитания и экосистемы Новой Земли (архипелаг и шельф). Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 1995. С. 46–52.

17. Макаревич П.Р. Фитопланктонные сообщества // Экосистемы, биоресурсы и антропогенное загрязнение Печорского моря. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 1996. С. 50–54.

18. Дружков Н.В., Макаревич П.Р. Пространственно-временная организация фитоценоза в открытых шельфовых водах Западной Арктики // Экосистемы пелагиали морей Западной Арктики. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 1996. С. 37–72.

19. Groenlund L., Makarevich P., Namjatov A., Druzhinina O. Hydrography, water chemistry, plankton production and plankton species composition in the Ob Bay, in 1996 // Ob Bay Ecological Studies in 1996. Finland, Helsinki, 1997. P. 3–21.

20. Макаревич П.Р. Микрофитопланктонное сообщество // Кольский залив: Океанография, биология, экосистемы, поллютанты. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 1997. С. 81–95.

21. Макаревич П.Р. Фитопланктон Карского моря // Планктон морей Западной Арктики. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 1997. С. 51–65.

22. Druzhkov N.V, Makarevich P.R., Bardan S.I. Sea foam as an object of sea-surface film studies // Polar Res. 1997. Vol. 16, No. 2. P. 117–121.

23. Макаревич П.Р. Весеннее состояние микрофитопланктонного сообщества юго-восточной части Баренцева и юго-западной части Карского морей на акваториях, покрытых льдами // Биология и океанография Баренцева и Карского морей (по трассе Севморпути). Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 1998. С. 138–149.

24. Макаревич П.Р., Дружинина О.В. Планктон Чёшской губы Баренцева моря. Июль 1994 г.: Препр. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1997. 39 с.

25. Матишов Г.Г., Макаревич П.Р., Матишов Д.Г., Ларионов В.В., Любин П.А., Митяев М.В., Кондаков А.А., Ильин Г.В. Комплексные экологические исследования Азовского моря (по итогам экспедиции ММБИ на э/с “Гидрофизик”, сентябрь 1997 г.): Препр. Мурманск, 1998. 61 с.

26. Makarevich P.R. Spring growth the phytoplankton community in the ice-covered Pechora Sea // ICES International Symposium on Brackish Water Ecosystems. Helsinki, Finland, 1998. P. 37–38.

27. Матишов Г.Г., Макаревич П.Р., Ларионов В.В., Любин П.А. Современное состояние флоры и фауны Азовского моря: анализ тенденций изменчивости // Докл. РАН. 1999. Т. 376, № 6. С. 848–850.

28. Druzhkov N.V., Makarevich P.R. Comparison of the Phytoplankton Assemblages of the South-Eastern Barents Sea and South-Western Kara Sea: Phytogeographical Status of the Regions // *Botanica Marina*. 1999. Vol. 42. P. 103–115.

29. Макаревич П.Р., Ларионов В.В. Некоторые особенности экологии фитопланктона // Современное развитие эстуарных экосистем на примере Азовского моря. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 1999. С. 119–129.

30. Матишов Г.Г., Дружков Н.В., Макаревич П.Р., Дружкова Е.И., Намя А.А. Экологическое районирование пелагической зоны Кольского залива (Баренцево море) с использованием структурного анализа сообществ микропланктона // Докл. РАН. 2000. Т. 372, № 4. С. 568–570.

31. Макаревич П.Р., Матишов Г.Г. Весенний продукционный цикл фитопланктона Карского моря // Докл. РАН. 2000. Т. 375, № 3. С. 421–423.

32. Матишов Г.Г., Кузнецов Л.Л., Дружков Н.В., Макаревич П.Р., Кузнецова Т.Л., Ларионов В.В. Опыт создания биологической базы данных на материале планктонных исследований Арктического бассейна // Докл. РАН. 2000. Т. 370, № 5. С. 715–717.

33. Matishov G., Makarevich P., Timofeev S., Kuznetsov L., Druzhkov N., Larionov V., Golubev V., Zuyev A., Adrov N., Denisov V., Ilyin G., Kuznetsov A., Denisenko S., Savinov V., Shavikyn A., Smolyar I., Levitus S., O'Brien T., Baranova O. Biological Atlas of the Arctic Seas 2000: Plankton of the Barents and Kara Seas, National Oceanographic Data Center/NOAA, Silver Spring, MD, USA, 2000. 356 p. (+CD, +Internert).

34. Макаревич П.Р., Ларионов В.В. Основные направления изменчивости структуры фитопланктонных сообществ Азовского моря // Закономерности океанографических и биологических процессов в Азовском море. Апатиты: КНЦ РАН, 2000. С. 212–219.

35. Дружков Н.В., Кузнецов Л.Л., Макаревич П.Р., Шошина Е.В., Ларионов В.В., Дружкова Е.И. Таксономический каталог первичных продуцентов прибрежной экосистемы Центрального Мурмана (Баренцево море): Препр. Мурманск: Изд-во ММБИ КНЦ РАН. 2000. 32 с.

36. Макаревич П.Р., Любин П.А., Ларионов В.В. Основные тенденции изменчивости структуры фитопланктонных и бентосных сообществ Азовского моря // Экология. 2000. № 6. С. 444–448.

37. Smolyar I., Makarevich P., Timofeev S., Zuyev A. Biological atlas of the Barents and Kara Seas // *Earth System Monitor*. NOAA. 2000. Vol. 11, No. 2. P. 1–9.

38. Druzhkov N.V., Makarevich P.R., Druzhkova E.I. Phytoplankton in the south-western Kara Sea: composition and distribution // *Polar Res*. 2001. V.20, № 1. P. 95–108.

39. Makarevich P.R., Larionov V.V. Florist composition and productivity of the microalgal communities of the Ob Bay and the Enisei Bay in the summer 1999 // *Ber. Polarfors.* 2001. Vol. 393. P. 34–47.

40. Матишов Г.Г., Дружков Н.В., Макаревич П.Р., Ларионов В.В. Роль пресноводного фитопланктона в формировании области повышенной продуктивности на Обь-Енисейском мелководье // *Докл. РАН.* 2001. Т. 378, № 3. С. 424–426.

41. Larionov V.V., Makarevich P.R. The taxonomic and ecological descriptions of the phytoplankton assemblages from the Enisei Bay and adjacent waters of the Kara Sea on September 2000 // *Ber. Polarfors.* 2001. Vol. 393. P. 48–62.

42. Ларионов В.В., Макаревич П.Р. Общие закономерности развития фитопланктонных сообществ эстуарных областей Азовского и северных морей России // *Среда, биота и моделирование экологических процессов в Азовском море.* Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2001. С. 88–97.

43. Макаревич П.Р. Пелагические альгоценозы зон термохалинных градиентов азово-черноморских водных масс // *Экосистемные исследования Азовского моря и побережья.* Т. IV. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2002. С. 210–219.

44. Noethig E.-M., Okolodkov Y., Larionov V.V., Makarevich P.R. Phytoplankton distribution in the inner Kara Sea: A comparison of three summer investigations // *Proceedings in Marine Sciences.* 2003. Vol. 6. P. 163–185.

45. Makarevich P.R., Druzhkov N.V., Larionov V.V., Druzhkova E.I. The freshwater phytoplankton biomass and its role in the formation of a highly productive zone on the Ob-Yenisei shallows (southern Kara Sea) // *Proceedings in Marine Sciences.* 2003. Vol. 6. P. 185–195.

46. Ларионов В.В., Макаревич П.Р. Общие закономерности развития пелагических экосистем эстуарных зон и прилежащих областей северо-восточной части Карского моря // *Фауна беспозвоночных Карского, Баренцева и Белогоморий (информатика, экология, биогеография).* Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2003. С. 50–67.

47. Макаревич П.Р., Ларионов В.В., Дружков Н.В., Дружкова Е.И. Роль Обского фитопланктона в формировании продуктивности Обь-Енисейского мелководья // *Экология.* 2003. № 2. С. 96–100.

48. Макаревич П.Р., Ларионов В.В. Сезонная сукцессия фитопланктонного сообщества Таганрогского залива // *Комплексный мониторинг среды и биоты Азовского бассейна.* Т. VI. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2004. С. 106–128.

49. Макаревич П.Р., Ларионов В.В., Дружкова Е.И. Динамика фитопланктона в эстуарных областях северных морей в период полярной ночи // *Альгология.* 2004. № 2. С.

