

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
КОЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР  
МУРМАНСКИЙ МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

*На правах рукописи*

ТРОФИМОВА  
Вероника Владимировна

**ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЕ ПИГМЕНТЫ ФИТОПЛАНКТОНА  
ЭСТУАРНЫХ ПЕЛАГИЧЕСКИХ ЭКОСИСТЕМ БАРЕНЦЕВА  
МОРЯ (НА ПРИМЕРЕ КОЛЬСКОГО ЗАЛИВА)**

Специальность 25.00.28 - Океанология

**А В Т О Р Е Ф Е Р А Т**  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Мурманск  
2007

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

Научный руководитель: доктор биологических наук  
Макаревич Павел Робертович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук  
Василевская Наталья Владимировна,  
кандидат биологических наук  
Королева Ирина Михайловна

Ведущая организация: Мурманский Государственный технический  
университет (МГТУ, г. Мурманск)

Защита состоится “29“ октября 2007 г. в “14“ часов на заседании  
диссертационного совета Д 002.140.01 при Мурманском морском  
биологическом институте Кольского научного центра Российской  
академии наук по адресу: 183010, Мурманск, ул. Владимирская, д.17,  
факс (8152) 25-39-94.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Мурманского  
морского биологического института КНЦ РАН по адресу: 183010  
г.Мурманск, ул.Владimirская, 17.

Автореферат разослан “18“ сентября 2007 г.

Учёный секретарь  
Диссертационного совета



(к.г.н. Е.Э.Кириллова)

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность исследования.** В настоящее время в мировой океанологии все большее внимание уделяется изучению эстuarных экосистем, зонам взаимодействия морских и континентальных вод, обладающих высоким уровнем продуцирования органического вещества и в то же время, подверженных интенсивным антропогенным нагрузкам. Южное колено Кольского залива квалифицируют именно как экосистему эстuarного типа (Матищов и др., 2000). Особый интерес при изучении этого района Баренцева моря представляют его климатические и гидрологические высоколатитные особенности (разнообразие уровней инсолации в течение года, особенности ледового режима, приливно-отливные явления) и связанные с ними общие закономерности формирования и трансформации фонда растительных пигментов в пелагических экосистемах.

Изучению пелагических микроводорослей - основных продуцентов органического вещества, эстuarной зоны Кольского залива посвящен целый ряд работ. Однако публикации, освещающие изучение данного компонента экосистемы с позиций содержания фотосинтетических пигментов, практически отсутствуют.

Фитопланктонные сообщества занимают особое место среди индикаторов состояния водоемов. Недостаточность изученности распределения и состояния фотосинтетических пигментов фитопланктона в водных экосистемах создает существенный пробел в целостном представлении о трофическом состоянии и продукционном потенциале водоема. Освещение этого вопроса поможет не только полнее оценить физиологическое состояние и продукцию микроводорослей, но и получить достоверную картину функционирования всей эстuarной экосистемы Кольского залива в течение периода вегетации.

**Цель и основные задачи исследования.** Цель работы - изучение общих закономерностей и особенностей пространственного распределения и временной изменчивости содержания фотосинтетических пигментов фитопланктона в эстuarных экосистемах высокобореальных (субарктических) морей на примере Кольского залива Баренцева моря. Цель работы определила постановку следующих задач:

1. Изучение сезонной динамики фотосинтетических пигментов фитопланктона.
2. Исследование пространственной изменчивости пигментов пелагического альгоценоза в разные гидрологические сезоны.
3. Изучение суточной динамики фотосинтетических пигментов фитопланктонного сообщества.
4. Выявление факторов среды, определяющих закономерности пространственно-временного распределения фотосинтетических пигментов.
5. Анализ взаимосвязи содержания фотосинтетических пигментов с

интенсивностью развития и таксономическим составом сообщества планктонных микроводорослей.

**Научная новизна и теоретическая значимость работы.** На основании обобщения многолетнего материала впервые получено целостное представление о сезонной, суточной, пространственной динамике и содержании растительных пигментов фитопланктона в эстuarных районах Баренцева моря.

Выявлены закономерности пространственной и сезонной изменчивости пигментного состава в зависимости от таксономической структуры пелагических альгоценозов и гидрологических факторов среды.

На основе данных по растительным пигментам, использованных для расчета первичной продукции, определены зоны наибольшей продуктивности на акватории Кольского залива.

На основании анализа собственного материала и литературных данных дана сравнительная характеристика особенностей пространственного распределения и сезонной динамики растительных пигментов в эстuarных и прибрежных экосистемах Баренцева моря.

**Практическое значение работы.** Полученные результаты могут быть использованы для организации систем постоянного экологического мониторинга и проведения экологической экспертизы при строительстве и эксплуатации объектов промышленных и добывающих предприятий (нефтеперегрузочные терминалы, портовые комплексы перегрузки угля и нефти в Кольском заливе).

Представленные в диссертационной работе результаты были использованы в рамках выполнения проекта INTAS N 03-51-4494 "синергетическое спутниковое дистанционное наблюдение биотических и абиотических процессов в морских и пресноводных водоемах: разработка методологии и применение к некоторым европейским морям и озерам (синергетическое наблюдение)".

Оригинальные данные, приведенные в работе, могут быть использованы для построения прогностических динамических моделей, имеющих важное значение при оценке риска, связанного с глобальными климатическими изменениями и антропогенным биологическим загрязнением.

Данные по первичной продукции могут служить основой для создания системы оценки продуктивности и разработки методов рационального использования Кольского залива и прилегающих к нему морских акваторий Баренцева моря.

**Апробация работы.** Материалы диссертации были представлены и обсуждались на XXII, XXIII, XXIV и XXV конференции молодых ученых (Мурманск, ММБИ, 2004, 2005, 2006, 2007); Международной научной конференции "Современные экологические проблемы Севера". (Апатиты, 2006); Российско-польском семинаре по биологии морей Арктики и Антарктики

(Мурманск, 2006). Основные положения и материалы работы были представлены и обсуждены на Рабочем совещание по проекту INTAS N 03-51-4494 "Синергетическое наблюдение" (г. Лауенбург, Германия, 2006 г.)

**Публикации.** К настоящему времени по теме диссертации опубликовано 6 научных работ, 1 из которых - в рецензируемом центральном журнале.

**Структура и объем диссертации.** Диссертация состоит из введения, шести глав, заключения, выводов и списка литературы. Работа изложена на 132 страницах машинописного текста, включает 27 таблиц, 16 рисунков. В списке литературы содержится 106 наименований, из них 85 на русском языке.

**Благодарности.** Автор выражает глубокую благодарность администрации ММБИ во главе с академиком Г.Г. Матищовым за всестороннюю поддержку и чуткое руководство в осуществлении настоящей работы. За большую помощь в проведении исследований, обсуждении и анализе их результатов, ценные советы, критические замечания, высказанные при подготовке диссертации к защите автор глубоко признателен научному руководителю д.б.н. П.Р. Макаревичу, зав. отд. планктона Т.И. Широколобовой, к.б.н. В.В. Ларионову. Искренняя благодарность сотрудникам ММБИ, оказавшим помочь в отборе проб, определении видового состава фитопланктона, построении картосхем.

## **СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ**

### **Глава 1. Литературный обзор**

Сделан литературный обзор природных условий Кольского залива и экологических факторов абиотической и биотической природы, влияющих на развитие фитопланктонного сообщества: географическое положении залива, речной сток и пресноводный баланс. Описывается сезонная динамика гидрофизических характеристик, представлены сведения о гидродинамических процессах и гидрохимическом режиме Кольского залива. Приводится информация об истории изучения фитопланктона Кольского залива, описывается качественный и количественный состав, сезонная динамика и пространственная структура микрофитопланктонного сообщества. По литературным данным представлены сведения о содержании и распределении фотосинтетических пигментов по акватории Мирового океана, в открытой и прибрежной частях Баренцева моря, а также в Кольском заливе.

### **Глава 2. Материалы и методы исследования**

Отбор проб фитопланктона для дальнейшего определения концентраций фотосинтетических пигментов осуществлялся согласно рекомендациям ГОСТа 17.1.4.02-90 ВОДА. Методика спектрофотометрического определения хлорофилла *a* (ГОСТ..., 2001). Всего было отобрано 304

пробы (табл. 1).

Таблица 1  
Схема отбора материала в южном колене Кольского залива в 2004-2005гг.

Цель отбора	ZИМА	ВЕСНА	ЛЕТО	ОСЕНЬ	ВСЕГО
	Количество проб				
Сезонная динамика	16	19	78	18	131
Пространственное распределение	-	15	55	9	79
Суточная изменчивость	30	32	12	20	94
<b>ВСЕГО</b>	<b>46</b>	<b>66</b>	<b>145</b>	<b>47</b>	<b>304</b>

Пробы для учета качественного и количественного состава фитопланкtonного сообщества отбирались параллельно, аналогичным способом. Первичная обработка проб фитопланктона и подсчет клеток выполнялись согласно стандартным гидробиологическим методикам (Суханова, 1983; Федоров, 1979). Расчет биомасс осуществлялся с использованием таблиц средних весов клеток микроводорослей (Соловьева, 1976; Makarevich et al., 1993).

Одновременно с отбором проб фитопланктона регистрировали температуру и соленость воды, согласно стандартным гидрологическим методикам (Руководство..., 1959; Наставление..., 1984; Краткая инструкция..., 2003).

Для оценки сезонной динамики фотосинтетических пигментов пелагического альгоценоза южной части Кольского залива была выбрана стационарная точка ( $68^{\circ}58'480\text{ N}$ ,  $33^{\circ}03'620\text{ E}$  - точка В) расположенная у восточного побережья водоема (рис. 1). Частота взятия проб фитопланктона с поверхности и придонного горизонта составляла в зимне-весенний сезон и осенью 2-3 раза в месяц, в период активной вегетации микроводорослей летом до 9 раз в месяц. Всего для изучения сезонной динамики пигментов фитопланктона была отобрана 131 пробы (табл. 1).

В рамках годового мониторинга южной части Кольского залива, с целью изучения в этой экосистеме пространственного распределения пигментов пелагического альгоценоза на его акватории была выполнена 21 станция (ст. 1-18, А, В, С (рис.1)). Всего для изучения пространственного распределения пигментов фитопланктона было отобрано 79 проб (табл. 1).

В целях изучения короткопериодной изменчивости содержания фотосинтетических пигментов в фитопланктоне в точке, расположенной у восточного побережья южного колена Кольского залива ( $68^{\circ}56'930\text{ N}$ ,  $33^{\circ}01'828\text{ E}$  - точка С) (рис. 1) были выполнены три суточные станции в 2005 г. (весенний, летний, осенний биологический сезон) и одна в 2003 г. (зимний

биологический сезон) Всего для изучения суточной изменчивости пигментов фитопланктона было отобрано 94 пробы (табл. 1).

Для сравнения данных по фотосинтетическим пигментам полученных нами в южном колене Кольского залива (эстuarной экосистеме) со значениями хлорофилла *a* фитопланктона в прибрежной зоне Баренцева моря в августе 2005 г. было отобрано 10 проб в губе Дальнезеленецкая.

**Определение** фотосинтетических пигментов (хлорофиллов *a*, *b*, *c<sub>1</sub>+c<sub>2</sub>*, феофитина *a*, каротиноидов)

проводили в соответствии с международным стандартом (ГОСТ..., 2001).

Спектрофотометрирование экстракта осуществляли на UV-Visible спектрофотометре Nicolet Evolution 500 фирмы "Spectronic Unicam", Великобритания.

Концентрации фотосинтетических пигментов и пигментный индекс вычисляли по формулам приведенным в ГОСТе.

По концентрации хлорофилла *a*, косвенным методом (Шемшура и др., 1990), был проведен расчет первичной продукции итоценоза поверхности горизонта.

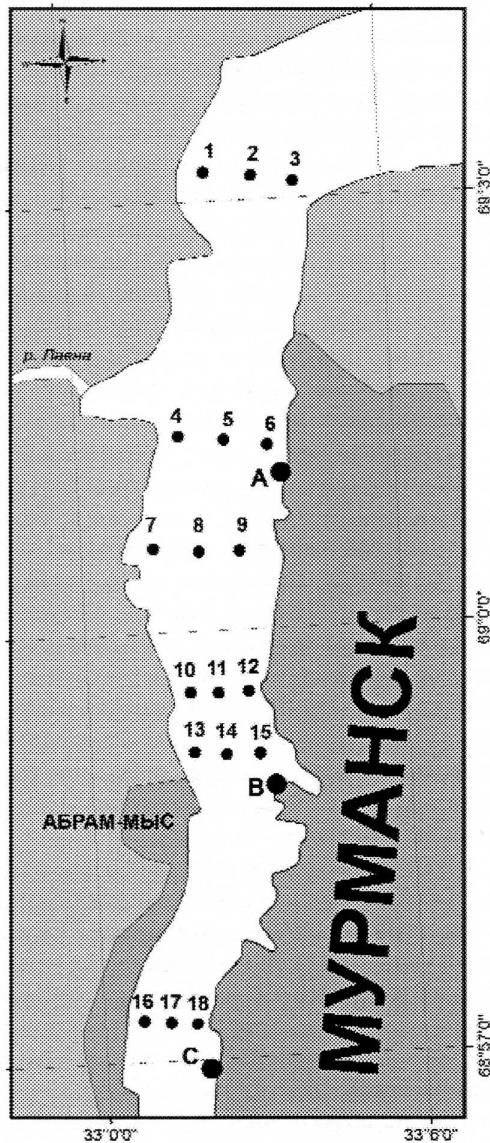


Рис. 1.

Расположение станций отбора проб в южном колене Кольского залива, 2004-2005 гг.

### ***Глава 3. Сезонная динамика фотосинтетических пигментов фитопланктона и их связь с гидрологическими факторами среды***

**Зимне-весенний период. Поверхностный горизонт.** В течение гидрологической зимы (ноябрь - март) в поверхностном горизонте пелагиали зарегистрированы крайне низкие значения концентрации хлорофилла *a* фитопланктона от 0.01 до 0.04 мг/м<sup>3</sup> (среднее  $0.02 \pm 0.01$  мг/м<sup>3</sup>). В весенний сезон (апрель-июнь) содержание исследуемого пигмента пелагического альгоценоза на данном горизонте постепенно возрастило от 0.06 до 0.78 мг/м<sup>3</sup> (среднее  $0.27 \pm 0.22$  мг/м<sup>3</sup>).

Зарегистрированная в зимние месяцы температура поверхностных водных масс южного колена Кольского залива достигала максимальных величин в декабре ( $3.1^{\circ}\text{C}$ ), а минимальных - в феврале и марте ( $0.0\ldots -0.5^{\circ}\text{C}$ ). Соленость вод поверхностного горизонта в этот период находилась в диапазоне от 15.2 до 23.8‰ (среднее  $19.5 \pm 3.8\text{‰}$ ). В весенний гидрологический сезон происходил постепенный прогрев и потепление вод поверхностного слоя: от  $0.4^{\circ}\text{C}$  до  $11.5^{\circ}\text{C}$  и одновременное распреснение, вплоть до 5.5‰ в июне (среднее за сезон  $11.1 \pm 4.1\text{‰}$ ), за счет увеличившегося стока рек Колы и Туломы, максимального в эти месяцы (Кольский залив..., 1997).

Параллельный учет качественной и количественной структуры фитопланктонного сообщества показал, что численность фитопланктона зимой составила порядка 6 тыс. кл/л, биомасса не превышала 10 мкг/л. Поверхностный горизонт пелагиали в этот период заселен комплексом преимущественно диатомовых водорослей пресноводного (*Asterionella formosa*) и морского (*Melosira jurgensii*, *M. nummuloides*) происхождения, а также и морскими формами мелких жгутиковых (*Gymnodiniacea*). В ранневесенний период происходило постепенное увеличение численности (до 100 тыс. кл/л) и биомассы (до 150 мкг/л) сообщества микроводорослей, в основном за счет развития неидентифицированных *Pennatophyceae* размерной фракции менее 30 мкм. В меньшей степени в сообществе были представлены более крупные формы диатомовых *Diatoma elongatum*, *Melosira jurgensii*, *M. nummuloides*, *M. varians*, *M. granulata*.

Представленные за зимний период значения концентрации хлорофилла *a* соответствуют нижней границе этого показателя (0.01 мг/м<sup>3</sup>), указанной для Баренцева моря в зимние месяцы (Жизнь..., 1985). Наблюдаемая нами картина типична для зимнего состояния пелагического альгоценоза прибрежной зоны Баренцева моря. Известно, что весенняя активизация в развитии фитопланктона Баренцева моря обычно происходит в апреле и приурочена к губам, заливам и районам мелководий (Роухийяnen, 1961). Данные нашего исследования (концентрация хлорофилла, численность и биомасса фитопланктона) не позволяют говорить о вспышке активного развития водорослей в

весенний период, фотосинтетическая активность фитопланктона еще невелика. Начиная с апреля, идет постепенное нарастание содержания хлорофилла *a* в поверхностном горизонте. В придонном слое концентрация исследуемого пигмента остается на уровне зимних месяцев. Несомненно, весенний сукцессионный цикл микрофитопланктона южного колена Кольского залива отличается от такового прибрежных экосистем Центрального Мурмана, для которого характерно ранневесенне и поздневесенне цветение (Планктон..., 1997).

Отсутствие в районе нашего исследования - южном колене залива - характерного для прибрежья Баренцева моря пика весеннего цветения, возможно, связано с особенностями эстuarного - автохтонного - фитопланктонного сообщества района исследования, которое развивается летом при повышении температуры воды (Muylaert et al., 2000). Подобное предположение подтверждает мониторинг Кольского залива 2003 года, в ходе которого не было выявлено весеннего цветения водорослей, пик развития фитопланктона наблюдался в летние месяцы (Трофимова, 2004).

Показателем общего обилия фитопланктона служит количество хлорофилла. В настоящее время разработаны косвенные методы оценки первичной продукции морского фитопланктона по хлорофиллу *a*, как менее трудоемких и более экспрессных по сравнению со стандартным радиоуглеродным методом. Полученные нами расчетным путем значения первичной продукции для поверхностного горизонта в течение гидрологической зимы изменялись в диапазоне значений от 0.49 до 2.01 мгС/м<sup>3</sup> в сутки (среднее 1.17±0.62 мгС/м<sup>3</sup> в сутки), с апреля по июнь первичная продукция планктона постепенно возрастала от 2.70 до 28.82 мгС/м<sup>3</sup> в сутки (среднее 10.69±8.07 мгС/м<sup>3</sup> в сутки).

О продукционном цикле фитопланктона в прибрежных водах Мурмана известно, что в период полярной ночи продуцирование в пелагиали за счет фотосинтеза полностью прекращается, и только в конце марта - начале апреля происходит резкое преобладание процессов продукции над деструкцией и достижение первого весеннего максимума развития водорослей (Жизнь..., 1985). По нашим данным продукционная деятельность фитопланктона в период исследования невелика, однако не прекращается полностью даже в зимние месяцы, что, по мнению П.Р. Макаревича (2004), является отличительной чертой именно эстuarных пелагических фитоценозов. Известно, что фитоценоз в южной части акватории Кольского залива в период полярной ночи может находиться в состоянии активного функционирования. Его основу составляют организмы, характеризующиеся автотрофным типом питания (хлорофилл в клетках находился в активном состоянии) (Макаревич и др., 2004). Подобный факт доказывает, что минимальный уровень солнечной радиации во время полярной ночи оказывается достаточным для протекания в клетках процесса фотосинтеза (Быков, 2003; Макаревич, 2004). Самые низкие величины первичной продукции, описанные для прибрежья Баренцева моря в

марте (губа Дальнезеленецкая) 0.53 мгС/м<sup>3</sup> в сутки (Жизнь..., 1985), соизмеримы с рассчитанными нами показателями за этот период.

Использование в качестве характеристик физиологического состояния фитопланктона содержания феофитина  $\alpha$ , пигментного индекса ( $I_{430/664}$ ) и отношения суммарной концентрации каротиноидов к концентрации хлорофилла  $\alpha$  ( $C_k/C_{xa}$ ), позволяет более полно оценить процессы, происходящие в сообществе фотосинтетиков (Humphrey, 1963; Margalef, 1960; Курейшевич и др., 1999; Parsons et al., 1961; Елизарова, 1973).

Среднее содержание феофитина  $\alpha$  (в % от суммы с чистым хлорофиллом  $\alpha$ ) в фитопланктонном сообществе поверхностного горизонта в течение гидрологической зимы изменялось в узком интервале значений и составило  $79.6 \pm 8.1\%$ . В весенние месяцы наблюдалось как значительное снижение доли феофитина  $\alpha$  в фитоценозе - вплоть до 25.0%, так и его максимальное содержание - 87.6% (среднее  $60.0 \pm 22.0\%$ ). Скорее всего, наблюдаемое нами соотношение хлорофилла  $\alpha$  и феофитина  $\alpha$  в поверхностном слое пелагиали характерно для зимы и свидетельствует о низкой активности фитопланктонного сообщества (литературные данные для сравнения по данному сезону в прибрежной части Баренцева моря, и южном колене Кольского залива в частности, отсутствуют). При этом известно, что для морского фитопланктона характерно постоянное повышенное содержание неактивных форм пигментов - около 60% (Бульон, 1978).

Пигментный индекс фитоценоза поверхностного горизонта в зимний период принимал очень высокие значения -  $4.26 \pm 0.84$ . В весенний сезон, данный показатель физиологического состояния фитопланктона постепенно уменьшался, достигнув наименьших значений в июне - 2.14. Пигментный индекс работает как маркер отношения гетеротрофного метаболизма в сообществе к автотрофному. Это отношение обычно мало (от 1 до 2) в молодых культурах или во время цветения водорослей, когда дыхание невелико, и увеличивается (3-5) в стареющих культурах или планктонных сообществах в конце лета, при интенсивном дыхании (Одум, 1975). Полученные в нашей работе в период гидрологической зимы средние значения более 4 свидетельствуют о низкой фотосинтетической активности планктона и преобладании процессов гетеротрофного метаболизма в сообществе в целом. При уменьшении этого показателя к концу весеннего гидрологического периода (от 2 до 3), пелагический альгоценоз южного колена залива можно рассматривать как находящийся в пограничном состоянии между преобладанием гетеротрофии в сообществе и стадией активной вегетации микроводорослей.

На протяжении гидрологической зимы в фитоценозе поверхностного горизонта отношение суммарной концентрации каротиноидов к концентрации хлорофилла  $\alpha$  ( $C_k/C_{xa}$ ) находилось на очень высоком уровне (в среднем  $6.69 \pm 2.89$ ). И только в весенний период в фитопланктоне поверхностного слоя соотношение  $C_k/C_{xa}$  уменьшилось и в среднем составило  $2.71 \pm 1.60$ . Получен-

ные нами значения (из-за отсутствия для сравнения литературных данных по району исследования) мы склонны рассматривать как повышенные, по сравнению с результатами летних исследований (период активного развития водорослей), когда соотношение  $C_k/C_{xa}$  не превышало 2.

*Придонный горизонт.* Концентрация хлорофилла *a* фитопланктона в придонном горизонте зимой характеризовалась сходными абсолютными значениями с содержанием данного пигмента в поверхностном горизонте (среднее  $0.02 \pm 0.01$  мг/м<sup>3</sup>). На этом горизонте весной (период с апреля по июнь) концентрация исследуемого пигмента изменялась от 0.01 до 0.14 мг/м<sup>3</sup>, при среднем значении за этот период 0.04 мг/м<sup>3</sup>.

Соленость вод придонного горизонта в зимние и весенние месяцы была выше, нежели поверхностных водных масс, и изменялась в незначительном диапазоне (среднее за зиму  $33.4 \pm 0.7\%$ , за весну  $32.6 \pm 2.2\%$ ). Температура вод данного горизонта также не претерпела значительных колебаний за весь зимне-весенний период (среднее за зиму -  $3.4 \pm 1.2^\circ\text{C}$ , за весну -  $3.1 \pm 0.8^\circ\text{C}$ ).

Численность фитопланктона в зимние месяцы в придонном горизонте составила 3-9 тыс. кл/л, биомасса 10-20 мкг/л. На 50% эти показатели формируют мелкие жгутиковые (*Flagellata* и *Gymnodiniacea*), остальная часть сообщества представлена пресноводными и морскими диатомовыми микроводорослями *Biddulphia aurita*, *Gyrosigma fasciola*, *Rhabdonema minutum*, *Melosira jurgensii*, *M. moniliformis*. С конца апреля численность возросла до 100-150 тыс. кл/л, биомасса до 100-140 мкг/л. Основными доминантами являются морские виды *Melosira nummuloides*, *M. jurgensii*, *Chaetoceros socialis*, *C. furcellatus*, *Thalassiosira nordenskioeldii*, *T. gravida*.

В придонном горизонте, как в зимний, так и в весенний период, размах колебаний содержания феофитина *a* в планктоне был незначителен ( $75.7 \pm 8.6\%$  - зима,  $86.0 \pm 8.7\%$  - весна). Сведений о содержании феопигментов в придонном горизонте в районе наших работ нет. По данным В.В. Бульона (1978), хлорофилл, накапливающийся ниже термоклина, представлен преимущественно неактивными формами. Можно только предполагать, что подобная картина типична для фитопланктонного сообщества придонного горизонта южного колена Кольского залива в рассматриваемый сезон года.

Пигментный индекс фитоценоза придонного горизонта в зимне-весенний период изменялся аналогично данному показателю поверхностного слоя: принимая максимальные значения зимой -  $4.39 \pm 0.83$ , и постепенно уменьшаясь в весенний гидрологический сезон - вплоть до 2.62 в июне. Полученные зимой значения пигментного индекса сообщества свидетельствуют о преобладании процессов гетеротрофного метаболизма в фитопланктоне, и переходе его к концу весеннего гидрологического сезона (при уменьшении абсолютных значений данного показателя) к стадии активной вегетации.

На протяжении всего периода исследований в фитоценозе придонного

слоя, отношение суммарной концентрации каротиноидов к концентрации хлорофилла  $a$  ( $C_k/C_{xa}$ ) находилось на очень высоком уровне (в среднем  $5.27 \pm 1.05$  (зима),  $7.12 \pm 3.19$  (весна)). Из-за отсутствия литературных данных по району исследования, полученные значения можно рассматривать как повышенные, по сравнению с результатами летних исследований (период активного развития водорослей), когда соотношение  $C_k/C_{xa}$  изменялось от 0.86 до 2.59.

Соотношение основных пигментов фотосинтеза ( $a:b:c_1+c_2$ ) на обоих горизонтах в зимний сезон можно представить как **3:1:2**. В период гидрологической весны эта пропорция изменяется (**10:1:2** - поверхностный, **5:1:2** - придонный горизонт).

**Летне-осенний период. Поверхностный горизонт.** В течение летних месяцев (июль, август) в поверхностном горизонте пелагиали содержание хлорофилла  $a$  в фитопланктоне претерпевало значительные флуктуации в связи со сменой сукцессионных циклов в процессе вегетации микроводорослей южного колена Кольского залива. В первой декаде июля зарегистрированные концентрации хлорофилла  $a$  были значительно выше весенних показателей (0.97 и 2.19 мг/м<sup>3</sup>), однако не являлись аномально высокими и соответствовали летнему этапу развития фитопланктона данного региона. Уже через несколько дней содержание исследуемого пигмента в планктоне достигло небывалых значений - 12 и 13 июля его концентрации составили 42.57 и 19.53 мг/м<sup>3</sup>. 15 июля в районе исследований концентрация хлорофилла  $a$  резко упала до 1 мг/м<sup>3</sup>, и в остальной период лета находилась в диапазоне от 0.14 до 4.07 мг/м<sup>3</sup>. В осенний сезон (сентябрь-октябрь) содержание исследуемого пигмента пелагического альгоценоза поверхностного горизонта значительно снизилось - до 0.06 мг/м<sup>3</sup> (среднее  $0.11 \pm 0.06$  мг/м<sup>3</sup>). Тенденция к уменьшению концентрации хлорофилла  $a$  фитопланктона продолжалась и в последующий зимний гидрологический сезон (ноябрь). Зарегистрированные в первой декаде июля максимумы концентрации хлорофилла  $a$  фитопланктона (42.57 и 19.53 мг/м<sup>3</sup>) соответствуют массовому развитию практически одного вида планктонных микроводорослей - *Eutreptia lanowii*, численность которого достигала в указанный период 10.2 млн. кл/л. Впервые столь масштабное и кратковременное развитие данного вида, характерного для Баренцева моря и Кольского залива в частности, но не занимающего в сообществе даже субдомinantного положения, было отмечено на акватории залива в июле и августе 2003 г., тогда концентрация хлорофилла  $a$  максимально достигала 32.20 и 36.90 мкг/л (16 и 36 млн. кл/л) (Трофимова, 2004).

Для летнего сезона характерно доминирование диатомового комплекса, представленного пресноводными и морскими таксонами. Наиболее массовыми видами, дающими максимальную биомассу (до нескольких сотен мкг/л), являлись *Melosira nummuloides* и *Skeletonema costatum*. К этому же сезону приурочено массовое развитие эвгленовой водоросли *Eutreptia lanowii*. К доминантам осеннего сукцессионного цикла микрофитопланктона можно

отнести диатомовых пеннатных *Tabellaria flocculosa* и *T. fenestrata*.

Значения первичной продукции пелагического альгоценоза поверхностного горизонта в летний период (июль) претерпевали значительные колебания и не опускались ниже 32.27 мгС/м<sup>3</sup> в сутки. В периоды, соответствующие отмеченным ранее максимумам хлорофилла *q* и массовому развитию *Eutreptia lanowii*, этот показатель достигал 1145.00 и 559.02 мгС/м<sup>3</sup> в сутки. Начиная с конца августа первичная продукция фитопланктона значительно уменьшилась (среднее за осенний период 4.83±2.38 мгС/м<sup>3</sup> в сутки). Известно, что эстуарии являются самыми продуктивными областями Мирового океана. Так в Печорском море, большая часть которого является бассейном эстуарного типа, продукция фитопланктона максимально достигала 539.4 мгС/м<sup>3</sup> в сутки (Кузнецов, 2003). В эстуарии на Юго-Западном побережье Индии этот показатель на поверхности составил 1500 мгС/м<sup>3</sup> в сутки (Раймонт, 1983). Таким образом, полученные нами расчетным путем значения первичной продукции фитопланктона эстуария Кольского залива соответствуют литературным данным практических измерений.

Температура поверхностных водных масс южного колена Кольского залива в летние месяцы не опускалась ниже 10°C, максимальный прогрев воды был зарегистрирован в августе - 14°C (среднее 11.8±1.3°C). Воды поверхности горизонта в этот период были подвержены большему осолонению, нежели весной; соленостный режим находился в диапазоне от 10.0 до 18.2‰ (среднее 14.3±2.1‰). В осенний сезон происходило постепенное охлаждение вод поверхностного слоя и одновременное понижение их солености: от 9.5°C и 18.4‰ (сентябрь) до 3.5°C и 13.6‰ (октябрь); в ноябре были зарегистрированы типичные для начала зимы температуры порядка 3°C и дальнейшее понижение солености - 10.7‰.

Концентрация в фитоценозе поверхностного слоя водных масс южного колена Кольского залива дериватов хлорофилла *q* составляла в течение июля и первой-второй декады августа в сообществе меньшую долю, нежели активных форм фотосинтетических пигментов. Содержание феофитина *q* (в % от суммы с чистым хлорофиллом *q*) в этот период находилось в диапазоне 18.0-51.4%, что является несомненным свидетельством стадии активной вегетации в сукцессионном цикле микроводорослей. Значительное увеличение в фитопланктонном сообществе поверхностного горизонта процента феопигментов, начиная с третьей декады августа (88.4% в августе; 79.0% в осенние месяцы; 87.0% в ноябре), указывает на снижение метаболических процессов и преобладании деструкции в планктоне.

Отношение суммарной концентрации каротиноидов к концентрации хлорофилла *q* ( $C_k/C_{xa}$ ) в фитоценозе в июле находилось в диапазоне от 0.88 до 1.48; в конце августа это соотношение увеличилось до 5.12; осенью показатель  $C_k/C_{xa}$  изменялся в пределах: от 2.12 до 7.04. Полученные в летний период значения менее 2, свидетельствуют о функциональной активности фитоценоза.

Повышение этого соотношения в осенний период (более 2) можно рассматривать как сигнал о старении сообщества, которое однако еще не достигло состояния покоя в сукцессионном цикле (по сравнению с зимними показателями).

Пигментный индекс фитопланктона сообщества поверхностного горизонта пелагиали в июле изменялся в узком интервале значений от 2.07 до 2.56. В августе этот показатель увеличился (2.74, 2.90), и был соизмерим с данными, полученными в осенние месяцы (среднее  $2.84 \pm 0.18$ ). В период гидрологической зимы (ноябрь)  $I_{430/664}$  сообщества достиг 3.96. Таким образом, значения пигментного индекса отражают переход сообщества микрофитопланктона от стадии активного развития в июле к старению фитоценоза в августе и дальнейшему осеннему малопродуктивному состоянию в сентябре-октябре.

Придонный горизонт. Концентрация хлорофилла  $a$  фитопланктонного сообщества в придонном горизонте в летний период (первая и вторая декада июля) была ниже чем в поверхностном слое и возрастала от 0.12 до 0.45 мг/м<sup>3</sup>, достигнув максимальных значений в третьей декаде июля (0.68 мг/м<sup>3</sup>), после чего снижалось, вплоть до 0.03 мг/м<sup>3</sup> (конец августа). В осенний период с сентября по октябрь концентрация хлорофилла  $a$  изменялась от 0.09 до 0.06 мг/м<sup>3</sup>, при среднем значении за этот период  $0.07 \pm 0.02$  мг/м<sup>3</sup>. В последующую стадию гидрологической зимы (ноябрь) содержание исследуемого пигmenta продолжало снижаться вплоть до 0.02 мг/м<sup>3</sup>.

В течение июля происходил прогрев вод придонного горизонта: температура в этот период повысилась с 4.7 до 6.9°C. Максимальных значений этот показатель достиг в августе (8.7°C). Соленость в придонном слое в летние месяцы изменялась незначительно (среднее  $32.4 \pm 0.8\%$ ). В осенние месяцы температура в придонном слое не опускалась ниже 6.5°C (среднее  $7.7 \pm 0.9$  °C); в ноябре температурный режим придонного слоя был очень стабилен - 6.8°C. Соленость в придонном слое осенью изменялась незначительно (среднее  $32.6 \pm 0.8\%$ ).

Основу ведущего комплекса планкtonных микроводорослей в придонном горизонте в этот период исследований составляют морские и пресноводные диатомовые *Skeletonema costatum*, *Asterionella formosa*, *Tabellaria sp.* и крупные перидинеи, среди которых наиболее встречаемы - *Protoperidinium depressum*, *Ceratium longipes* и *Dinophysis arctica*. Биомасса альгоценоза для этого сезона варьировала в пределах 15-50 мкг/л.

Анализируя содержание неактивных форм фотосинтетических пигментов в придонном слое, можно констатировать, что старение фитоценоза придонного горизонта началось гораздо раньше, нежели поверхностного - в конце июля (77.0% в июле; 73.9% осенью; 76.2% в ноябре). В остальное время концентрация феофитина  $a$  не превышала 55.5%.

Отношение суммарной концентрации каротиноидов к концентрации хлорофилла  $a$  ( $C_k/C_a$ ) в фитопланктоне в июле находилось в диапазоне от 0.86

до 2.59; в конце августа это соотношение увеличилось до 5.88; осенью показатель  $C_k/C_{xa}$  изменялся в пределах: от 3.24 до 7.54. Значения  $C_k/C_{xa}$  в летний период (не более 2.59), характеризуют функциональную активности фитоценоза, повышение этого соотношения в осенний период свидетельствует о постепенном старении сообщества, не достигшем еще состояния покоя (по сравнению с зимними показателями).

В придонном горизонте, начиная со второй декады июля и до конца месяца, значения пигментного индекса не превышали 2.85; в августе - увеличились до 3.48; в осенний гидрологический сезон в среднем составили  $3.22 \pm 0.53$ ; в ноябре достигли характерных зимних значений - 4.0. Значения пигментного индекса данного горизонта (аналогично  $I_{430/664}$  поверхностного слоя) отражают переход фитопланкtonного сообщества от стадии активной вегетации в июле к осеннему малопродуктивному состоянию в сентябрь-октябре.

Соотношение основных пигментов фотосинтеза ( $a:b:c_1+c_2$ ) в летний сезон можно представить как **25:2:1** - поверхностный, **6:1:2** - придонный горизонт. В период гидрологической осени эта пропорция изменяется (**6:1:2** - поверхностный, **2:1:1** - придонный горизонт).

Основным итогом исследований в рамках годового мониторинга 2004-2005 гг. на акватории южного колена Кольского залива можно считать установление пространственно-временных закономерностей распределения в пелагиали фотосинтетических пигментов, определяемых особенностями протекания годового сукцессионного цикла планктонных микроводорослей.

#### ***Глава 4. Пространственная изменчивость фотосинтетических пигментов фитопланктона и гидрологических факторов среды***

*Весенний гидрологический сезон.* Пространственное распределение хлорофилла  $a$  фитопланктона на станциях, выполненных в весенний период, характеризовалось увеличением концентраций данного пигмента по направлению к кутовой части залива - от ст. 1 к ст. 16 (рис. 1, табл. 2). При этом на станциях, выполненных вдоль восточного берега и середины залива, отмечено увеличение первичной продукции фитопланктона (в 4 и 6 раз, соответственно) в указанном направлении (по направлению к куту). Вдоль западного берега, при сохранении общей тенденции (увеличение в 5 раз), наблюдалось резкое снижение количественных показателей на ст. 7.

В этот период среднее содержание хлорофилла  $a$  в фитопланктоне (от суммы всех хлорофиллов без поправки на продукты феофитинизации) составило -  $77.2 \pm 7.2\%$ , хлорофилла  $b$  -  $7.5 \pm 2.8\%$ , хлорофиллов  $c_1+c_2$  -  $15.3 \pm 5.0\%$ . Пигментный индекс сообщества находился в узком диапазоне значений от 2.5 до 3. Эти цифры свидетельствуют о сезонном изменении фотосинтетической активности фитоценоза. Наблюдаемая картина является началом весеннего

Таблица 2.

Концентрация хлорофилла  $a$  ( $\text{мг}/\text{м}^3$ ) на станциях южного колена Кольского залива, 2005 г.

западный берег	ст. 1	ст. 4	ст. 7	ст. 10	ст. 13	ст. 16	среднее
весенний период	0.10	0.11	0.04	0.10	0.23		$0.11 \pm 0.07$
зимний период	0.04		-*			0.09	$0.07 \pm 0.04$
середина залива	ст. 2	ст. 5	ст. 8	ст. 11	ст. 14	ст. 17	среднее
весенний период	0.05	0.05	0.08	0.13	0.20		$0.10 \pm 0.06$
зимний период	0.06		0.05			0.09	$0.07 \pm 0.02$
восточный берег	ст. 3	ст. 6	ст. 9	ст. 12	ст. 15	ст. 18	среднее
весенний период	0.09	0.10	0.10	0.20	0.16		$0.13 \pm 0.05$
зимний период	0.04		0.09			0.11	$0.08 \pm 0.04$

Примечание: -\*концентрации ниже чувствительности метода перехода сообщества микроводорослей от преобладающего в зимний сезон гетеротрофного типа питания и низкой фотосинтетической активности (в период гидрологической зимы этот индекс принимает значения более 4) к состоянию автотрофного продуцирования (в период активной вегетации этот показатель не превышает 2.5).

Отношение суммарной концентрации каротиноидов к концентрации хлорофилла  $a$  на станциях восточного берега в среднем составило 4.43, на середине залива 6.14, на станциях западного берега 5.89. Полученные данные (аналогично пигментному индексу) отражают изменения состава фотосинтетических пигментов в сезонном развитии фитопланктона. По нашим данным это соотношение в фитоценозе в зимний период в среднем составляет 6.69, во время массового развития микроводорослей летом - от 1 до 1.5. Таким образом, полученные в ходе исследований значения характеризуют фитопланктонное сообщество как занимающее промежуточное положение между зимним состоянием фитоценоза и периодом его активной вегетации.

Содержание феофитина  $a$  на всех станциях было примерно одинаково (в среднем 86.6, 89.3, 83.5%). Подобные значения интерпретируются нами как высокие, указывающие на преобладание на акватории южного колена залива в весенний период процессов деструкции над продукцией.

Зарегистрированные во время выполнения станций показатели солености (в среднем более 6.0‰) характерны для верхнего распресненного слоя водных масс южного колена Кольского залива в весенний период. Анализ полученных значений выявил тенденцию уменьшения солености по направлению к куту на станциях середины залива и восточного берега (горизонтальный градиент солености). Соленость на станциях западного берега изменилась не столь отчетливо. По данным 4-летних наблюдений Р.Р. Христиана и соавт. (Christian et al., 1991) в эстуарии Северной Каролины минимальные концентрации хлорофилла  $a$  регистрируются в его верховье. Как

отмечено в работе М.А. Алмейда и соавт. (Almeida et al., 2002) в теплый и холодный сезоны биомасса и продукция фитопланктона увеличивается вдоль градиента солености в направлении к внутренней части эстуария. Это увеличение для фитопланктона может достигать 8 раз. Как было отмечено ранее, во время наших исследований продукция фитопланктона увеличивалась в указанном направлении от 4 до 6 раз.

Летний гидрологический сезон. Летом были проведены исследования пространственной динамики концентрации хлорофилла *a* на станциях, расположенных вдоль восточного берега южного колена Кольского залива (рис. 1). Выявлена неоднородность (пятнистость) распределения концентрации лорофилла *a* фитопланктона на акватории южного колена Кольского залива.

В первой половине июля наибольшее содержание хлорофилла *a* фитопланктона было отмечено на ст. В. Максимальная концентрация пигмента на данном участке залива достигала 42.57 мг/м<sup>3</sup>. Наименьшее содержание 0.22 мг/м<sup>3</sup> в этот период регистрировалось на ст. А, выполненной наиболее близко к выходу из южного колена залива. Концентрации данного пигмента на ст. С (расположенной поблизости от кута залива) характеризовались промежуточным положением между значениями, отмеченными на станциях А и В. В середине июля ни на одной из станций не были зарегистрированы столь высокие концентрации хлорофилла (3.76 мг/м<sup>3</sup> (ст. С)), как было отмечено ранее. Во второй половине июля концентрация хлорофилла *a* опять достигла максимальных величин. Наибольшая концентрация была зарегистрирована на ст. А, и составила 12.62 мг/м<sup>3</sup>, минимум содержания в этот период был отмечен на ст. В (4.07 мг/м<sup>3</sup>). Станция С по количественным показателям занимала промежуточное положение. На протяжении третьей декады июля, а также в августе и сентябре наибольшие концентрации исследуемого пигмента были зарегистрированы на ст. С. В июле максимум хлорофилла *a* на этой станции составил 11.01 мг/м<sup>3</sup>. Наименьшее содержание данного пигмента в это время было отмечено на ст. А, в период отмеченного максимума оно не превышало 0.58 мг/м<sup>3</sup>.

Максимумы концентрации хлорофилла *a*, отмеченные в разных частях южного колена залива, соответствуют массовой вегетации практически одного вида фитопланктона - *Eutreptia lanowii*, достигавшей в данные периоды небывало высокой численности 10.2 млн.кл/л (табл. 4.3). Скорее всего, наблюдаемая картина неравномерного распределения концентраций хлорофилла *a*, и отчетливая смена мест локализации его максимумов на акватории залива связана с перемещением агрегированных клеток активно вегетирующих микроводорослей ("пятна"). Движение "пятна" по заливу (основная масса которого была представлена *E. lanowii*) могло быть обусловлено как ветровыми и приливно-отливными явлениями, так и, возможно, активным движением (за счет жгутиков) самих фитопланктеров.

В период наблюдений среднее содержание хлорофилла *a* (в % от суммы всех хлорофиллов без учета продуктов феофитинизации) составило на

ст. А -  $67.6 \pm 22.1\%$ , на ст. В и С -  $74.4 \pm 9.6\%$  и  $82.3 \pm 7.5\%$ , соответственно. Концентрации хлорофиллов  $\underline{\alpha}$  и  $\underline{c_1} + \underline{c_2}$  в течение периода исследований были подвержены очень значительным изменениям. Среднее содержание хлорофилла  $\underline{\alpha}$  на ст. А достигало  $14.8 \pm 11.6\%$ , на ст. В -  $16.9 \pm 14.9\%$ , на ст. С -  $11.7 \pm 8.5\%$  (на этой станции в ряде проб концентрации данного пигмента находились ниже чувствительности метода). Хлорофиллы  $\underline{c_1} + \underline{c_2}$  были представлены на трех станциях в следующих пропорциях от общей суммы хлорофиллов: ст А -  $11.0 \pm 5.5\%$ , ст. В  $8.7 \pm 6.5\%$ , ст. С -  $10.8 \pm 2.8\%$ .

Столь значительные флуктуации процентного содержания фотосинтетических пигментов (хлорофиллов  $\underline{\alpha}$  и  $\underline{c_1} + \underline{c_2}$ ) при относительно стабильном проценте в фитопланктонном сообществе основного пигмента фотосинтеза - хлорофилла  $\underline{\alpha}$ , свидетельствует о качественных (функциональных) изменениях происходящих в фитоценозе в период наблюдений, скорее всего обусловленных изменением видового состава фитопланктеров, а возможно и их физиологического статуса (при переходе от стадии активной вегетации к периоду стабильного существования). Так активному развитию микроводорослей на ст. В и А (максимумы концентрации хлорофилла  $\underline{\alpha}$ ) соответствуют периоды повышенного процентного содержания хлорофилла  $\underline{\alpha}$ , что однозначно указывает на присутствие в фитопланктонном сообществе зеленых (жгутиковых) и сине-зеленых жгутиковых. В то время как пик развития фитопланктона, отмеченный на ст. С, характеризовался незначительной долей хлорофилла  $\underline{\alpha}$  (вплоть до следовых количеств). Содержание хлорофиллов  $\underline{c_1} + \underline{c_2}$  находилось в противофазе с содержанием хлорофилла  $\underline{\alpha}$ .

Пигментный индекс сообщества в течение периода активной вегетации микропланктона (июль) на всех трех станциях не принимал значений более 2.6. Отношение суммарной концентрации каротиноидов к концентрации хлорофилла  $\underline{\alpha}$  в периоды массового (пикового) развития фитопланктона было меньше или чуть более 1. Процентное содержание феофитина  $\underline{\alpha}$  в это время находилось в диапазоне 20-50%. Подобные показатели характерны для летнего физиологического состояния фитоценоза, свидетельствуют о стадии активной вегетации в его сукцессионном цикле. При затухании вспышек размножения фитопланктеров абсолютные значения этих показателей увеличивались.

Зарегистрированные значения солености отражают сезонные изменения гидрологического режима залива - соленость увеличена по сравнению с весенним периодом. Горизонтальный градиент солености выражен, солевой баланс уменьшается по направлению к куту (от ст. А к ст. С соленость изменяется не менее чем на 3.2‰, максимально на 7.2‰). Температура поверхностных водных масс в период наблюдений имеет практически сходные абсолютные значения на всех трех станциях (за один отбор проб), отчетливой изменчивости температурного режима на акватории залива выявлено не было.

В летний период параллельно с исследованием пространственной

динамики фотосинтетических пигментов фитопланктона поверхностного горизонта, на акватории южного колена Кольского залива изучали изменчивость пигментов фитопланктонного сообщества придонного горизонта.

На станциях В и С концентрация хлорофилла *a* пелагического альгоценоза в течение всего периода наблюдений не превышала 0.68 мг/м<sup>3</sup> и была значительно ниже, нежели на тех же станциях поверхностного горизонта. На ст. А в течение большего периода исследований была отмечена та же тенденция, за исключением проб, отобранных в начале июля, когда концентрация хлорофилла *a* фитопланктона придонного горизонта была несколько больше, чем в фитоценозе поверхностного слоя, и начале августа, когда содержание данного пигмента на обоих горизонтах было одинаково.

В ходе проведенных исследований на акватории южного колена Кольского залива не было выявлено отчетливой пространственной динамики фотосинтетических пигментов фитоценоза придонного горизонта. Концентрации хлорофилла *a* фитопланктона принимали достаточно сходные абсолютные значения во всех точках отбора проб, что, скорее всего, связано с приуроченностью к придонному слою вод, постоянно обновляемому во время приливно-отливного цикла солеными баренцевоморскими водами, обеспечивающему устойчивость существования фитоценоза в узком интервале солености (в данном случае от ст. А до ст. С и от ст. В до ст. С изменение солености не превышает 1.8%). Температура водных масс придонного горизонта на всех станциях за один отбор проб имела практически сходные абсолютные значения, отчетливой пространственной изменчивости температурного режима на акватории залива выявлено не было.

В целом на всех станциях за период наблюдений среднее содержание хлорофилла *a* (в процентах от суммы всех хлорофиллов) составило 70.1±8.3%, хлорофиллов *b* и *c<sub>1</sub>+c<sub>2</sub>* - 11.6±6.4 и 18.3±6.3%, соответственно.

Значения пигментного индекса фитопланктонного сообщества придонного горизонта, отношения суммарной концентрации каротиноидов к концентрации хлорофилла *a*, а также содержание в планктоне неактивных форм хлорофилла в течение периода наблюдений претерпели значительные изменения. Абсолютные показатели рассматриваемых характеристик функционального состояния фитопланктона постепенно увеличивались от периода активной вегетации в сукцессионном цикле микроводорослей к стадии затухания его физиологических процессов.

Зимний гидрологический сезон. Исследования, проведенные в зимний период показали, что концентрация хлорофилла *a* в это время увеличивается (по аналогии с весенним сезоном) по направлению к куту залива - от ст. 1 к ст. 18 (рис. 1, табл. 2). Однако количественное содержание данного пигмента значительно меньше, нежели в весенний или летний период и отражает сезонные изменения, происходящие в фитоценозе в это время года. Величины первичной продукции фитопланктона увеличиваются (аналогично весеннему

периоду) также по направлению к куту. На станциях расположенных вдоль восточного берега и середины залива увеличение продукции достигает 2.5 и 1.6 раз, соответственно. На станциях западного берега продуктивность фитоценоза повышается в направлении к кутовой части в 2.3 раза.

В период исследований процентное соотношение концентраций основных пигментов отражает сезонные изменения фотосинтетического аппарата микроводорослей, произошедшие в зимний сезон: среднее содержание хлорофилла  $a$  в этот период, по сравнению с весной и летом, уменьшилось до  $46.5 \pm 10.8\%$ , хлорофиллов  $b$  и  $c_1 + c_2$ , напротив, возросло до  $19.1 \pm 6.8\%$  и  $34.4 \pm 5.2\%$ , соответственно.

Пигментный индекс сообщества на всех станциях принимал значения более 3. Отношение суммарной концентрации каротиноидов к концентрации хлорофилла  $a$  находилось в диапазоне значений от 2 до 7. Среднее содержание феофитина  $a$  в фитоценозе составило 81.0, 76.6, 73.4%. Данные показатели физиологического состояния микроводорослей свидетельствуют о зимнем, малопродуктивном состоянии фитоценоза, преобладании процессов деструкции над продукцией и низком уровне фотосинтетической активности образующих его организмов.

Средние показатели солености поверхностных водных масс в этот период увеличены по сравнению с весенним и летним периодом и составляют в среднем около 20.0‰. Горизонтальный градиент солености выражен, соленость уменьшается по направлению к кутовой части.

Таким образом, в результате исследования пространственной динамики концентрации хлорофилла  $a$  поверхностного горизонта на акватории южного колена Кольского залива, выявлено два типа изменчивости фитопланктонного сообщества. Первый тип изменчивости - отмечен в весенний и зимний гидрологический сезон: концентрация хлорофилла увеличивается по направлению к кутовой части залива. Первичная продукция увеличивается в данном направлении (вдоль горизонтального градиента солености) в 4-6 раз весной и в 1.6-2.5 раз в зимний период. Второй тип изменчивости выявлен во время вспышки развития фитопланктона летом: зарегистрировано неравномерное (пятнистое) распределение концентраций хлорофилла  $a$  на акватории бассейна исследований, связанное с перемещением агрегированных клеток активно вегетирующих водорослей, основная масса которых была представлена *Eutreptia lanowii*.

## **Глава 5. Суточная динамика фотосинтетических пигментов фитопланктона и гидрологических факторов среды**

Весенний период. При проведении в весенний период суточной станции № 1 в поверхностном горизонте пелагиали за сутки концентрация хлорофилла  $a$  снизилась с 0.13 (первый отбор) до 0.02 мг/м<sup>3</sup> (среднее  $0.10 \pm 0.05$

$\text{мг}/\text{м}^3$ ) (рис. 2А).

Единственный выраженный максимум содержания пигмента  $0.15 \text{ мг}/\text{м}^3$  был зарегистрирован в фазу малой воды (МВ) приливно-отливного цикла, минимум концентрации хлорофилла *a* наблюдался в фазу полной воды (ПВ) и составил  $0.02 \text{ мг}/\text{м}^3$ . По окончании суток был произведен дополнительный отбор проб (МВ, 15 ч 07 мин) при этом концентрация хлорофилла в фитоценозе несколько повысилась.

Значительных эффектов изменения солености и температуры в связи с наступлениями фаз приливно-отливного цикла выявлено не было.

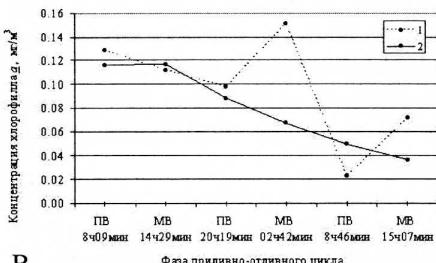
В придонном горизонте концентрация исследуемого пигмента за сутки плавно снизилась с  $0.12$  до  $0.05 \text{ мг}/\text{м}^3$  (среднее  $0.09 \pm 0.03 \text{ мг}/\text{м}^3$ ) (рис. 2А). Выраженных максимумов и минимумов содержания хлорофилла *a* в течение суток выявлено не было. Дополнительный отбор проб (МВ, 15 ч 07 мин) выявил, что концентрация хлорофилла в фитоценозе продолжила снижаться.

Соленость с наступлением ПВ или МВ колебалась незначительно, несколько уменьшаясь в фазы МВ приливно-отливного цикла. Температура водных масс была практически постоянна.

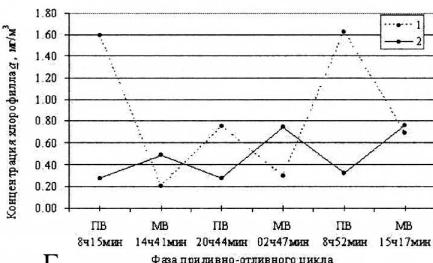
В весенний период зависимости между динамикой концентрации хлорофилла *a* и фазами приливно-отливного цикла в поверхностном и придонном горизонтах в течение суток выявлено не было. Это можно объяснить сезонными особенностями приливно-отливных и непериодических (стоковых, компенсационных) течений, которые, в период проведения суточной станции № 1 (весенний период) характеризуются, согласно В.А. Поганину и Б.В. Ларину (1989) одними из наиболее близких друг другу за весь год скоростями потоков. Можно предположить, что при этом, эффекты, производимые приливно-отливными явлениями на фитопланктонное сообщество и экосистему южного колена в целом, отчасти "компенсируются" и не находят отражения, по крайней мере в изменчивости нашего объекта исследования - фотосинтетических пигментах. Также, существуют данные, что в эстуариях реакции фитопланктона в ответ на перемешивание столба воды происходят быстрее, чем в открытом море, что влечет за собой более быструю смену разных слагаемых фотосинтезирующего аппарата (MacIntyre et al., 2000), и, очевидно, в наших исследованиях мы не смогли зарегистрировать эти изменения. Вероятно, в столь кратковременной изменчивости хлорофилла трудно выявить очевидные зависимости.

В период проведения суточной станции № 1 существовала смена продолжительного светлого периода (восход солнца в 04 ч 59 мин, закат в 22 ч 27 мин), 5 часов полной темноты и сумерек (с 03 ч 18 мин). Отмеченный в поверхностном горизонте максимум содержания хлорофилла *a* пришелся на период "абсолютной" темноты (02 ч 42 мин). Полученные нами данные соответствуют результатам суточных исследований концентрации этого пигмента, проведенных А.А. Соловьевой и И.В. Чурбановой (1980) в прибрежье

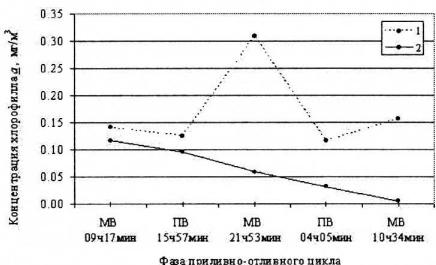
А



Б



В



Г

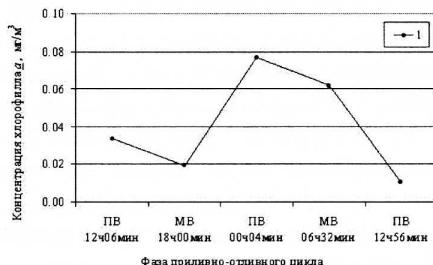


Рис. 2.

Суточная динамика концентрации хлорофилла *a* на станциях южного колена Кольского залива.

Баренцева моря, когда в слое 0-10 м концентрация хлорофилла *a* в клетке возрастила в ночные часы в два-три раза. В данном случае авторы рассматривают свет как фактор, влияющий на скорость синтеза и распада пигмента (Соловьев, Чурбанова, 1980). Вполне возможно, что в данном случае, в условиях минимального влияния на короткопериодную изменчивость фитопланктона приливно-отливных явлений, мы наблюдаем проявление малоизученного циркадного клеточного ритма фитопланктона высоких широт, описанного в сходных условиях (апрель) А.А. Соловьевой и И.В. Чурбановой.

Пигментный индекс ( $I_{430/664}$ ) и отношение суммарной концентрации каротиноидов к концентрации хлорофилла *a* ( $C_k/C_{xa}$ ) в течение суток характеризовались достаточно стабильными показателями (от 3.10 до 3.60 -  $I_{430/664}$ , от 2.42 до 3.11 -  $C_k/C_{xa}$ ). Однако в период, соответствующий наиболее низкой концентрации хлорофилла *a* и наибольшему процентному содержанию феофитина *a*, их абсолютные значения резко повысились (13.75 -  $C_k/C_{xa}$ , 4.09 -  $I_{430/664}$ ), что может свидетельствовать о старении сообщества или изменении его видового состава (Одум, 1975; Елизарова, 1973; Курейшевич и др., 1999). Во время дополнительного отбора проб, по прошествии суток, данные показатели физиологического состояния фитопланктона вернулись на исходный уровень.

В придонном горизонте не выявлено связи между режимом освещенности в период проведения суточной станции и изменчивостью хлорофилла *a*.

Отмечено общее падение концентрации данного пигмента за сутки, и, напротив, увеличение содержания феофитина  $a$  с 48.8 до 73.3% (в % от суммы с чистым хлорофиллом  $a$ ). Коэффициент корреляции между этими показателями составил 0.73. Дополнительный (по окончании суток) отбор проб показал, что выявленная тенденция в сообществе фотосинтетиков сохранилась, процентное содержание феофитина повысилось до 85.9%. Резких колебаний значений  $I_{430/664}$  и соотношения  $C_k/C_{\infty}$  за весь период наблюдений выявлено не было.

Летний период. В летний период (станция № 2) наибольшие концентрации хлорофилла  $a$  в течение суток в поверхностном горизонте были отмечены в период ПВ (1.59, 0.75, 1.62 мг/м<sup>3</sup>) (рис. 2Б). Самое низкое содержание данного пигмента в планктоне наблюдалось в фазы МВ приливно-отливного цикла основного времени наблюдений (0.20, 0.30 мг/м<sup>3</sup>) и, несколько большее - 0.69 мг/м<sup>3</sup>, при дополнительном отборе проб (МВ, 15 ч 17 мин). Концентрация хлорофилла  $a$  фитопланктона в придонном горизонте во время наблюдений находилась в противофазе с показателями этого параметра поверхностного слоя. Минимальные концентрации хлорофилла  $a$  в течение суток (0.28, 0.28, 0.32 мг/м<sup>3</sup>) зарегистрированы в фазу ПВ. Максимальное содержание пигмента отмечено в промежуток МВ приливно-отливного цикла (за сутки - 0.49, 0.75 мг/м<sup>3</sup>, во время дополнительного отбора проб - 0.77 мг/м<sup>3</sup>).

В летний период отмечено очевидное влияние на суточную динамику концентрации хлорофилла  $a$  приливно-отливных явлений. Исследования на суточной станции № 2 (начало августа) проходили в условиях максимальных скоростей потоков приливных течений и минимальных - непериодических (Потанин, Ларин, 1989). Следовательно, при проведении наших исследований, мы могли наблюдать наибольшие "эффекты", производимые приливно-отливными явлениями на экосистему южного колена Кольского залива, и их отражение на составляющих её компонентах (в частности фотосинтетических пигментах).

В период ПВ в поверхностном слое пелагиали с минимальной (в этот период года) скоростью движется стоковое течение с характерными значениями солености - 6.8, 6.9, 6.1‰. Зарегистрированные нами в эти промежутки приливно-отливного цикла повышенные значения хлорофилла  $a$ , скорее всего, обычны для этого типа вод и комплекса присущих им микроводорослей. В период МВ скорость поверхностных вод, индуцируемая отливной волной, увеличивается, при этом возникает значительная турбулентность, размыв этого слоя и частичное перемешивание с нижележащими слоями (Альтшулер, 1972), о чем в наших наблюдениях свидетельствует увеличение солености - 13.1, 11.5, 12.5‰ и некоторое понижение температуры водных масс. Предположительно, в этом случае происходит вынос некоторой части представителей фитопланкtonного сообщества в нижележащие слои (смешанные воды) и соответственно, отмеченное нами уменьшение концентрации исследуемого пигмента в поверхностном слое. В фазу ПВ приливно-отливного

цикла в придонный слой южного колена Кольского залива с большой скоростью поступают соленые баренцевоморские воды с зарегистрированной в наших исследованиях соленостью 32.7, 32.6, 32.6‰, прошедшие маргинальный фильтр, которым является среднее колено залива (Макаревич, 2004), и относительно бедные микрофитопланкtonными организмами. Этим водам соответствуют отмеченные ранее низкие значения концентрации хлорофилла  $a$ . В период МВ в придонном горизонте в сторону кута движется обладающее низкой скоростью (в этот период года) компенсационное течение. Вероятно, из-за его малой скорости происходит адвекция с вышележащим смешанным слоем вод противоположного направления, что отражается в понижении солености 21.1, 27.2, 19.6‰, и зарегистрированном увеличении концентрации хлорофилла  $a$  в эти периоды приливно-отливного цикла (возможно, за счет выноса из смешанного слоя некоторой доли фитопланктеров). Выраженных изменений температуры водных масс в соответствии с фазами приливно-отливного цикла выявлено не было.

Во время проведения суточной станции № 2 не обнаружено связи между изменчивостью концентрации хлорофилла  $a$  и режимом освещения в течение суток. Восход солнца в это время (начало августа) был в 03 ч 53 мин, закат в 23 ч 50 мин, в остальное время длились сумерки (промежуток полной темноты отсутствовал). Несомненно, в данном случае определенный отпечаток на суточную динамику концентрации хлорофилла  $a$  наложила географическая широта местности (20 ч световой день). Так в озерах Карелии ( $68^{\circ}$  N) в период белых ночей интенсивность фотосинтеза фитопланктона была практически одинакова на всем протяжении суток (Романенко, Даукшта, 1985).

Отсутствовали значительные суточные изменения содержания деривата хлорофилла  $a$  - феофитина  $a$  в ответ на столь существенную динамику концентраций хлорофилла  $a$ . Корреляции между этими параметрами выявлено не было. Значения пигментного индекса в течение суток в поверхностном и придонном горизонте были относительно стабильны, изменяясь в диапазоне значений от 2.34 до 2.83 и от 2.29 до 2.79, соответственно. Во время дополнительного отбора проб эта тенденция не изменилась. Гораздо большим флуктуациям подверглось соотношение  $C_k/C_{xa}$ . Этот показатель для поверхностного горизонта в среднем составил  $1.51 \pm 0.35$ , для придонного  $2.14 \pm 1.04$ . Связь наблюдаемых изменений с режимом освещения и фазами приливно-отливного цикла выявлено не было.

Осенний период. В осенний период (станция № 3) в фитопланктоне поверхности горизонта пелагиали максимальная концентрация хлорофилла  $a$   $0.31 \text{ mg/m}^3$  была отмечена в фазу МВ (21 ч 53 мин) (рис. 2В). Содержание исследуемого пигмента в остальное время было значительно меньше. Изменения солености и температуры поверхностных водных масс во время наблюдений носили не регулярный характер, не было выявлено цикличности в их динамике в связи с наступлением фаз приливно-отливного цикла. Зависи-

мости между изменчивостью содержания хлорофилла *a* и гидрологическими факторами не прослеживалось.

В придонном горизонте концентрация хлорофилла *a* за сутки снизилась со времени первого отбора проб ( $0.12 \text{ мг}/\text{м}^3$ ) до пороговых значений (рис. 2В). Выраженных максимумов и минимумов содержания исследуемого пигмента, а также зависимости от фаз приливно-отливного цикла и гидрологических факторов выявлено не было. Температура придонных вод была постоянна в течение всего времени наблюдений, соленость была меньше в фазы МВ приливно-отливного цикла и несколько повышалась с наступлением ПВ.

Пигментный индекс фитопланктонного сообщества отражает осеннюю сукцессионную стадию в цикле вегетации микропланктона. Его среднее значение в поверхностном горизонте за сутки составило  $2.99 \pm 0.54$ , в придонном  $4.26 \pm 1.40$ . Соотношение  $C_a/C_{xa}$  в течение суток на обоих горизонтах было подвержено гораздо большим флуктуациям, достигая в отдельные фазы приливно-отливного цикла значительных величин, что вероятнее всего свидетельствует об изменениях в видовом составе. Процент дериватов хлорофилла в фитопланктонном сообществе поверхностного горизонта в среднем составил 72.8%, указывая, что в микропланктоне южного колена залива в период наблюдений преобладали процессы деструкции. В сообществе придонного слоя наблюдалась противоположная ситуация - здесь содержание феофитина находилось на небывало низком уровне, ранее отмеченный на данном горизонте только в летний период.

Зимний период. В зимний период (станция № 4) в поверхностном горизонте водоема максимальные значения концентрации хлорофилла *a*  $0.08$  и  $0.06 \text{ мг}/\text{м}^3$  отмечены в 00 ч 04 мин (ПВ) и в 06 ч 32 мин (МВ), соответственно. В остальное время суток содержание данного пигмента было значительно меньше ( $0.03$ ,  $0.02$ ,  $0.01 \text{ мг}/\text{м}^3$ ) (рис. 2Г). Полученные нами данные не являются артефактом, известно (Макаревич и др., 2004), что даже в период полярной ночи при минимальном уровне солнечной радиации фитоценоз южной части Кольского залива может находиться в состоянии активного функционирования, и состоять из организмов, характеризующихся автотрофным типом питания.

В придонном горизонте в течение всего периода наблюдений концентрация исследуемого пигмента находилась ниже пороговых значений, предусмотренных для определения применяемой методикой.

Проведение суточной станции № 4 соответствует периоду полярной ночи. Для большей части суток характерна полная темнота (солнце не встает), с 10 ч 24 мин до 15 ч 04 мин длится небольшой сумеречный период. Зарегистрированные максимумы концентрации хлорофилла *a* пришли, аналогично суточной станции № 1, на период полной темноты. Возможно, что в данном случае (аналогично апрельской станции) мы наблюдаем малоизученный клеточный ритм синтеза и распада пигментов фитопланктона высоких

широк.

Соотношение основных пигментов фотосинтеза при этом составило (8:1:2), что является несвойственным для зимнего физиологического состояния фитопланктона южной части Кольского залива. По нашим данным в период гидрологической зимы соотношение фотосинтетических пигментов составляет 3:1:2. Наблюдаемое во время проведения суточной станции (период полярной ночи) абсолютное доминирование доли хлорофилла *a* в сообществе пелагических микроводорослей (более характерное для периода активной вегетации фитопланктона в весенний сезон (10:1:2) свидетельствует о функциональной активности сообщества и, вероятно, о практической полной "монополии" хлорофилла *a* на осуществление реакций фотосинтеза зимнего фитопланктона в период полярной ночи.

Соотношение  $C_a/C_{x\alpha}$  в периоды отмеченных максимумов содержания хлорофилла *a* составило 2.89 и 4.50, в остальное время этот показатель был более 10. Содержание феофитина *a* при увеличении концентрации хлорофилла *a* в пелагическом альгоценозе составило 69.8 и 76.3%, в периоды минимальных концентраций данного пигмента процент феофитина *a* в фитоценозе находился в диапазоне 88.3-95.2%. Представленные данные свидетельствуют, что при отмеченном повышении концентрации хлорофилла *a* в фитопланктоне функциональная активность фитоценоза увеличивается. Значение пигментного индекса в среднем за период наблюдений достигало  $4.39 \pm 0.83$ . Выраженных изменений этого показателя при увеличении концентрации хлорофилла *a* в течение суток не зарегистрировано, что может свидетельствовать о стабильном уровне физиологического состояния фитопланктона в зимний период и преобладании гетеротрофного типа метаболизма.

Во время проведения станции не выявлено связи наблюдаемой в поверхностном горизонте изменчивости концентрации хлорофилла *a* с фазами приливно-отливного цикла. Суточная станция № 4 по режиму приливов и отливов была близка суточной станции № 1. В этот период скорости потоков приливно-отливных и непериодических (стоковых, компенсационных) течений достаточно близки; влияние приливно-отливных явлений "затушевывается" и не находит явного отклика в фитоценозе, который мы могли бы зарегистрировать как изменение концентраций пигментов.

Соленость поверхностных вод увеличивалась в период МВ (аналогично станции № 2), температура повышалась в периоды отмеченных максимумов концентрации хлорофилла *a*. В придонном горизонте отчетливых изменений солевого баланса не выявлено, температура водных масс уменьшалась в периоды МВ приливно-отливного цикла.

Таким образом, в ходе исследования суточной ритмики хлорофилла *a* эстuarного фитопланктона в разные гидрологические сезоны, выявлено два типа его короткопериодной изменчивости. Для первого характерна суточная динамика концентрации хлорофилла *a* с максимумом вочные часы (период

полной темноты). Подобную картину мы наблюдали в весенний и зимний гидрологические сезоны, при минимальных скоростях периодических течений. В летний период, при максимальном влиянии приливных явлений и 20 ч световом дне, отмечен второй тип изменчивости данного пигмента - в течение суток зарегистрированы ритмические колебания концентрации хлорофилла *a* в соответствии с наступлением фаз приливно-отливного цикла.

## *Глава 6. Сравнительный анализ сезонного развития фитопланктона сообщества эстуарной экосистемы Кольского залива и прибрежной зоны Баренцева моря (губа Дальнезеленецкая)*

Наиболее изученной (с точки зрения функционирования и структуры фитопланктонного сообщества) акваторией прибрежной части Баренцева моря является губа Дальнезеленецкая (Роухийянен, 1956; 1961; 1962; 1964; Соколова, Соловьева, 1971; Соловьева, 1973; 1975; 1976; Жизнь..., 1985; Контроль..., 1988; Бардан, 1989; Бардан и др., 1989а, б; 1990а, б; Савинов, 1990; Ларионов, 1993; Кузнецов, 2002; 2003).

Период активной вегетации микроводорослей в прибрежье Баренцева моря продолжается с апреля по сентябрь, в сообществе фитопланктона данных районов моря преобладают диатомовые водоросли (Кузнецов, 2002). Как правило, все исследователи фитопланктонного сообщества г. Дальнезеленецкая отмечают три пика его развития в течение года (Соловьева, 1975; 1976; Контроль..., 1988), в единичных случаях выделяя четвертый (Соколова, Соловьева, 1971), что вероятно, связано с различием в гидрологических условиях во время наблюдений (Контроль..., 1988). Таким образом, цикл вегетации фитопланктона прибрежья существенно отличается от такового открытых районов Баренцева моря, где возможно наличие только одного (весеннего) пика (Кузнецов, 2003).

Согласно нашим наблюдениям цикл вегетации фитопланктона южного колена Кольского залива существенно отличается от такового как в прибрежье Баренцева моря (губа Дальнезеленецкая), так и в его открытой части. Зимний период (конец ноября - начало мая) в цикле развития фитопланктона района исследований наступает несколько позднее, и длится дольше, чем в прибрежных районах. О наступлении биологической весны мы можем судить лишь по плавному нарастанию биомассы сообщества - типичный (как для прибрежья, так и для открытых районов Баренцева моря) весенний максимум биомасс отсутствует. Нами был зарегистрирован только один (летний) пик развития фитопланктонного сообщества (обусловленный массовым развитием практически одного вида эвгленовой водоросли *Eutreptia lanowii*). Максимальная концентрация хлорофилла *a* во время отмеченной нами вспышки развития фитопланктона достигала небывало высоких величин 42.57 мг/м<sup>3</sup>,

что на порядок больше самых высоких показателей содержания данного пигмента зарегистрированных во время пиков вегетации микроводорослей в прибрежье и открытой части Баренцевоморского бассейна.

Согласно результатам наших исследований, проведенных в г.Дальнезеленецкая в последней декаде августа 2005 г., концентрация хлорофилла  $\alpha$  фитопланктона колеблется здесь от 0.35 до 0.71 мг/м<sup>3</sup>. Как указывает Л.Л. Кузнецов (1988), в среднем содержание данного пигмента в период активного развития фитопланктона в прибрежье Баренцева моря составляет около 1.0 мг/м<sup>3</sup>, при колебаниях от 0.1 до 3.0 мг/м<sup>3</sup>. Полученные нами опытным путем данные укладываются в указанный диапазон значений. Однако, если сравнить эти данные (0.35-0.71 мг/м<sup>3</sup>) с содержанием хлорофилла  $\alpha$  (0.88-3.00 мг/м<sup>3</sup>) в аналогичный отрезок времени в южном колене Кольского залива, становится очевидно, что фитопланктонное сообщество эстуарной экосистемы в это время обладает большей функциональной и фотосинтетической активностью, нежели пелагическая альгофлора прибрежья Баренцева моря. Это также подтверждают значения пигментного индекса: в г.Дальнезеленецкая этот показатель составил от 2.66 до 2.84, в то время как в южном колене Кольского залива не превышал 2.37.

В осенний период в южном колене Кольского залива происходит постепенное угасание вегетации фитопланктонного сообщества, осенний максимум биомасс (характерный для микроводорослей прибрежья) отсутствует. В зимний сезон (полярная ночь), хотя функциональная активность хлорофилла фитопланктона не велика, однако не прекращается полностью - в сообществе встречаются организмы, обладающие автотрофным типом питания (Макаревич, 2004), что является отличительной чертой именно эстuarных пелагических фитоценозов. В тоже время в прибрежных водах Мурмана в период полярной ночи продуцирование в пелагиали за счет фотосинтеза полностью прекращается (Жизнь..., 1985).

Таким образом, отличительной чертой вегетации фитопланктона эстуарной экосистемы Кольского залива от прибрежья Баренцева моря является активное функционирование пелагических микроводорослей даже в период полярной ночи и отсутствие характерных пиков (весеннего и осеннего) в цикле его развития. Кроме того, максимум биомасс во время летнего пика образует не характерный (для прибрежья) диатомовый комплекс, а единичный представитель эвгленовых водорослей.

### **Заключение**

Закономерности пространственно-временного распределения фотосинтетических пигментов на акватории южного колена Кольского залива отражают структуру сукцессионного цикла сообществ планктонных микроводорослей, их продуктивность и физиологическое состояние.

Фитопланктон поверхностного горизонта пелагиали пребывает в состоянии, характерном для "биологической зимы" в период с конца ноября по начало мая. В это время фитоценозу присущ низкий уровень фотосинтетической активности, преобладание гетеротрофного типа питания, о чем свидетельствуют значения пигментного индекса более 4, и соотношение  $C_k/C_{xa}$  около 5. Концентрации хлорофилла  $a$  при этом не превышают  $0.09 \text{ мг}/\text{м}^3$ , значения первичной продукции фитопланктона  $2.01 \text{ мгC}/\text{м}^3$  в сутки. Отличительной чертой эстuarного пелагического фитоценоза является функционирование автотрофной части фитопланктона даже в период полярной ночи при минимальном уровне солнечной радиации. Фитопланктонное сообщество в этот время представлено комплексом преимущественно диатомовых водорослей и морскими формами мелких жгутиков. "Биологическая весна" в сообществе фотосинтетиков южного колена Кольского залива длится с начала мая и по вторую декаду июня. Характерной особенностью этого периода в данном районе - эстuarной экосистеме, является отсутствие вспышки весеннего цветения микроводорослей (обычной для Баренцева моря и его прибрежья). В это время биомасса планктона нарастает плавно, без резких повышений численности, в сообществе преобладают мелкие *Pennatophyseae*, в меньшей степени представлены более крупные формы диатомовых микроводорослей. Концентрация хлорофилла  $a$  при этом не превышает  $0.23 \text{ мг}/\text{м}^3$ , значения первичной продукции фитопланктона увеличиваются к концу весеннего периода до  $28.82 \text{ мгC}/\text{м}^3$  в сутки. Значения  $I_{430/664}$  сообщества и соотношение  $C_k/C_{xa}$ , напротив, снижаются по сравнению с зимой, и составляют в среднем 2.83 и 2.71, соответственно. "Биологическое лето" длится в фитоценозе поверхностного слоя южного колена залива со второй декады июня по конец августа. Отличительной чертой данного периода развития микроводорослей в эстуарии Кольского залива является наличие кратковременных, аномально высоких для вод Баренцева моря вспышек численности (зарегистрированных в 2003 г. до 36 млн. кл/л и в 2005 г. до 10.2 млн. кл/л) планктонной водоросли *Eutreptia lanowii*, как правило встречающейся в сообществе в единичных количествах. Концентрация хлорофилла  $a$  фитопланктона при этом достигала ( $36.90 \text{ мг}/\text{м}^3$  - 2003 г.,  $42.57 \text{ мг}/\text{м}^3$  - 2005 г.). В целом, в отсутствие аномальных вспышек, для этого сезона характерно доминирование диатомового комплекса представленного пресноводными и морскими таксонами. Наиболее массовыми видами являются *Melosira nummuloides* и *Skeletonema costatum*. Средние показатели первичной продукции составили  $200.45 \text{ мгC}/\text{м}^3$  в сутки, пигментного индекса 2.39, соотношения  $C_k/C_{xa}$  1.57. "Биологическую осень" фитопланктон исследуемого района переживает, согласно нашим данным, с конца августа по конец ноября. Вегетация фитопланктона в этот период переходит в завершающую фазу, наблюдается затухание физиологических процессов и старение сообщества, что отражается в увеличении значений  $I_{430/664}$  (среднее 2.84) и соотношения  $C_k/C_{xa}$  (среднее 3.74).

в сообществе фотосинтетиков. Концентрация хлорофилла *a* фитопланктона при этом не превышает 0.20 мг/м<sup>3</sup>, значения первичной продукции фитопланктона 8.20 мгС/м<sup>3</sup> в сутки. Отличием этого периода от осеннеого сукцессионного цикла прибрежных микрофитопланктональных сообществ является отсутствие характерного осеннеого максимума биомассы. К доминантам осеннеого сукцессионного цикла микрофитопланктона можно отнести диатомовых пеннатных *Tabellaria flocculosa* и *T. fenestrata*.

Выделить четкие биологические сезоны в годовом цикле развития микрофитопланктона придонного горизонта гораздо сложнее, вследствие устойчивого гомеостаза условий существования фитоценоза на протяжении всей вегетации. Приуроченность к придонному слою вод, подпитываемому солеными баренцевоморскими водами, обеспечивает полное постоянство в течение года соленостного режима местообитания микрофитоценоза (соленость изменяется в узком интервале значений от 27.8 до 34.7‰).

"Биологическая зима" в фитопланктонном сообществе данного горизонта длится, согласно нашим данным, 7 месяцев, с начала ноября и по конец мая, на что указывают значения пигментного индекса более 4, и соотношение С<sub>k</sub>/С<sub>xa</sub> около 6. Концентрация хлорофилла *a* при этом не превышает 0.04 мг/м<sup>3</sup>. На 50% сообщество фотосинтетиков в этот период представлено мелкими жгутиковыми (Flagellata и Gymnodiniacea), остальную часть сообщества формируют пресноводные и морские диатомовые микроводоросли. "Весенний период" (с конца мая и по конец июня) в жизни фитопланктона придонного слоя мы выделяем на основании кратковременных повышений концентраций хлорофилла фитопланктона (до 0.14 мг/м<sup>3</sup>) в это время, снижении значений I<sub>430/664</sub> (среднее 3.54). В этот период основными доминантами в фитопланктонном сообществе являются морские виды *Melosira nummuloides*, *M. jurgensii*, *Chaetoceros socialis*, *Thalassiosira nordenskioeldii*. В состоянии активной вегетации - "биологическое лето" - микроводоросли исследуемого горизонта пребывают в течение 1.5 летних месяцев (июль и первая половина августа), когда содержание хлорофилла *a* фитопланктона находится в диапазоне от 0.11 до 0.68 мг/м<sup>3</sup>, значения пигментного индекса и соотношения С<sub>k</sub>/С<sub>xa</sub> не превышают 3.48 и 2.59, соответственно. Основу ведущего комплекса планктонных микроводорослей в этот период составляют морские и пресноводные диатомовые *Skeletonema costatum*, *Asterionella formosa*, *Tabellaria sp.* и крупные перидинеи, среди которых наиболее встречаются - *Protoperidinium depressum*, *Ceratium longipes* и *Dinophysis arctica*. С конца августа и до конца октября в сообществе фитопланктона придонного горизонта длится "биологическая осень", с концентрациями хлорофилла не более 0.09 мг/м<sup>3</sup>. При этом отмечено увеличение абсолютных значений показателей физиологического состояния микроводорослей (I<sub>430/664</sub> - до 3.98, соотношение С<sub>k</sub>/С<sub>xa</sub> - до 7.54), свидетельствующих о наступлении стадии затухания в цикле вегетации фитопланктона придонного горизонта.

## Выводы

**1.** Максимальные концентрации хлорофилла *a* фитопланктона в поверхностном горизонте пелагиали южного колена Кольского залива в зимний период достигают 0.04 мг/м<sup>3</sup>, весной - 0.78 мг/м<sup>3</sup>, в летний период (во время массового развития *Eutreptia lanowii*) - 42.57 мг/м<sup>3</sup>, осенью - 0.17 мг/м<sup>3</sup>. В придонном горизонте максимальное содержание хлорофилла *a* во все сезоны меньше, чем в поверхностном: зимой - 0.03 мг/м<sup>3</sup>, весной - 0.14 мг/м<sup>3</sup>, летом - 0.45 мг/м<sup>3</sup>, осенью - 0.09 мг/м<sup>3</sup>.

**2.** Соотношение основных пигментов фотосинтеза фитопланктона (*a:b:c<sub>1</sub>+c<sub>2</sub>*) южного колена Кольского залива в течение года претерпевает значительные изменения в соответствии со стадиями сукцессионного цикла планктонных микроводорослей. В поверхностном и придонном горизонтах в зимний сезон эта пропорция выглядит как 3:1:2. Весной соотношение изменяется (10:1:2 - поверхностный, 5:1:2 - придонный горизонт). Летом отмечено абсолютное доминирование хлорофилла *a* в поверхностном горизонте - 25:2:1, и некоторое увеличение его доли в сообществе фотосинтетиков придонного слоя - 6:1:2. Осенью соотношение основных пигментов фотосинтеза уменьшается (6:1:2 - поверхностный, 2:1:1 - придонный горизонт).

**3.** Значения пигментного индекса ( $I_{430/664}$ ) фитопланктонного сообщества тесно коррелируют с изменениями, происходящими в сукцессионном цикле пелагических микроводорослей. Средние значения данного параметра зимой, при практически минимальной фотосинтетической активности микрофитопланктонных организмов на обоих горизонтах, более 4. В поверхностном слое весной и осенью 2.83 и 2.84, соответственно. Летом, при активном развитии фитопланктона - 2.39. В придонном горизонте в весенний и осенний период средние значения  $I_{430/664}$  достигают 3.54 и 3.22, соответственно, летом - 2.75. Аналогичная тенденция была отмечена в сезонной динамике соотношения  $C_k/C_{xa}$ .

**4.** На акватории южного колена Кольского залива (эстuarной экосистемы), в отличие от прибрежной и морской части Баренцева моря, отсутствует пик весенних максимумов биомасс фитопланктона и, соответственно, концентраций фотосинтетических пигментов.

**5.** В летний период для южного колена Кольского залива при максимальной скорости приливных течений и минимальной непериодических течений характерно:

а) наличие кратковременных аномально высоких вспышек численности фитопланктона и сопутствующих им максимумов концентраций пигментов с уровнями ранее не регистрировавшимися в пелагиали;

б) изменение динамики суточной концентрации хлорофилла *a* под влиянием скорости движения водных масс.

**6.** В зимний и весенний период концентрация хлорофилла *a* и первичная продукция увеличиваются по направлению к кутовой части залива в 4-6 раз

весной и в 1.6-2.5 раза в зимний сезон. В летний период распределение хлорофилла по акватории южного колена залива носит хаотичный характер, и связано с перемещением пятна активно вегетирующих микроводорослей - *Eutreptia lanowii*.

7. Особенности формирования сезонной структуры пигментного комплекса в пелагиали обусловлены фазами сукцессионного цикла сообществ планктона микроводорослей.

**По теме диссертации опубликованы следующие работы:**

1. Трофимова В.В. Сезонная динамика содержания хлорофилла *a* в пелагической экосистеме Кольского залива. // Материалы XXII конференции молодых ученых Мурманского морского биологического института, (г. Мурманск, апрель 2004 г.). Мурманск: ММБИ КНЦ РАН, 2004. С. 172-178.
2. Трофимова В.В. Некоторые особенности изменчивости океанологических параметров приповерхностного слоя Кольского залива по результатам непрерывных измерений // Материалы XXIII конференции молодых ученых Мурманского морского биологического института, (г. Мурманск, май 2005 г.). Мурманск: ММБИ КНЦ РАН, 2005. С. 118-124.
3. Трофимова В.В. Особенности суточной динамики хлорофилла *a* эстuarного фитопланктона Кольского залива (Баренцево море) в летний период // Материалы междунар. конф. "Современные экологические проблемы Севера" (к 100-летию со дня рождения О.И. Семенова-Тян-Шанского). Часть 2. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2006. С.111-112.
4. Трофимова В.В. Особенности пространственного распределения фотосинтетических пигментов эстuarного фитопланктона южного колена Кольского залива // Материалы XXIV конференции молодых ученых Мурманского морского биологического института, (г. Мурманск, май 2006 г.). Мурманск: ММБИ КНЦ РАН, 2006. С. 130-133.
5. Трофимова В.В., Олейник А.А., Макаревич П.Р. Фотосинтетические пигменты фитопланктона южного колена Кольского залива (Баренцево море) в зимне-весенний период // Вестник МГТУ, 2006. Т.9, № 5. С.780-785.
6. Трофимова В.В. Суточная динамика хлорофилла *a* эстuarного фитопланктона Кольского залива (Баренцево море) // Материалы XXV юбилейной конференции молодых ученых Мурманского морского биологического института, (г. Мурманск, май 2007 г.). Мурманск: ММБИ КНЦ РАН, 2007. С. 191-198.

Отпечатано в издательском центре ММБИ КНЦ РАН.  
Заказ № 04-07. Тираж 100 экз. Тел. 25-39-81