

УДК 574.5.583

П.Р. МАКАРЕВИЧ

Мурманский морской биологический ин-т Кольского научного центра РАН,
183010 Мурманск, ул. Владимирская, 17, Россия

ГОДОВОЙ СУКЦЕССИОННЫЙ ЦИКЛ ПЕЛАГИЧЕСКИХ ФИТОЦЕНОЗОВ ЭСТУАРНЫХ ЭКОСИСТЕМ СЕВЕРНЫХ МОРЕЙ РОССИИ

На основании анализа и обобщения многолетних данных о динамике таксономического состава и количественных показателей пелагических альгоценозов эстуарных экосистем арктических морей сформулирована концептуальная схема годового сукцессионного цикла. Выделены 4 фазы: зимняя стадия покоя; фаза цветения криофлоры, весенняя стадия сукцессионного цикла и фаза летне-осеннего сбалансированного развития.

Ключевые слова: пелагические микроводоросли, эстуарные экосистемы, годового сукцессионный цикл, северные моря, Россия.

Введение

Важнейшим компонентом эстуарных экосистем, во многом определяющим их структуру и ход протекающих в них биологических процессов, являются пелагические микроводоросли – основные продуценты органического вещества в эстуарных водоемах. Поэтому изучение общих закономерностей годового сукцессионного цикла планктонных альгоценозов является основой для познания механизмов функционирования высокопродуктивных зон в эстуарных районах шельфовых морей.

Материалы и методы

В данной работе представлены результаты исследований качественного, количественного состава и сезонной динамики сообществ микроводорослей Печорской губы и Кольского залива Баренцева моря, а также Обской губы Карского моря, проводившихся в 1986-2004 гг. в ходе морских экспедиций Мурманским морским биологическим институтом КНЦ РАН (Матишов и др., 2000; Макаревич et al., 2003; Макаревич, 2004; Макаревич, Ларионов, 2006). Кроме имеющихся материалов ММБИ были использованы литературные данные. Так, исследования в Обской губе посвящены работы ряда авторов (Sommier, 1893; Киселев, 1930, 1970; Солоневская, 1966, 1972; Куксн и др., 1972; Науменко, 1994, 1995, 1999; Семенова, 1995; Matthiessen, Kraus, 2001). В них достаточно полно освещены вопросы систематики и количественного развития микрофитопланктона пресноводной части эстуарной зоны Обской губы, но при этом практически отсутствуют данные о мористой части. Не отражен и вопрос о составе фитопланктонного сообщества в зимне-весенний период вегетации.

© П.Р. Макаревич, 2008

Для флористического и экологического анализа микроводорослевых сообществ Печорской губы были использованы данные следующих авторов: Виркетис, Киселев (1933); Чуксина (1987); Лешко и др. (1989); Васютина (1991); Hegseth (1992); Паутова, Виноградова (2001); Паутова (2003). Но и для этого водоема практически полностью отсутствуют данные о функционировании пелагических альгоценозов в зимне-весенний период (в период становления, наличия и разрушения ледяного покрова), т.е. нет целостного представления о сукцессионном и продукционном цикле микрофитопланктонного сообщества эстуарной зоны Печорской губы.

Исследования фитопланктона Кольского залива Баренцева моря имеют давнюю историю, однако литература по данному вопросу немногочисленна и охватывает преимущественно ранний период исследований (Зинова, 1912; Линко, 1912; Дерюгин, 1915). Из современных работ следует отметить публикации В.М. Рыжова (1989, 1992). К сожалению, данные, приведенные в перечисленных литературных источниках, фрагментарны и весьма ограничены.

Результаты и обсуждение

Многочисленные оригинальные материалы, литературные и архивные данные позволили сделать ряд обобщений, характеризующих основные закономерности и особенности структуры и функционирования пелагических альгоценозов и сформулировать общую схему структуры годового сукцессионного цикла фитопланктонных сообществ эстуарных экосистем Баренцева и Карского морей: Кольского залива, Печорской и Обской губы. Данная схема, дополненная конкретным материалом по другим эстуариям арктических морей, может быть применена, с определенными модификациями, фактически ко всем эстуарным зонам арктических шельфовых морей России.

Традиционно схемы такого рода базируются на строгом соответствии стадий сукцессионной системы фитопланктона фазам гидрологического цикла (Balvay, 1991). 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 солености вод, образования и таяния льда, режима стока пресной воды с материка, а также концентрации биогенных элементов.

Структурные перестройки пелагического биотопа в ходе годового гидрологического цикла естественным образом делят процесс 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 нами выделены 4 фазы годового сукцессионного цикла:

зимняя стадия покоя; фаза цветения криофлоры; весенняя стадия сукцессионного цикла и фаза летне-осеннего сбалансированного развития (см. рисунок). Сроки и протяженность этих фаз различаются в разных эстуарных водоемах, находясь при этом в строгом соответствии с периодами гидрологических циклов.

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, 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 класса *Pennnatophyceae*, являющихся представителями микрофитобентоса, вымываемых в пелагиаль в процессе перемешивания вод при отсутствии плотностной стратификации. На этот период приходится годовой минимум активности фитопланктона. При этом абсолютные значения численности и биомассы микроводорослей в эстуарных зонах на 1-2 порядка превышают таковые фитоценозов открытых акваторий и прибрежных областей (Макаревич и др., 2004).

ГИДРОЛОГИЧЕСКИЕ СЕЗОНЫ			
Весна	Лето	Осень	Зима
ГОДОВОЙ СУКЦЕССИОННЫЙ ЦИКЛ			
Фаза цветения криофлоры	Весенняя стадия сукцессионного цикла	Летне-осенняя фаза сбалансированного развития	Зимняя стадия покоя
ГОДОВОЙ ПРОДУКЦИОННЫЙ ЦИКЛ			
Фаза первичного синтеза (автотрофная)		Фаза смешанного и вторичного синтеза (миксотрофная)	
СОСТАВ ДОМИНИРУЮЩИХ ФОРМ ВОДОРΟΣЛЕЙ			
Диатомовые	Диатомовые – зеленые – синезеленые	Динофитовые – диатомовые	

Рисунок. Схема структуры годового сукцессионного цикла пелагических фитоценозов эстуарных экосистем северных морей России

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 пеннатными 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».

Весенняя стадия сукцессионного цикла. Характеризуется условиями относительной стабилизации 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 также для хода развития прибрежных фитопланктонных сообществ. В сезонной динамике последних, однако, всегда наблюдается второй, поздне-весенний 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 (Kurajinen, 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. 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 существенно 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 процессов реминерализации мертвого органического

вещества пелагиали характеризуется дезинтеграцией флористической структуры и постепенным спадом количественных показателей развития микро-водорослей.

Выделенные выше фазы являются устойчивыми структурными единицами сукцессионной системы фитопланктонного сообщества и стабильными экологическими событиями, подверженными очень незначительной вариабельности вследствие межгодовой изменчивости.

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 пелагические фитоценозы от таковых морских прибрежных областей (Федоров, 1987), в которых ход изменений продукционных характеристик всегда имеет вид «пилообразной» кривой с относительно кратковременными максимумами (Ларионов, 1997). 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 микро-водорослей 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 преимущественно автотрофного сообщества к миксотрофному. Этот переход не может считаться полным, поскольку даже в зимнюю фазу покоя организмы сохраняют достаточно высокий уровень фотосинтетической активности (Макаревич и др., 2004); гетеротрофная же стадия, характерная для всех прибрежных экосистем, в эстуарных вообще отсутствует.

Заключение

Уровни количественных характеристик фитопланктона на протяжении всего сукцессионного цикла превышают таковые альгоценозов прибрежных морских районов и, еще в большей степени, открытых вод, что обусловлено 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 зависит от температуры и светового режима.

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.

P.R. Makarevich

Murmansk Marine Biological Institute of the Kola Science Center RAS,
17, Vladimirskaia str., 183010 Murmansk, Russia

ANNUAL SUCCESSION CYCLE OF PLANKTONIC ALGAL CENOSES
OF ESTUARINE ECOSYSTEMS OF NORTHERN SEAS OF RUSSIA

Based on a review and analysis of multiyear data on the dynamics of the taxonomic composition and quantitative characteristics of planktonic algal cenoses of pelagic estuarine ecosystems of arctic seas, a conceptual scheme of annual succession cycle is formulated. Four phases are identified: the winter dormancy stage, the cryoflora bloom stage, the spring succession cycle, and the stage of summer-autumn balanced development.

Keywords: microalgae, estuarine ecosystems, annual succession cycle.

- Васютина Н.П.* Фитопланктон юго-восточной части Баренцева моря в июле–августе 1977 г. // Исследование фитопланктона в системе мониторинга Балтийского моря и других морей СССР. – М.: Гидрометеиздат, 1991. – С. 127-134.
- Виркетис М.А. Киселев И.А.* О планктоне Чешской губы // Исследования морей СССР. – 1933. – Т. 18. – С. 115-144.
- Дерюгин К.М.* Фауна Кольского залива и условия ее существования // Зап. Имп. АН. – 1915. – Т. 34, сер. 8. – С. 1-929.
- Зинова Е.С.* Водоросли Мурмана // Тр. С.-Петербург. общ-ва естествоиспытателей. – 1912. – Ч. 1. – 340 с.
- Киселев И.А.* Особенности фитопланктона эстуариев наших северных рек // Тр. II Всесоюз. гидрол. съезда. – 1930. – С. 38-42.
- Киселев И.А.* О флоре водорослей Обской губы с приложением некоторых данных о водорослях Нижней Оби и Иртыша // Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. – Новосибирск, 1970. – Ч. 1 (13). – С. 41-54.
- Кукся М.С., Левадная Г.Д., Попова Т.Г., Сафонова Т.А.* Водоросли Оби и ее поймы // Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. – Новосибирск, 1972. – Ч. 2 (4). – С. 3-44.
- Ларионов В.В.* Общие закономерности пространственно-временной изменчивости фитопланктона Баренцева моря // Планктон морей Западной Арктики. – Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1997. – С. 65-127.
- Лешко Ю.В., Хохлова Л.Г., Вуков О.В., Валитова Н.И.* Гидробиологическая характеристика заповедных семужье-нерестовых притоков бассейна реки Печоры // Водные экосистемы Урала, их охрана и рациональное использование. – Свердловск: ИЭРиЖ УрО РАН, 1989. – С. 72-95.
- Линко А.К.* Планктон близ берегов Западного Мурмана в связи с состоянием промыслов в течение 1903-1905 гг. // Тр. Мурман. научн.-пром. экспед. 1905 г. – СПб., 1912. – С. 27-70.
- Макаревич П.Р.* Структура и функционирование планктонных альгоценозов эстуарных экосистем шельфовых морей: Автореф. дис. докт. биол. наук. – Мурманск, 2004. – 42 с.
- Макаревич П.Р., Ларионов В.В.* Фитопланктонные исследования в ММБИ // Океанологические и биологические исследования арктических и южных морей России (к 70-летию Мурманского морского биологического института). – Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2006. – С. 204-224.

- Макаревич П.Р., Ларионов В.В., Дружкова Е.И. Динамика фитопланктона в эстуарных областях северных морей в период полярной ночи // Альгология. – 2004. – 14, № 2. – С. 137-142.
- Матишов Г.Г., Дружков Н.В., Макаревич П.Р., Дружкова Е.И., Намятов А.А. Экологическое районирование пелагической зоны Кольского залива (Баренцево море) с использованием структурного анализа сообществ микропланктона // Докл. РАН. – 2000. – 372, № 4. – С. 568-570.
- Науменко Ю.В. Видовое разнообразие фитопланктона Оби // Сиб. экол. журн. – 1994. – № 6. – С. 575-580.
- Науменко Ю.В. Водоросли фитопланктона реки Оби. – Новосибирск, 1995. – 55 с.
- Науменко Ю.В. Доминанты фитопланктона реки Оби // Бот. журн. – 1999. – 83, № 10. – С. 35-41.
- Паутова Л.А. Фитопланктон Печорского моря // Печорское море. Системные исследования (гидрофизика, гидрология, оптика, биология, химия, геология, экология, социоэкономические проблемы). – М.: Море, 2003. – С. 171-194.
- Паутова Л.А., Виноградов Г.М. Ранне-весеннее состояние фитоцена юго-восточной части Баренцева моря в 2000 г. // Океанология. – 2001. – 41, № 2. – С. 224-230.
- Рыжов В.М. Современное экологическое состояние верхнего шельфа северных морей (на примере Кольского залива) // Отчет по поисковой и инициативной тематике ММБИ за 1989 год. – Мурманск, 1989. – С. 71-72.
- Рыжов В.М. Фитопланктон // Современное экологическое состояние бухты Белокаменка Кольского залива и прилегающей территории. – Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 1992. – С. 46-48.
- Семенова Л.А. Современное состояние альгофлоры уральских притоков Оби // Тр. ГосНИОРХ. – 1995. – Вып. 327. – С. 20-30.
- Смирнов Н.А., Федоров В.В., Федоров В.Д. Функциональное экологическое описание сезонного развития фитопланктона Белого моря // Журн. общ. биол. – 1989. – 50, № 3. – С. 353-364.
- Солоневская А.В. Сток фитопланктона Нижней Оби // Гидростроительство и рыбное хозяйство в Нижней Оби. – Тюмень, 1966. – С. 77-91.
- Солоневская А.В. Продуктивность фитопланктона южной части Обской губы и низовья Оби // Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. – Новосибирск, 1972. – 2, № 4. – С. 51-70.
- Федоров В.Д. Актуальное и неактуальное в гидробиологии // Биол. науки. – 1987. – № 8. – С. 6-26.
- Чуксина Н.А. К оценке устьевой области р. Печоры как рыбохозяйственного водоема // Вод. рес. – 1987. – № 4. – С. 141-143.
- Balvay G. What is the best time reference to express biological result? The calendar or the ecological year? // Verh. Intern. Limnol. – 1991. – 24. – P. 928-930.
- Hegseth E.N. Sub-ice algal assemblages of the Barents Sea: Species composition, chemical composition, and growth rates // Polar Biol. – 1992. – 12. – P. 485-496.
- Kivi K., Kaitala S., Kuosa H., Kuparinen J., Leskinen E., Lignell R., Marcussen B., Tamminen T. Nutrient limitation and grazing control of the Baltic plankton community during annual succession // Limnol. Oceanogr. – 1993. – 38. – P. 893-905.
- Kuparinen J., Kuosa A. Autotrophic and heterotrophic picoplankton in the Baltic Sea // Adv. Mar. Biol. – 1993. – 29. – P. 73-128.
- 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) // Proc. Mar. Sci. – 2003. – 6. – P. 185-195.
- Matthiessen J., Kraus M. Distribution of aquatic palynomorphs along the salinity gradient in the Kara Sea // Ber. Polar. Meer. – 2001. – 393. – P. 107-109.
- Sommier S. Flora dell Obinferiore // Nuov. J. Bot. Firenze. – 1893. – 256 p.

Получена 03.09.07

Подписала в печать К.Л. Виноградова