

Научная статья
УДК 581.526.325.3 (268.4)
doi:10.37614/2949-1185.2024.3.3.006

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ И ВРЕМЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ НАНОФИТОПЛАНКТОНА В ФЬОРДАХ ЗАПАДНОГО ШПИЦБЕРГЕНА В ЛЕТНИЙ ПЕРИОД

Елена Ивановна Дружкова

Мурманский морской биологический институт Российской академии наук, г. Мурманск, Россия
druzhkova@mmbi.info

Аннотация

Представлены результаты исследований нанофитопланктона в фьордах Западного Шпицбергена в летний период 2001, 2002, 2003 и 2017 гг. На акватории каждого из изученных фьордов выявлено измельчение сообщества планктонных нановодорослей с глубиной и от кутовой к устьевой области, а также заглубление ядра максимального обилия на выходе из фьорда вне зависимости от плотностной структуры водного столба. Для фьордов различной широтной локализации зафиксирован спад интегральных показателей, опускание ядра сообщества из поверхностного горизонта и замещение крупных размерных фракций клетками меньше 5 мкм в северном направлении по мере увеличения температуры воды. В аспекте межгодовой изменчивости общее обилие и структурная организация нанофитопланктона определялись степенью температурной стратификации. В летний период 2017 г. выявлено повышение абсолютных значений численности и биомассы на один-два порядка по сравнению с нулевыми годами при сохранении основных особенностей структурной организации сообщества.

Ключевые слова:

Западный Шпицберген, нанофитопланктон, пространственная изменчивость, временная изменчивость

Original article

SPATIAL AND TEMPORAL VARIABILITY OF NANOPHYTOPLANKTON IN THE FJORDS OF WEST SPITSBERGEN IN SUMMER

Elena I. Druzhkova

Murmansk Marine Biological Institute of the Russian Academy of Sciences, Murmansk, Russia
druzhkova@mmbi.info

Abstract

The paper presents the results of studies of nanophytoplankton in the fjords of Western Spitsbergen in the summer of 2001, 2002, 2003 and 2017. It is shown that the water area of each fjord is characterized by a fragmentation of the community of planktonic nanoalgae with depth and from the apex to the mouth region, as well as a deepening of the core of maximum abundance at the exit from the fjord, regardless of the density structure of the water column. For fjords of different latitudinal locations, a decline in integral indicators, a lowering of the community core from the surface horizon, and the replacement of large size fractions by cells smaller than 5 μm in the northern direction as the water temperature increases were recorded. In terms of interannual variability, the total abundance and structural organization of nanophytoplankton were determined by the degree of temperature stratification. In the summer of 2017 an increase in the absolute values of abundance and biomass by 1–2 orders of magnitude compared to zero years was revealed, while maintaining the main features of the structural organization of the community.

Keywords:

Western Spitsbergen, nanophytoplankton, spatial variability, temporal variability

Введение

В условиях современных климатических изменений наиболее быстрые и существенные перестройки морских экосистем наблюдаются в высоких широтах, особенно в Арктике (Exceptional ..., 2022).

Архипелаг Шпицберген является уникальным районом для изучения влияния климатических факторов на все компоненты среды (Arctic ..., 2005; Piechura, Walczowski, 2009; Warming ..., 2013). Фьорды Западного Шпицбергена, крупнейшего острова архипелага, подвергаются максимальному

воздействию разнонаправленных динамичных сил. Среди них существенную роль играет адвекция теплых атлантических вод с Западно-Шпицбергенским течением – основным источником океанического переноса тепла в Арктику (Pan-Svalbard ..., 2011).

Под влиянием физических, климатических, океанологических факторов на акваториях фьордов формируются различные варианты морских и эстуарных экосистем в относительно небольших пространственных масштабах. То есть с биологической точки зрения в изолированном виде каждый из них может рассматриваться как уникальная самоподдерживающаяся экосистема, своего рода природный мезокосм, идеальный для исследования множества параметров функционирования биоты в целом и ее планктонной составляющей – ключевого компонента арктической пищевой цепи.

Необходимо отметить, что изучение океанографических характеристик фьордов традиционно привлекало к себе внимание исследователей. В то же время вопросы организации пелагической биоты, в частности, альгоценозов, в литературе представлены явно недостаточно. Развитие микрофитопланктонного сообщества описывается в основном для периода весеннего максимума (Eilertsen et al., 1989), для нанофитопланктона немногочисленные литературные данные ограничиваются указанием диапазона изменений количественных показателей. А между тем перестройка планктонных сообществ в сторону увеличения доли мелких размерных фракций не только ожидаемое, но и уже наблюдаемое следствие потепления в быстро меняющейся Арктике (Spatial ..., 2020). При этом разными исследователями показана значительная роль нанофитопланктона в формировании биомассы пелагических альгоценозов в течение всего периода вегетации (Nodal, Kristiansen, 2008; Smallest ..., 2009; Nodal, 2011).

Таким образом, цель настоящей работы – исследование особенностей пространственной и временной организации сообщества нанофитопланктона фьордов Западного Шпицбергена.

Материал и методы

Материал был получен в ходе экспедиций на НИС «Дальние Зеленцы» 05–10 августа 2001 г., 04–08 июля 2002 г., 12 августа 2003 г., 22–25 июля 2017 г. Батометрические пробы отбирались в верхнем 50-метровом слое по трем-четырем горизонтам.

Пробы воды объемом 50 мл фиксировались раствором глутарового альдегида (конечная концентрация 0.5 %) и концентрировались на ядерные фильтры (г. Дубна) с диаметром пор 0.8 мкм под слабым вакуумом. Затем фильтры были окрашены примулином (Caron, 1983) и исследованы под эпифлуоресцентным микроскопом AXIO Imager. D1 при ув. 1000. Клетки нанопланктона учитывались по размерным фракциям 2–5, 6–10 и 11–20 мкм. Размеры клеток измерялись индивидуально с помощью окуляр-микрометра, при вычислении объемов применялась сферическая или сфероидальная аппроксимация формы клеток.

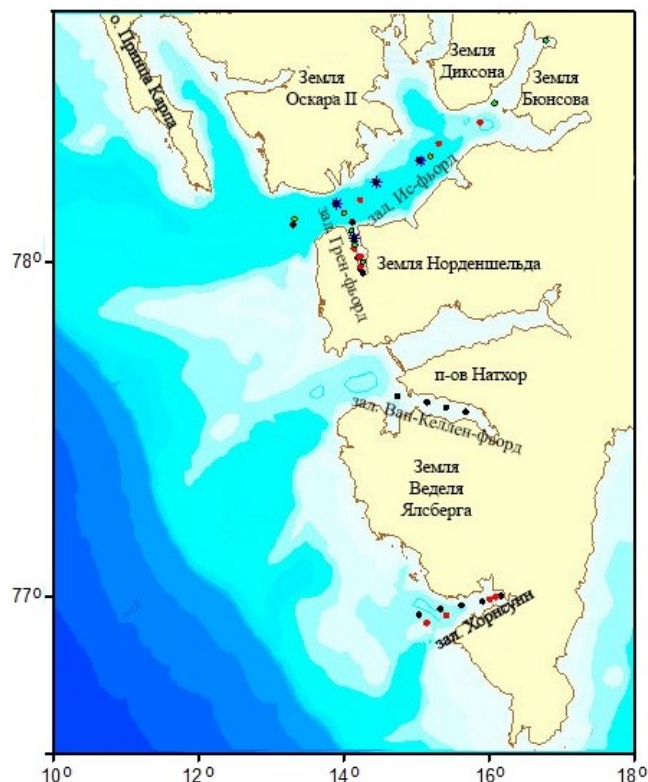


Рис. 1. Карта-схема станций отбора проб в фьордах Западного Шпицбергена. Черным цветом обозначены станции, выполненные в 2001 г., красным – в 2002 г., синим – в 2003 г., зеленым – в 2017 г.

Fig. 1. Map of sampling stations. Stations completed in 2001 are marked in black, in red – 2002, in blue – 2003, in green – 2017

В рассмотренные материалы по нанофитопланктону не включены данные по диатомовым водорослям аналогичного размера и агрегированным нановодорослям, которые по своим гидродинамическим характеристикам относятся к организмам микропланктона. Таким образом, рассмотренный материал представляет группу автотрофных одиночных жгутиковых и коккоидных форм нанопланктонного размерного диапазона.

В данной работе представлены результаты исследований фотической зоны (верхнего 50-метрового слоя) на акватории заливов Западного Шпицбергена – Хорнсунн (Hornsund), Ван-Келен-фьорд (Van Keulenfjorden), Ис-фьорд (Isfjorden), Грён-фьорд (Grønfjorden) (рис. 1).

Результаты

В 2001 году изучение нанофитопланктона проводилось с 5 по 10 августа на акватории Ис-фьорда, Грён-фьорда, Ван-Келлен-фьорда и залива Хорнсунн.

Термический режим водной массы в Ис-фьорде характеризовался выраженным прогревом поверхностного слоя (до 6.12–7.32 °C) и стабильным вертикальным уменьшением температуры воды: 2.87–4.04 °C на глубине 25 м и 0.77–3.19 °C на глубине 50 м, где значения постепенно увеличивались от кутовой части к выходу из фьорда. На фоне убывания температуры с глубиной соленость, напротив, увеличивалась от поверхностного слоя (локальный минимум в кутовой части – 30.71 епс) до глубины 50 м (более 34 епс).

Численность нанофитопланктона варьировала от 160 тыс. до 1 млн 640 тыс. кл/л, на всей изученной акватории доминировали клетки младшей размерной фракции, их относительная доля составляла от 73 до 96 %. Диапазон колебаний биомассы был достаточно широк – 7–107 мкг/л, при этом независимо от абсолютных значений показателя каких-либо закономерностей относительного обилия разных размерных групп нановодорослей в терминах биомассы отмечено не было. Ядро сообщества, в котором численность нанофракции превышала 1 млн 100 тыс. кл/л при биомассе более 60 мкг/л, локализовалось в подповерхностном слое на глубине 20 м в центральной части фьорда (рисунки 2–5).

Поскольку Грён-фьорд представляет собой ответвление в устьевой части залива Ис-фьорд, термохалинные характеристики водных масс на этом участке акватории соответствовали таковым Ис-фьорда: отмечено постепенное снижение температуры на фоне роста солености с глубиной и от кутовой области к устьевой в поверхностном горизонте.

Показатели количественного развития нановодорослей соответствуют значениям, зарегистрированным на акватории Ис-фьорда. Максимальные интегральные численности сообщества превышают 1 млн кл/л (до 1 млн 300 тыс. кл/л), максимальная интегральная биомасса – 80 мкг/л – зафиксирована в поверхностном горизонте на выходе из фьорда (рис. 3). Ядро сообщества приурочено к верхнему 20-метровому слою, ниже которого численность плавно убывает, достигая минимальных значений в наиболее глубокой области на выходе из фьорда, убывание биомассы носит скачкообразный характер. Размерная структура сообщества нанопланктона также соответствует таковой, описанной для Ис-фьорда. В поверхностном горизонте относительная численность размерной фракции 2–5 мкм составляет более 90 % в кутовой области и до 65 % в районе устья, при этом биомасса на 60–75 % сформирована водорослями среднего размерного класса (6–10 мкм). Минимальные значения по всему водному столбу, включая поверхностные горизонты, приурочены к району свала глубин в центральной части фьорда, где сообщество представлено двумя младшими размерными фракциями с преобладанием (более 80 % по численности) клеток менее 5 мкм. В целом на всей акватории фьорда отмечено стандартное измельчение сообщества с глубиной. Однако в районе фронтальной зоны выводного ледника максимальные численности нановодорослей (более 1 млн кл/л) были отмечены непосредственно в области терминальных ледниковых образований, где в условиях постоянной подпитки пресными водами и прогрева поверхностного слоя формируются зоны локальных апвеллингов, что обуславливает перемещение планктонных водорослей из придонного в поверхностный горизонт. Далее, по мере продвижения к центральной части фьорда, зарегистрирован спад количественных показателей развития нанопланктона во всем столбе воды. Возможно, эти участки соответствуют зонам оседания терригенной взвеси, где в условиях недостаточной освещенности развитие планктонных водорослей ингибируется. Таким образом, основными факторами, влияющими на

пространственное распределение нанофитопланктона в данном случае являются как морфология фьорда, так и наличие ледника в его кутовой части.

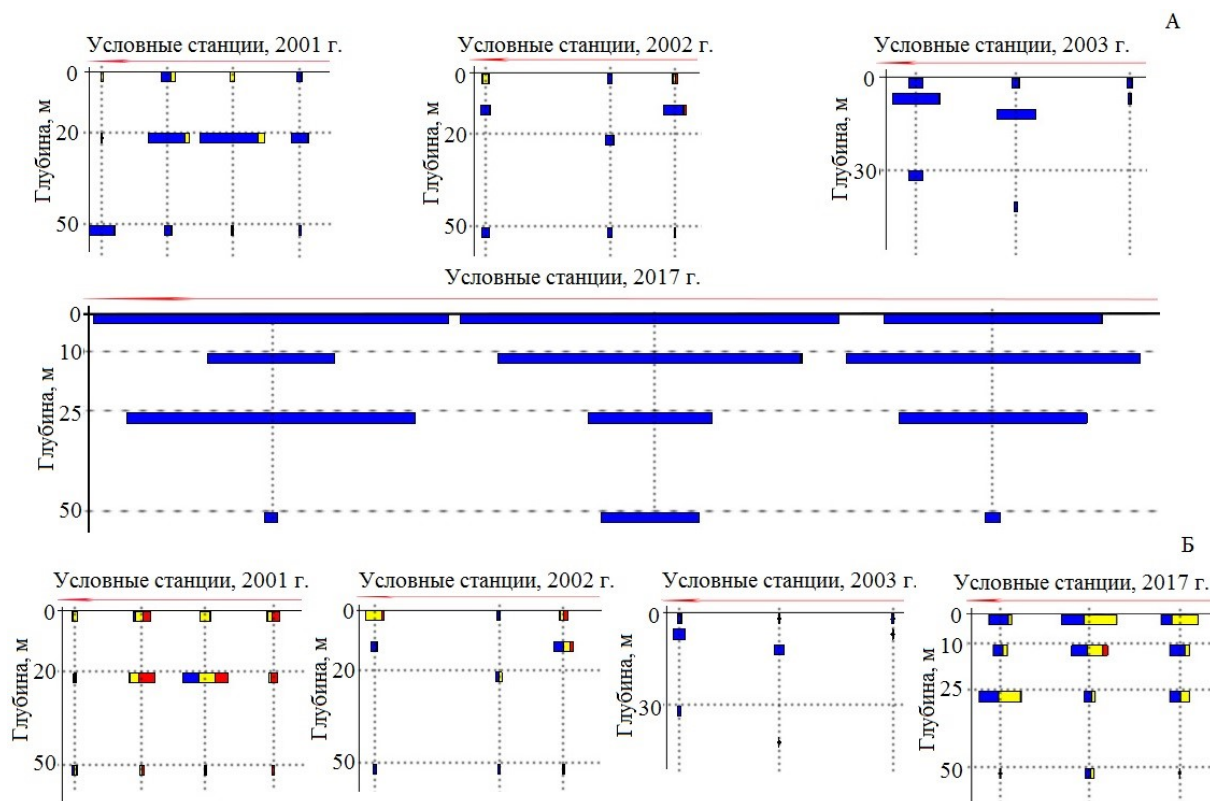


Рис. 2. Схемы пространственного распределения численности (А) и биомассы (Б) нанофитопланктона на акватории Ис-фьорда (Западный Шпицберген) в летний период 2001, 2002, 2003, 2017 гг. Здесь и на рисунках 3–5: длина каждого композита соответствует интегральным значениям показателя (численности или биомассы соответственно), а сегмента – показателям относительного обилия (численности или биомассы) разных размерных фракций: синий – 2–5 мкм, желтый – 6–10 мкм, красный – 11–20 мкм. На оси абсцисс обозначены локальные точки отбора проб на акватории фьорда. Красной стрелкой показано направление от кутовой к устьевой части фьорда

Fig. 2. Spatial distribution schemes of nanophytoplankton abundance (A) and biomass (B) in the waters of the Isfjords (Western Spitsbergen) in the summer of 2001, 2002, 2003, 2017. Here and in figures 3–5: the length of each composite corresponds to the integral values of the indicator (abundance or biomass, respectively). The length of each segment corresponds to the relative values (abundance or biomass) of different size fractions: blue – 2–5 μm , yellow – 6–10 μm , red – 11–20 μm . The abscissa indicates local sampling points in the fjord water area. The red arrow indicates the direction from the apex to the mouth of the fjord

Для Ван-Келлен-фьорда (залив Белльсунн; Bellsund) характерно широкое открытое устье и, соответственно, свободный водообмен с прилегающей акваторией. Температура поверхностного слоя не достигала значений, зарегистрированных в Ис-фьорде и Грён-фьорде, диапазон ее изменений составил от 4.07 до 4.91 °C при солености 26.12–33.25 епс. Постепенное снижение температуры и солености поверхностного слоя к кутовой части позволяет утверждать о формировании поверхностной водной массы под влиянием ледникового стока, что оказывает определенное влияние на структуру сообщества нанопланктона. В поверхностном слое диапазон колебаний численности и биомассы нановодорослей был достаточно широк (590 тыс.–1 млн 200 тыс. кл/л, 43–140 мкг/л), при мозаичном распределении доминирующих размерных фракций. Относительная численность размерной фракции 2–5 мкм колебалась от 13 до 90 %, размерной фракции 6–10 мкм – от 8 до 85 %. Для биомассы эти диапазоны составляли 2–42 и 14–82 % соответственно. При этом происходило постепенное замещение

размерной группы 2–5 мкм фракцией 6–10 мкм, что привело к постепенному увеличению интегральной биомассы сообщества от 43 до 139 мкг/л по направлению от кутовой к устьевой части залива. Картина вертикального распределения нановодорослей определялась ранее описанной тенденцией к измельчанию сообщества с глубиной и выражалась в стабильном снижении численности и биомассы при одновременном возрастании доли младшей размерной фракции. Единственным исключением был зарегистрированный «скачок» численности нанопланктона (2 млн 300 тыс. кл/л) над слоем термоклина (50 м) в морской части разреза (рис. 4).

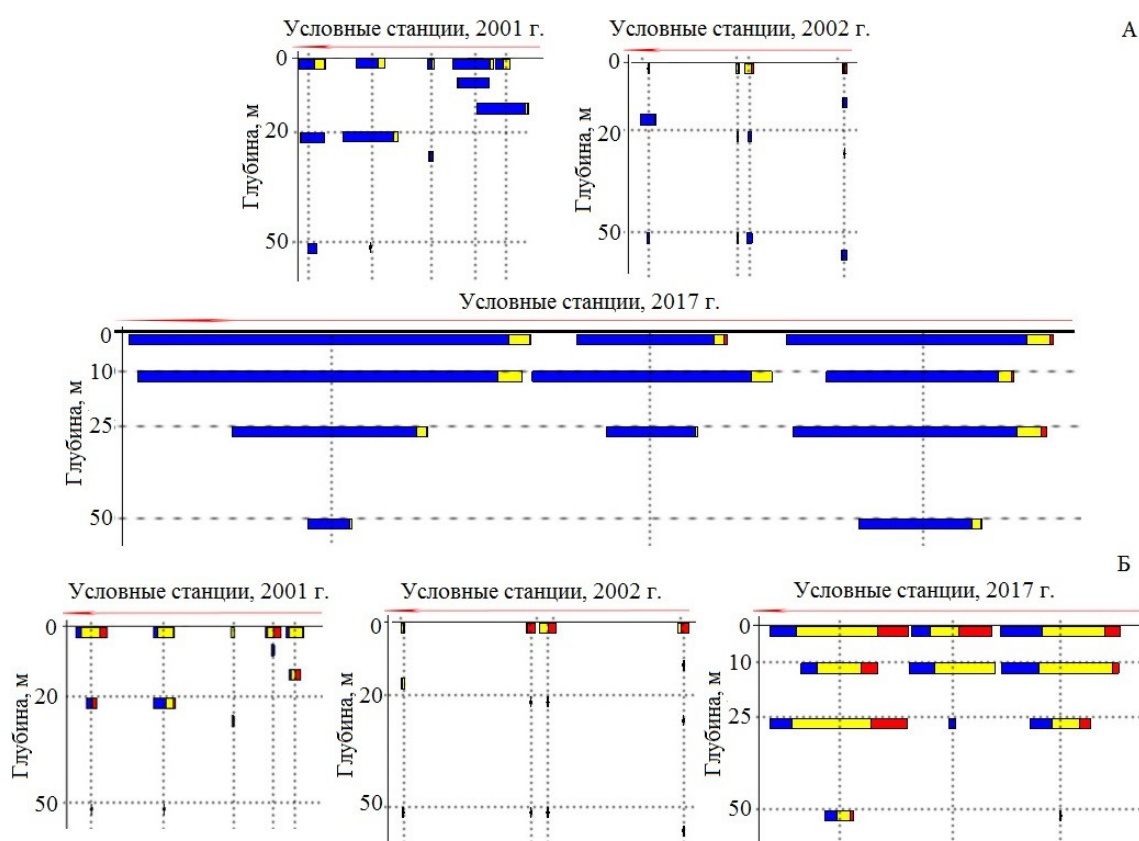


Рис. 3. Схемы пространственного распределения численности (А) и биомассы (Б) нанофитопланктона на акватории Грён-фьорда (Западный Шпицберген) в летний период 2001, 2002, 2017 гг.

Fig. 3. Spatial distribution schemes of nanophytoplankton abundance (A) and biomass (Б) in the waters of the Greenfjords (Western Spitsbergen) in the summer of 2001, 2002, 2017

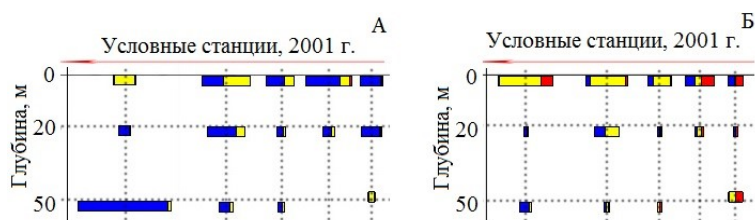


Рис. 4. Схемы пространственного распределения численности (А) и биомассы (Б) нанофитопланктона на акватории Ван-Келлен-фьорда (Западный Шпицберген) в летний период 2001 г.

Fig. 4. Spatial distribution schemes of nanophytoplankton abundance (A) and biomass (Б) in the waters of the Van-Kellenfjords (Western Spitsbergen) in the summer of 2001

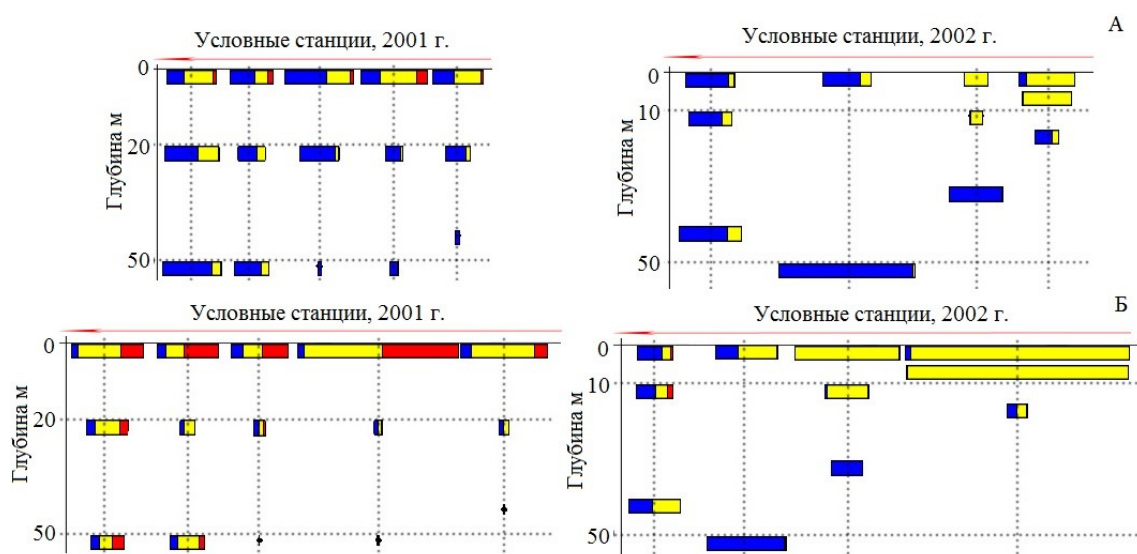


Рис. 5. Схемы пространственного распределения численности (А) и биомассы (Б) нанофитопланктона на акватории залива Хорнсунн (Западный Шпицберген) в летний период 2001, 2002 гг.

Fig. 5. Spatial distribution schemes of nanophytoplankton abundance (A) and biomass (B) in the waters of the Hornsund Bay (Western Spitsbergen) in the summer of 2001, 2002

Залив Хорнсунн находится на юго-западном побережье Шпицбергена и представляет собой, как и описанные выше фьорды первого порядка, широко открытый залив с свободным водообменом с прилегающей морской акваторией. Диапазон изменения температуры для поверхностного горизонта составил от 2.62 до 3.26 °С, для 20 м – 2.57–2.81 °С и для 50 м – 1.17–2.38 °С. Соответствующие значения для солёности были следующими: 0 м – от 31.28 до 33.05 епс, 20 м – от 32.48 до 33.54 епс, 50 м – от 33.55 до 34.08 епс.

На всей акватории фьорда зарегистрированы высокие значения численности и биомассы нановодорослей, максимальные показатели приурочены к поверхностному горизонту (численность от 1 млн до 1 млн 700 тыс. кл/л при биомассе от 140 до 400 мкг/л). При анализе вертикального распределения на внутренней акватории была выявлена явная тенденция к стабильному снижению численности и биомассы с глубиной. Анализ размерной структуры сообщества показал, что относительное обилие размерной группы 2–5 мкм возрастало от 30–60 % по численности и 10–20 % по биомассе в поверхности до 70–100 % на глубинах более 50 м. В области порога (глубина 48 м) численность нановодорослей составляла около 100 тыс. кл/л при биомассе не более 3 мкг/л, что является еще одним подтверждением вышеописанной тенденции: более 90 % численности и более 75 % биомассы сообщества сформировано младшей размерной фракцией. Более того, на самом мористом участке акватории выявлено возрастание численности от 1 млн 225 тыс. кл/л в поверхности до 1 млн 500 тыс. кл/л на глубине 50 м на фоне радикального снижения биомассы от 180 до 13 мкг/л (рис. 5).

В начале июля 2002 г. на акватории Ис-фьорда поверхностный прогрев и пресный сток еще не достигли своих максимальных значений. Температура воды в поверхности изменялась от 4.46 до 6.56 °С, на глубине 50 м составляла 2.28–3.49 °С при солёности 31.89–32.57 епс и 34.57–34.65 епс соответственно.

Диапазон колебаний численности нанофитопланктона не превышал одного порядка – от 41.5 тыс. кл/л до 515.5 тыс. кл/л, биомасса изменялась в интервале от 1.6 до 24 мкг/л. Экстремальные значения численности были зарегистрированы в кутовой части фьорда на разных глубинах (максимум – на 10 м, минимум – на 50 м), где отмечались и минимальные значения биомассы сообщества. Для размерной структуры было характерно абсолютное доминирование мелкой размерной фракции по

численности, ее доля на большей части акватории превышала 90 %. В пределах низких значений интегральных биомасс никаких закономерностей ни в пространственной, ни в структурной организации сообщества планктонных нановодорослей отмечено не было (рис. 2).

Термохалинная структура водного столба на акватории залива Грён-фьорд отличается от таковой Ис-фьорда наличием хорошо прогретого распресненного поверхностного слоя. И если значения температуры лишь незначительно превосходят зафиксированные в Ис-фьорде и лежат в довольно узком диапазоне – 6.2–7.7 °C, соленость изменяется в широких пределах – от 24.8 до 32.6 епс. Необходимо отметить, что максимальные значения температуры и минимальные значения солености приурочены к кутовой части. В вертикальном направлении значения и температуры и солености закономерно убывают. В кутовой части уже на глубине 10 м температура снизилась до 4.19 °C при солености 34.3 епс. На глубине 20–25 м эти показатели на всей акватории фьорда изменялись от 3.49 до 4 °C и 34.38–34.67 епс, а на глубине 50 м – 3.24–3.38 °C и 34.74–34.81 епс соответственно.

Однако столь заметные различия в плотностной структуре водной массы двух акваторий не отражаются на количественных характеристиках пелагических нановодорослей. Численность сообщества варьирует от 13 тыс. кл/л до 377 тыс. кл/л, биомасса – от 0.23 до 39 мкг/л. Максимальные значения численности зафиксированы в подповерхностном горизонте на выходе из фьорда, сгущение биомассы локализовано в поверхностном горизонте и определяется высокими удельными биомассами старшей размерной фракции (11–20 мкм) на всем участке акватории за исключением выхода из фьорда, где 73 % совокупной биомассы сформировано размерным классом 6–10 мкм. В поверхности водоросли этого размерного диапазона преобладают и в терминах относительной численности. Только в наиболее распресненном кутовом участке количественно преобладают клетки крупнее 10 мкм. Ниже слоя пикноклина в нанопланктонном сообществе наблюдался переход доминирования: на фоне резкого падения обилия нановодорослей группы 6–20 мкм относительная доля размерной фракции менее 5 мкм превышает 60 % по биомассе и 91 % по численности (рисунки 2, 3).

На акватории залива Хорнсунн температура воды поверхностного слоя изменялась в пределах 2.96–4.18 °C, соленость – 30.77–33.92 епс. На глубине 50 м соответствующие диапазоны составили 3.51–3.78 °C и 34.27–34.67 епс.

Размах колебаний численности пелагического наноальгоценоза составил от 297 тыс. до 3 млн 330 тыс. кл/л, биомассы – 50–550 мкг/л, причем высокие показатели отмечаются практически на всей акватории фьорда с локальными снижениями в кутовой части на глубине 25 м для численности и 25–50 м для биомассы. Структура нанофитопланктона отличается высокой однородностью. В целом на акватории доминирует младшая размерная фракция с относительной численностью 78–99 % и относительной биомассой 70–96 %. В верхнем 10-метровом слое кутовой части залива – участке с относительным распреснением (соленость 32.5 епс) и максимальными значениями интегральной биомассы нанофитопланктона – лидирующее положение как в значениях относительной численности, так и относительной биомассы занимает размерная фракция 6–10 мкм (рис. 5).

12 августа 2003 г. вся акватория Ис-фьорда от поверхности до глубины 10 м была занята теплыми распресненными водными массами с температурой 5.72–7.38 °C и соленостью 30.84–32.9 епс, причем на поверхности соленость снижалась от центральной части фьорда к устью. Ниже 10-метрового слоя отмечалось незначительное снижение температуры и увеличение солености.

Характерной чертой организации нанопланктонного сообщества были достаточно высокие значения абсолютной численности (88.5 тыс.–1 млн 171 тыс. кл/л) на фоне низких биомасс (4–29 мкг/л), что косвенным образом свидетельствует об абсолютном доминировании в сообществе младшей размерной фракции. При непосредственном анализе структурной организации нанофитопланктона было показано преобладание размерного класса 2–5 мкм как по численности (более 85 %), так и по биомассе (55–90 %) на всей акватории фьорда за исключением горизонта 5 м в кутовой части залива, где его относительное обилие несколько снижается (рис. 5).

В конце июля 2017 г. весь исследованный участок акватории Ис-фьорда на глубине от 0 до 25 м занимали теплые (5.3–6.6 °C) воды с соленостью 33.06–34.46 епс. Минимальные значения были

приурочены к верхнему 10-метровому слою центральной части фьорда на траверзе залива Грён-фьорд. На глубине 50 м значения температуры снизились до 1.8–3.9 °C на фоне увеличения солености.

На всей изученной акватории Ис-фьорда была отмечена активная пролиферация пелагических нановодорослей. Диапазон колебаний численности составил от 700 тыс. кл/л на глубине 50 м до 7 млн 900 тыс. кл/л у поверхности. Экстремально высокие значения фиксировались в пределах верхнего 20-метрового слоя на разных участках акватории: 4 млн 900 тыс.–7 млн. 900 тыс. кл/л у поверхности с некоторой тенденцией на увеличение к выходу из фьорда, 5 млн 800 тыс.–6 млн 300 тыс. кл/л на глубине 10 м от центральной части до точки на траверзе залива Грён-фьорд, 6 млн 100 тыс. кл/л в 20-метровом горизонте в устье фьорда. Для таких высоких численностей биомассы были относительно низкими и не превышали 136 мкг/л при минимальных значениях 34 мкг/л. Подобная картина наблюдается при абсолютном доминировании мелких форм (диаметр клетки менее 5 мкм), на долю которых в данном случае приходилось 88–99 % численности и 55–84 % биомассы сообщества (на участках с ее низкими интегральными значениями) (рисунки 2, 3).

Гидрологические характеристики водной массы на акватории Грён-фьорда практически полностью повторяли вышеописанные, отличаясь большей однородностью и мощностью прогретого слоя, который распространялся до глубины 50 м.

Еще более высокие показатели количественного развития нанофитопланктона в исследованный период были зарегистрированы на акватории Грён-фьорда. Численность нановодорослей достигала 9 млн 700 тыс. кл/л в поверхностном горизонте и не опускалась ниже значения в 1 млн кл/л на всей акватории. Диапазон изменения биомассы составил 18–334 мкг/л. Минимальные значения были зарегистрированы на глубине 50 и 25 м в центральной части фьорда. Во всех остальных случаях интегральная биомасса нанопланктона превышала 150 мкг/л. При анализе структуры нанофитоценоза показано, что численность сообщества практически полностью формируется за счет клеток младшей размерной фракции, при том что удельная биомасса клеток диаметром более 5 мкм составляет: для размерного класса 6–10 мкм – 36–69 %, для размерного класса 11–20 мкм – до 37 % (рис. 3).

Обсуждение

Приведенные в работе данные позволяют проанализировать как пространственную (одномоментные наблюдения на акваториях разных фьордов), так и разнопериодную временную (в течение ряда последовательных лет и с временным интервалом в 15 лет на акватории одного фьорда) изменчивость нанофитопланктона в фьордах Западного Шпицбергена.

На севере изученных акваторий (Ис-фьорд и Грён-фьорд) в августе 2001 г. поверхностная температура воды превышала 7 °C. Области максимального прогрева в кутовой части соответствовали областям пониженной солености (30.71–30.85 епс). Картина пространственного распределения гидрологических показателей в целом была сходной в двух фьордах. Следует лишь отметить более выраженный вертикальный температурный градиент в Ис-фьорде.

Показатели количественного развития нанофитопланктона Ис-фьорда и Грён-фьорда были вполне сопоставимы между собой, но если на акватории Грён-фьорда высокая численность отмечалась по всему верхнему 20-метровому слою с некоторой тенденцией к заглублению от кута к устью, то в Ис-фьорде ядро сообщества полностью перемещается из поверхности на слой сезонного термоклина с максимальными значениями на траверзе залива Грён-фьорд. Причиной этого могла быть именно плотностная структура водной массы. Ранее подобное явление «опускания» ядра развития было отмечено для высокоширотных фьордов в отношении фитопланктона, максимальные плотности которого отмечались в нижнем горизонте поверхностного слоя, где скорость выноса минимальна. В нашем варианте максимальные показатели нановодорослей были зарегистрированы в подповерхностном слое в тех случаях, когда горизонт отбора совпадал с глубиной скачка плотности. В нижележащих горизонтах наблюдалось постепенное убывание количественных показателей. Пространственное распределение биомассы в целом соответствовало пространственному распределению численности, но имело более сглаженный характер, поскольку в его формировании

принимали участие все размерные фракции нанофитопланктона, в то время как по численности на всей акватории доминировали клетки диаметром менее 5 мкм.

В Ван-Келлен-фьорде в августе 2001 г. температура воды была несколько ниже (4.07–4.91 °C), чем в двух северных фьордах, а распределение в поверхностном горизонте кутовой части фьорда достигало максимальных в ряду изученных фьордов значений (26.12 епс). Картина пространственного распределения гидрологических показателей в целом соответствовала таковой, описанной для заливов Ис-фьорд и Грён-фьорд при выраженных вертикальных и горизонтальных градиентах солености на фоне постепенного изменения температуры.

Абсолютные показатели количественного развития нанопланктона в целом соответствовали зафиксированному в северных фьордах: численность до 1 млн 200 тыс. кл/л, биомасса до 139 мкг/л. При этом картина пространственного распределения численности явно отражает опускание зоны максимума из поверхности в кутовой части до глубины 50 м на выходе из фьорда. Высокие биомассы (и, соответственно, высокая относительная доля клеток размерных диапазонов 6–10 и 11–20 мкм) строго приурочены к горизонту 0 м, где прослеживается нарастание интегральных значений от кутовой (43 мкг/л) к устьевой (139 мкг/л) части фьорда. Высокие удельные биомассы старших размерных фракций сохраняются в Ван-Келлен-фьорде в августе 2001 г. по всему водному столбу, и это (при сопоставимых значениях численности) определяет более высокие значения биомасс по сравнению с двумя северными фьордами. При анализе вертикального распределения была выявлена явная тенденция к стабильному снижению количественных показателей с глубиной. Снижение биомассы носило скачкообразный характер на фоне плавного убывания значений численности, что свидетельствует об увеличении доли младшей размерной фракции в составе нанопланктона.

Залив Хорнсунн – самый южный из исследованных фьордов, при этом именно здесь зафиксированы самые низкие температуры (не выше 3.61 °C у поверхности) при минимальном влиянии пресного стока (31.28 епс в кутовой части). Сообщество нанопланктона характеризовалось самыми высокими в ряду изученных фьордов количественными показателями. Ядро сообщества с областью максимального сгущения в центральной части фьорда было четко приурочено к поверхностному горизонту. В кутовой и центральной частях фьорда зафиксировано стабильное снижение интегральных показателей с глубиной, особенно выраженное в терминах биомассы (порядок величин на каждые 20 м). На выходе из фьорда эта тенденция сглаживается, а для численности наблюдается даже некоторое повышение показателя на глубине 50 м. Подобное пространственное распределение отражает особенности структурной организации сообщества. Если в поверхностном горизонте все размерные группы нанопланктона представлены в достаточном объеме и количественные показатели определяются их удельными значениями (соотношением), то с глубиной в сообществе растет доля клеток диаметром менее 5 мкм, причем не только для численности, но и для биомассы.

Таким образом, в августе 2001 г. гидрологическая обстановка во фьордах Западного Шпицбергена заметно различалась. В то время как на акватории Ис-фьорда и Грён-фьорда устанавливается температурная стратификация вследствие активного прогрева поверхностного слоя, на акватории Ван-Келлен-фьорда отмечены выраженные градиенты солености, а верхние 50 м на акватории залива Хорнсунн представляют собой перемешанный квазиоднородный слой. Для нанофитопланктона исследованных фьордов выявлены следующие основные черты пространственного распределения: спад интегральных показателей, опускание ядра сообщества из поверхностного горизонта и замещение крупных размерных фракций клетками меньше 5 мкм в северном направлении по мере увеличения температуры воды. При этом на акватории каждого отдельного фьорда независимо от гидрологических характеристик водной массы и широтной локализации прослеживаются общие закономерности организации пелагических нановодорослей: измельчение сообщества с глубиной и от кутовой к устьевой области и заглубление ядра максимального обилия на выходе из фьорда.

На акватории Грён-фьорда в июле 2002 г. вследствие активного прогрева и интенсивного пресного стока сформировался узкий поверхностный слой с высокими температурами (6.3–7.7 °C) и

низкой соленостью (24.8–32.6 епс), минимальные значения которой были приурочены к кутовой части фьорда. Жесткая стратификация водного столба не отразилась на пространственном распределении клеток нанофитопланктона. На всей акватории нановодоросли распределялись равномерно, показатели количественного развития пелагического нанофитоцена были весьма невысоки: 100–200 тыс. кл/л при максимальной биомассе 39 мкг/л. В пределах этих значений некоторое повышение обилия отмечалось в поверхностном слое, где в составе сообщества было зафиксировано присутствие размерной группы 6–10 мкм, не отмеченной на остальной акватории.

Аналогичная картина наблюдалась в июле 2002 г. на акватории Ис-фьорда: низкие показатели обилия (максимальная численность около 200 тыс. кл/л, биомасса около 20 мкг/л), равномерное пространственное распределение в столбе воды и стабильное преобладание клеток диаметром менее 5 мкм на всей акватории за исключением поверхностного прогретого распресненного слоя.

В заливе Хорнсунн в июле 2002 г. на фоне низких однородных температур область пониженной солености локализована в поверхностном горизонте кутового участка. Пространственное распределение численности нановодорослей носит достаточно равномерный характер в рамках значений 600 тыс.–1 млн 400 тыс. кл/л с единственным локальным максимумом на глубине 50 м на выходе из фьорда. При такой выровненности численных характеристик выделяются два участка акватории с различными структурными характеристиками нанофитопланктона. В верхнем 10-метровом слое кутовой части 86–99 % от совокупной численности сообщества представлено клетками размерной фракции 6–10 мкм. На остальной части акватории доминируют клетки младшей размерной фракции. Подобная структура сообщества определяет пространственное распределение биомассы, максимальные значения которой отмечены в поверхностном горизонте кутовой части фьорда – 260–550 мкг/л.

Следовательно, в июле 2002 г. жесткая плотностная стратификация водного столба устанавливается на акватории Грён-фьорда, где зафиксированы максимальная поверхностная температура и минимальная соленость в ряду исследованных фьордов. В Ис-фьорде и прогрев поверхности, и влияние пресного стока выражены в меньшей степени. Для залива Хорнсунн характерны минимальные поверхностные температуры и значительное распреснение в кутовой области. Основные черты пространственной и структурной организации нанофитопланктона в рассматриваемый период: параллельно с ростом поверхностной температуры в северном направлении отмечен значительный (на порядок величин) спад показателей обилия при переходе доминирования к младшей размерной фракции. Для залива Хорнсунн показано измельчение сообщества нановодорослей с глубиной и от кута к устью. Анализ пространственного распределения и структуры планктонных нановодорослей двух северных фьордов неинформативен ввиду низких показателей обилия.

Межгодовая изменчивость проанализирована для заливов Ис-фьорд, Грён-фьорд и Хорнсунн.

В июле 2002 г. на акватории Ис-фьорда термохалинные характеристики водной массы в целом соответствовали таковым 2001 г., однако поверхностный прогрев и пресный сток еще не достигли своих максимальных значений и, как следствие, температура поверхности была несколько ниже (4.46–6.56 °C), а соленость несколько выше (31.89–35.52 епс) значений 2001 г.

В августе 2003 г. температура воды у поверхности в Ис-фьорде превышала 7 °C при минимальной солености 30.84 епс на траверзе залива Грён-фьорд, где была зафиксирована максимальная численность нанофитопланктона на глубине 5 м – 1 млн 170 тыс. кл/л. Биомассы сообщества на всей акватории не превышала 30 мкг/л. Картина пространственного распределения биомассы соответствовала описанной для численности, что свидетельствует об однородной структуре сообщества, которое было полностью сформировано клетками размерной фракции 2–5 мкм.

Таким образом, на акватории Ис-фьорда в летний период 2001–2003 гг. максимальные показатели обилия и полнота размерного спектра нанофитопланктона отмечены в 2001 г. под слоем скачка плотности в условиях максимальных температурных градиентов. Повышение подповерхностной температуры и сглаживание гидрологических градиентов приводит к спаду количественных показателей и тотальному измельчению сообщества.

В Грён-фьорде в 2002 г. температура верхнего 50-метрового слоя была в целом выше и температурные градиенты менее выражены по сравнению с 2001 г. В этих условиях численность

нанопланктона была на порядок ниже значений 2001 г. Для биомассы эта тенденция также прослеживалась, но не в такой резкой форме.

Нужно отметить, что значительное распреснение поверхностного слоя в 2002 г. не оказало заметного влияния на развитие пелагического наноальгоценоза. Так же, как и в предыдущем случае, ослабление температурной стратификации приводит к переходу в структуре сообщества от полного размерного спектра к абсолютному доминированию размерной фракции 2–5 мкм.

На акватории залива Хорнсунн как в 2001 г., так и в 2002 г. зафиксированы минимальные поверхностные температуры с незначительным градиентом. При этом показатели количественного развития достигают максимальных в ряду изученных фьордов значений. На фоне сопоставимых показателей обилия качественный состав нанопланктона заметно различался. Если в 2001 г. в составе нановодорослей на всей акватории присутствуют все размерные классы в различных соотношениях, то в 2002 г. верхний 10-метровый слой оккупирован клетками размером 6–10 мкм, ниже доминирование полностью переходит к клеткам менее 5 мкм.

Гидрологические характеристики водных масс на акваториях Ис-фьорда и Грэн-фьорда в конце июля 2017 г. полностью соответствовали таковым 2001–2003 гг. Это касается и абсолютных значений температуры и солености, и их пространственного распределения. При этом количественные показатели обилия нанопланктона на один-два порядка превышали величины 2001–2003 гг. Интересно отметить, что структурная организация сообщества планктонных нановодорослей на этом фоне оставалась неизменной, с устойчивым трендом на преобладание в сообществе мелкой размерной фракции.

Заключение

Таким образом, в настоящей работе были выявлены основные закономерности пространственной и временной изменчивости нанопланктона во фьордах Западного Шпицбергена в летний период.

В пространственном отношении на акватории отдельных фьордов отмечено измельчение сообщества с глубиной и от кустовой к устьевой области, заглубление ядра максимального обилия на выходе из фьорда вне зависимости от плотностной структуры водного столба, а для фьордов различной широтной локализации – спад интегральных показателей, опускание ядра сообщества из поверхностного горизонта и замещение крупных размерных фракций клетками мельче 5 мкм в северном направлении по мере увеличения температуры воды.

В рамках анализа межгодовой изменчивости показано, что степень температурной стратификации определяет общее обилие и структурную организацию нанопланктона. В 2017 году зафиксировано повышение (по сравнению с нулевыми годами) абсолютных значений численности и биомассы планктонных нановодорослей на один-два порядка при сохранении основных особенностей структурной организации сообщества.

Возможно, столь заметный рост обилия мелких одноклеточных водорослей в пелагиали высокоширотного фьорда является одним из проявлений «быстрого потепления» климата Арктики в целом и фьордов Западного Шпицбергена в частности в начале XXI века.

Поскольку данные по нанопланктону на акватории фьордов Западного Шпицбергена в литературе практически отсутствуют, сравнение полученных в настоящем исследовании результатов возможно только с результатами аналогичного сезона для других участков акватории Баренцева моря. Так, в августе 2006 г. на внутренней акватории архипелага Земля Франца-Иосифа численность нановодорослей составила более 1 млн кл/л при биомассе 300–400 мкг/л, относительная численность размерной фракции 2–5 мкм превышала 80 % (Особенности ..., 2014). В августе 2007 г. на этой же акватории численность нанопланктона превысила 3 млн 500 тыс. кл/л (относительная доля размерной фракции 2–5 мкм – 60–90 %) при биомассе 260 мкг/л (Особенности ..., 2014).

Таким образом, полученные в настоящей работе результаты в очередной раз служат подтверждением тезиса, что именно нанопланктонное сообщество, обладая высокой экологической пластичностью и мощным адаптивным потенциалом, является базовым звеном

пелагического фитоценоза и может служить своего рода стабилизирующим фактором для развития биоценоза пелагиали в целом (Дружкова, 2011).

Работа выполнена по теме «Многодисциплинарные исследования морских и наземных экосистем в районе архипелага Шпицберген» (№ госрегистрации 124060300006-0) в рамках государственного задания ММБИ РАН.

Список литературы

1. Дружкова Е. И. Пространственная организация сообщества нанопланктона фьордов Западного Шпицбергена // Глобальные климатические изменения и их влияние на экосистемы арктических и субарктических регионов: Тез. докл. Междунар. науч. конф. (г. Мурманск, 9–11 ноября 2011 г.). Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2011. С. 54–56.
2. Особенности организации пелагиали в районе архипелага Земля Франца-Иосифа в летний период / И. В. Берченко, Е. И. Дружкова, А. А. Олейник, Т. Г. Ишкулова, М. П. Венгер // Тр. Кольского науч. центра РАН. 2014. Т. 4, № 23. Сер. Океанология. Вып. 2. С. 112–150.
3. *Arctic climate impact assessment (ACIA)* / C. Symon, L. Arris, B. Heal (Eds.). Overview report. Cambridge: Cambridge University Press, 2005. 1020 p. DOI: 10.5860/choice.43-6507
4. Caron D. A. Technique for enumeration of heterotrophic and phototrophic nanoplankton, using epifluorescence microscopy, and comparison with other procedures // Appl. Environ. Microbiol. 1983. Vol. 46. P. 491–498.
5. Eilertsen H. C., Taasen J. P., Weslawski J. M. Phytoplankton studies in the fjords of West Spitzbergen: physical environment and production in spring and summer // J. Plankton Res. 1989. Vol. 11, iss. 6. P. 1245–1260. URL: <https://doi.org/10.1093/plankt/11.6.1245>
6. *Exceptional warming over the Barents area* / K. Isaksen, Ø. Nordli, B. Ivanov, M. Koltzow, S. Aaboe, H. Gjeltén, A. Mezghani, S. Eastwood, E. Førland, R. Benestad, I. Hanssen-Bauer, R. Brækkan, P. Sviashchennikov, V. Demin, A. Revina, T. Karandasheva // Scientific reports. 2022. Vol. 12, № 1. P. 1–18.
7. Hodal H. Primary production and the relevance of small autotrophic and heterotrophic cells in marine arctic ecosystems. A dissertation for the degree of Philosophiae Doctor, University of Tromsø, 2011. 65 p.
8. Hodal H., Kristiansen S. The importance of small-celled phytoplankton in spring blooms at the marginal ice zone in the northern Barents Sea // Deep Sea Res. II. 2008. Vol. 55. P. 2176–2185.
9. *Pan-Svalbard growth rate variability and environmental regulation in the Arctic bivalve *Serripes groenlandicus** / M. L. Carroll, W. G. Jr. Ambrose, B. S. Levin, G. A. Henkes, H. Hop, P. E. Renaud // J. Mar. Syst. 2011. Vol. 88. P. 239–251. DOI: 10.1016/j.jmarsys.2011.04.010
10. Piechura J., Walczowski W. Warming of the west Spitsbergen current and sea ice north of Svalbard // Oceanologia. 2009. Vol. 51. P. 147–164. DOI: 10.5697/oc.51-2.147
11. *Smallest algae thrive as the Arctic Ocean freshens* / W. K. W. Li, F. A. McLaughlin, C. Lovejoy, E. C. Carmack // Science. 2009. Vol. 326. P. 539.
12. *Spatial patterns of particles and plankton in the warming arctic fjord (Isfjorden, West Spitsbergen) in seven consecutive mid-summers (2013–2019)* / M. Szeligowska, E. Trudnowska, R. Boehnke, A. M. Da'browska, J. M. Wiktor, S. Sagan, K. Błachowiak-Samołyk // Front. Mar. Sci. 2020. Vol. 7, article 584. DOI: 10.3389/fmars.2020.00584
13. *Warming of Atlantic water in two west Spitsbergen fjords over the last century (1912–2009)* / A. K. Pavlov, V. Tverberg, B. V. Ivanov, F. Nilsen, S. Falk-Petersen, M. A. Granskog // Polar Res. 2013. Vol. 32, № 1, article 1206. DOI: 10.3402/polar.v32i0.11206

References

1. Druzhkova E. I. Prostranstvennaya organizatsiya soobshchestva nanoplanktona f'ordov Zapadnogo Shpitsbergena [Spatial organization of the nanoplankton community in the West Spitsbergen fjords]. *Global'nye klimaticheskie izmeneniya i ikh vliyanie na ekosistemy arkticheskikh i subarkhticheskikh regionov: Tezisy dokladov Mezhdunarodnoy nauchnoy konferentsii (g. Murmansk, 9–11 noyabrya 2011 goda)* [Global climatic processes and their effects on ecosystems of the Arctic and Subarctic regions:

- Proceedings of the International Scientific Conference (Murmansk, 9–11 November 2011). Apatity, Publ. KSC RAS, 2011, pp. 54–56 (In Russ.).
2. Berchenko I. V., Druzhkova E. I., Oleynik A. A., Ishkulova T. G., Venger M. P. Osobennosti organizatsii pelagialii v rayone arhipelaga Zemlya Frantsa-Iosifa v letniy period [Features of the organization of the pelagic zone in the area of the Franz Josef Land archipelago in summer]. *Trudy Kol'skogo nauchnogo centra RAN, Seriya: Okeanologiya, vypusk 2* [Transactions Kola Science Centre of the RAS. Oceanology, series 2], 2014. Vol. 4, No. 23, pp. 112–150 (In Russ.).
 3. Arctic climate impact assessment (ACIA) / C. Symon, L. Arris, B. Heal (Eds.). Cambridge, Cambridge University Press, 2005, 1020 p. DOI: 10.5860/choice.43-6507
 4. Caron D. A. Technique for enumeration of heterotrophic and phototrophic nanoplankton, using epifluorescence microscopy, and comparison with other procedures. *Appl. Environ. Microbiol.*, 1983, Vol. 46, pp. 491–498.
 5. Eilertsen H. C., Taasen J. P., Weslawski J. M. Phytoplankton studies in the fjords of West Spitzbergen: physical environment and production in spring and summer. *J. Plankton Res.*, 1989, Vol. 11, iss. 6, pp. 1245–1260. Available at: <https://doi.org/10.1093/plankt/11.6.1245>
 6. Isaksen K., Nordli Ø., Ivanov B., Køltzow M., Aaboe S., Gjeltén H., Mezghani A., Eastwood S., Førland E., Benestad R., Hanssen-Bauer I., Brækkan R., Sviashchennikov P., Demin V., Revina A., Karandasheva T. Exceptional warming over the Barents area. *Scientific reports*, 2022, Vol. 12, No. 1, pp. 1–18.
 7. Hodal H. Primary production and the relevance of small autotrophic and heterotrophic cells in marine arctic ecosystems: A dissertation for the degree of Philosophiae Doctor, University of Tromsø, 2011, 65 p.
 8. Hodal H., Kristiansen S. The importance of small-celled phytoplankton in spring blooms at the marginal ice zone in the northern Barents Sea. *Deep Sea Res. II*, 2008, Vol. 55, pp. 2176–2185.
 9. Carroll M. L., Ambrose W. G. Jr., Levin B. S., Henkes G. A., Hop H., Renaud P. E. Pan-Svalbard growth rate variability and environmental regulation in the Arctic bivalve *Serripes groenlandicus*. *J. Mar. Syst.*, 2011, Vol. 88, pp. 239–251. DOI: 10.1016/j.jmarsys.2011.04.010
 10. Piechura J., Walczowski W. Warming of the west Spitsbergen current and sea ice north of Svalbard. *Oceanologia*, 2009, Vol. 51, pp. 147–164. DOI: 10.5697/oc.51-2.147
 11. Li W. K. W., McLaughlin F. A., Lovejoy C., Carmack E. C. Smallest algae thrive as the Arctic Ocean freshens. *Science*, 2009, Vol. 326, p. 539.
 12. Szeligowska M., Trudnowska E., Boehnke R., Da'browska A. M., Wiktor J. M., Sagan S., Błachowiak-Samolyk K. Spatial patterns of particles and plankton in the warming arctic fjord (Isfjorden, West Spitsbergen) in seven consecutive mid-summers (2013–2019). *Front. Mar. Sci.*, 2020, Vol. 7, article 584. DOI: 10.3389/fmars.2020.00584
 13. Pavlov A. K., Tverberg V., Ivanov B. V., Nilsen F., Falk-Petersen S., Granskog M. A. Warming of Atlantic water in two west Spitsbergen fjords over the last century (1912–2009). *Polar Res.*, 2013, Vol. 32, No. 1, article 1206. DOI: 10.3402/polar.v32i0.11206

Информация об авторе

Елена Ивановна Дружкова – кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник,
<https://orcid.org/0000-0002-7891-0800>

Information about the author

Elena I. Druzhkova – PhD (Biology), Leading Researcher, <https://orcid.org/0000-0002-7891-0800>

Статья поступила в редакцию 15.05.2024; одобрена после рецензирования 22.05.2024; принята к публикации 10.06.2024.
The article was submitted 15.05.2024; approved after reviewing 22.05.2024; accepted for publication 10.06.2024.