

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
«Институт морских биологических исследований имени А.О. Ковалевского РАН»



На правах рукописи

ГАВРИЛОВА НЕЛЛИ АЛЕКСАНДРОВНА

**РАКОВИННЫЕ ИНФУЗОРИИ (CILIOPHORA, TINTINNIDA) АЗОВСКОГО И
ЧЕРНОГО МОРЕЙ: РАЗНООБРАЗИЕ, РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ЭКОЛОГИЯ**

Специальность

03.02.10 – гидробиология

Диссертация на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук, профессор
Довгаль Игорь Васильевич

Севастополь - 2019

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
РАЗДЕЛ 1 РАЗНООБРАЗИЕ, ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ, ЭКОЛОГИИ И СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ ИНFUЗОРИЙ ОТРЯДА TINTINNIDA.....	10
1.1 Общая характеристика, разнообразие и систематика тинтиннид	10
1.2 Особенности распространения тинтиннид и его связь с экологическими факторами	23
1.3 Состояние изученности тинтиннид Черного и Азовского морей.....	26
РАЗДЕЛ 2 МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	32
РАЗДЕЛ 3 ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ТИНТИННИД АЗОВСКОГО И ЧЕРНОГО МОРЕЙ.....	37
РАЗДЕЛ 4 ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ТИНТИННИД АЗОВСКОГО И ЧЕРНОГО МОРЕЙ.....	63
4.1 Влияние температуры воды и солености на распространение тинтиннид.....	63
4.2 Распределение тинтиннид по разным регионам Черного и Азовского морей...	79
РАЗДЕЛ 5 ДОЛГОВРЕМЕННАЯ И СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ОБИЛИЯ И ТАКСОНОМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ТИНТИННИД В СЕВАСТОПОЛЬСКОЙ БУХТЕ ЧЕРНОГО МОРЕЯ	117
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	130
ВЫВОДЫ	134
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	136

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность и степень разработанности темы. Тинтинниды - планктонные раковинные инфузории, распространенные в морях, эстуариях и пресных водоемах. Эта группа насчитывает около 1000 видов и выполняет важные функции в водных экосистемах.

Короткий период генерации, высокие плотности и быстрые скорости воспроизводства определяют важность тинтиннид как ключевого звена между микробиальными и метазойными компонентами [93; 94; 162; 163; 204; 205; 206].

В прибрежных водах тинтинниды могут потреблять до 27% годовой первичной продукции, благодаря способности эффективно питаться мелким фитопланктоном во время его весеннего “цветения” [94; 195]. Кроме того, они используют в качестве корма и одноклеточный микропланктон: нанофлагеллят, цианобактерий и бактерий. Сами же тинтинниды представляют важный сезонный пищевой ресурс для мезо- и макрозоопланктона, такого как копеподы, крупные зоофлагелляты и личинки рыб [45].

Глобальные климатические изменения, антропогенное воздействие на водные экосистемы и другие внешние факторы часто приводят к структурным перестройкам внутри сообществ. И в этом смысле очень показательны тинтинниды как достаточно мобильный компонент планктонного сообщества, быстро реагирующий на изменяющиеся условия окружающей среды.

Детальное изучение таксономического состава, экологических особенностей, а также анализ закономерностей географического и пространственного распространения, сезонных и многолетних изменений обилия и таксономической структуры тинтиннид дают возможность более детально исследовать потоки энергии в пищевых планктонных цепях.

Однако, данная группа не всегда учитывается при комплексных экологических исследованиях. Информации о том, какие факторы и в какой степени могут влиять на развитие и распространение тинтиннид мало, литературные данные разрознены и фрагментарны.

Сходная ситуация сохраняется и в отношении изученности тининнид Черного и Азовского морей. Исследования инфузорий в этих морях, в основном, проведены в рамках комплексного изучения микрозоопланктона, и содержат мало сведений об особенностях экологии и распространения видов этой группы цилиат.

Как известно, за последние несколько десятков лет структура планктонных сообществ Черного и Азовского морей претерпела существенные изменения, что связано с вселением ряда чужеродных видов гребневиков и ракообразных на фоне влияния антропогенных и климатических факторов [153; 188].

Эти процессы, несомненно, отразились и на планктонных инфузориях. Однако в литературе содержится крайне мало информации о том, как менялась структура сообществ инфузорий в планктоне Черного и Азовского морей за последние 20 лет.

Кроме того, за последние годы были существенно пересмотрены принципы построения системы типа Ciliophora, что нашло отражение в новейших монографических сводках по систематике инфузорий в целом [68; 190] и тинтиннид в частности [78]. При этом, они практически не применялись в отношении черноморских и азовских тинтиннид.

Все это потребовало проведения специального изучения таксономического состава, особенностей экологии, хорологии и распространения тинтиннид Черного и Азовского морей.

Цель и задачи исследования. Цель работы – установить современное таксономическое разнообразие, особенности распространения, обилие и отдельные аспекты экологии тинтиннид Черного и Азовского морей.

Для реализации цели были поставлены следующие задачи:

1. Уточнить таксономический состав тинтиннид Черного и Азовского морей.
2. Провести анализ видовых комплексов тинтиннид ряда регионов Мирового океана, включая Черное и Азовское моря, оценить влияние абиотических факторов на видовой состав раковинных инфузорий.
3. Изучить видовой состав, обилие и таксономическую структуру тинтиннид в разных акваториях Черного и Азовского морей и связь этих показателей с абиотическими факторами.
4. Проследить долговременную и сезонную динамику обилия и таксономической структуры тинтиннид в Севастопольской бухте Черного моря.

Научная новизна. Впервые обобщены данные по видовому составу, показателям обилия и распространению тинтиннид в разных регионах Черного моря и в Азовском море. Показано, что таксономический состав этих раковинных инфузорий насчитывает 57 видов, относящихся к 19 родам и 11 семействам. Впервые в Черном море зарегистрировано 10 видов, 5 родов и 2 семейства, один вид описан как новый для науки.

Изучена толерантность по отношению к температуре и солености у 80 видов тинтиннид, на основании чего впервые получена экологическая классификация этих цилиат - по отношению к температуре и солености выделены 6 экологических групп. Впервые показано, что состав региональных видовых комплексов тинтиннид определяется сочетанием абиотических факторов среды, в частности, температуры и солености. На этой основе в Черном и Азовском морях были выделены 4 локальных видовых комплекса. Установлено, что наибольшее обилие тинтиннид характерно для Кавказского побережья Черного моря, тогда как в глубоководной части Черного моря эти показатели самые низкие.

Впервые в Севастопольской бухте проведены исследования долговременной и сезонной динамики тинтиннид. Показано, что плотность и биомасса тинтиннид

связаны с температурой воды. Впервые выделены сезонные видовые комплексы тинтиннид.

Теоретическое и практическое значение работы. Полученные в настоящей работе данные по распределению тинтиннид по разным региональным видовым комплексам могут быть использованы при изучении закономерностей распространения одноклеточных планктонных эукариот и формирования планктонных сообществ.

Данные по разнообразию и обилию раковинных инфузорий в Черном и Азовском морях, могут быть использованы в эколого-фаунистических и мониторинговых исследованиях, могут применяться при оценке динамики экологического состояния этих морей. Данные по обилию тинтиннид в разных регионах Черного моря и в Азовском море, его сезонной динамике могут быть использованы при продукционных исследованиях в указанных морях.

Методы исследования. Для исследования таксономического состава, обилия и биомассы тинтиннид использовались стандартные методики отбора, фиксации и микроскопирования планктонных проб. Параллельно измерялась температура и соленость воды сертифицированными гидрологическими приборами. Статистический анализ проводился с помощью пакета программ PAST 3.11: применялись методы базовой статистики, кластерный и корреляционный анализ, непараметрическое многомерное шкалирование (n-MDS). Оценка фаунистического сходства проводилась по индексу Чекановского-Сёренсена.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Видовой состав тинтиннид в разных регионах различается, в них формируются локальные видовые комплексы, состав которых определяется абиотическими факторами. В частности, тинтинниды Черного и Азовского морей распределены по четырем региональным видовым комплексам.

2. Изученные в настоящей работе виды тинтиннид могут быть классифицированы на экологические группы по отношению к температуре и солености.

3. Сезонные изменения таксономической структуры тинтиннид Севастопольской бухты связаны со сменой видовых комплексов, которые формируются на основе группы круглогодичных видов, к которой в отдельные сезоны присоединяются виды, приуроченные к этим сезонам.

Достоверность полученных результатов обеспечивается большим объемом собранного и обработанного материала (всего 1528 проб), использованием стандартных методов сбора, фиксации, микроскопического исследования (включающего таксономическое определение, измерение, подсчет количества и расчет объемов клеток, фото и видео фиксацию), применением параметрических и непараметрических методов статистической обработки данных с последующей интерпретацией результатов.

Апробация работы. Результаты исследований докладывались на отечественных и международных научных собраниях: международной научно-практической конференции молодых ученых «Понт Эвксинский -2000», (Севастополь, 16-18 мая 2000 г); международной конференция молодых ученых «Понт Эвксинский – II», посвященной проблемам экологии Азово-Черноморского бассейна, (Севастополь, 18-20 сентября 2001 г); юбилейной научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Биоразнообразие. Экология. Эволюция. Адаптация», посвященной 180-летию со дня рождения Л.С. Ценковского (Одесса, 28 марта – 1 апр. 2003 г.); всеукраинской научно-практической конференции молодых ученых по проблемам Черного и Азовского морей «Понт Эвксинский – IV» (Севастополь, 24-27 мая 2005 г.); международной научной конференции «Водная экология на заре XXI века», посвященной 100-летию члена-корреспондента АН СССР, профессора Г.Г. Винберга (Санкт-Петербург, 3-7 октября 2005 г.);

международной научной конференции «Проблемы биологической океанографии XXI века», посвященной 135-летию ИнБЮМ (Севастополь, 19-21 сент. 2006 г.); международной научно-практической конференции молодых ученых «Понт Эвксинский – V» по проблемам водных экосистем (Севастополь, 24-27 сент. 2007 г.); международной научно-практической конференции молодых ученых «Понт Эвксинский – VI» по проблемам Черного и Азовского морей (Севастополь, 23-27 сентября 2009); международной научно-практической конференции «Биоразнообразие и устойчивое развитие» (Симферополь, 19-22 мая 2010 г.); Международном форуме «Protist-2016» (Москва, 6-10 июня 2016 г.); Международном симпозиуме по морским и пресноводным исследованиям «MarFresh -2018» (Турция, Анталия, 18-21 октября 2018).

Личный вклад соискателя. Диссертантом проведен сбор, обработка и анализ проб, статистическая обработка, интерпретация результатов статистической обработки материала, сформулированы цели и задачи, выполнен анализ полученных материалов и сформулированы выводы.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 29 научных работ, в том числе 13 научных статей (из них 9 в изданиях, рекомендованных ВАК РФ и ВАК Украины (опубликованные до января 2015 г.) и 4 в зарубежных изданиях, входящих в Web of Science и SCOPUS), 3 раздела в коллективных монографиях, 10 тезисов, 1 раздел в электронном издании.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 5 разделов, заключения, выводов и списка использованных источников (258 работ, из них 68 отечественных и 190 иностранных). Работа изложена на 165 страницах машинописного текста, иллюстрирована 29 рисунками и 13 таблицами.

Благодарности. Автор выражает искреннюю благодарность научному руководителю, доктору биологических наук, **Довгалю Игорю Васильевичу**, за руководство на всех этапах работы. Автор глубоко признателен своим коллегам и

учителям: Ковалёву А.В., Поликарпову И.Г., Скрыбину В.А., Сабуровой М.А., Муханову В.С., Курилову А.В., Гаевской А.В., Самышеву Э.З., Акимовой О.А., Рыльковой О.А., Литвинюк Д.А., Ханайченко А.Н., Губановой А.Д., Манжос Л.А., Алтухову Д.А., Сахонь Е.Г., всему коллективу лаборатории микропланктона за помощь и поддержку на этапах сбора и обработки материала, за ценные советы и проработку идей, за понимание и родительскую заботу.

Автор выражает благодарность доктору Джону Ричарду Долану (John Richard Dolan, France) за помощь и консультации, а также коллективу американских ученых (Susan A. Smith, Wen Song, Weiwei Liu, George B. McManus и Luciana F. Santoferrara, USA) за плодотворное сотрудничество при описании нового вида тинтиннид.

Работа выполнялась в рамках госзадания ФГБУН ИМБИ им. А.О. Ковалевского РАН АААА-А18-118020790229-7, тема № 0828-2018-0005 «Структурно-функциональная организация, продуктивность и устойчивость морских пелагических экосистем», гранта РФФИ 14-45-01581 «Инвазия копеподы *Oithona davisae* в Черное море как фактор изменений в зоопланктоне и ихтиопланктоне прибрежных вод Крыма».

РАЗДЕЛ 1 РАЗНООБРАЗИЕ, ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ, ЭКОЛОГИИ И СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ ИНFUЗОРИЙ ОТРЯДА TINTINNIDA

1.1 Общая характеристика, разнообразие и систематика тинтиннид

Тинтинниды – группа планктонных инфузорий, для которых характерно наличие гиалиновой или агглютинированной (инкрустированной) раковины [186, 114]). Последняя представляет собой гиалиновую основу, к которой прикрепляются неорганические частицы, чешуйки кокколитофорин, створки диатомовых. Эти частички могут покрывать весь домик (роды *Tintinnopsis* Stein, 1867, *Tintinnidium* Kent, 1881, *Leprotintinnus* Jörgensen, 1899) или большую его часть (род *Codonellopsis* Jörgensen, 1924).

Раковинка тинтинниды имеет форму бокала или чаши. Передний край обычно обрамлен воротничком, который может быть перфорированный (*Dictyocysta* Ehrenberg, 1854), вывернутый наружу (*Salpingella* Jörgensen, 1924 и *Cyttarocylis* Fol, 1881) или суженный (*Codonella* Naeckel, 1873). Задний конец либо закругленный, либо снабжен хвостиком или стебельком. У некоторых тинтиннид задний конец открыт, а раковина представляет из себя трубку (*Leprotintinnus* Jörgensen, 1899, *Eutintinnus* Kofoid and Campbell, 1939). У тинтиннид родов *Nolaclusilis* Snyder et Brownlee, 1991 и *Dartintinnus* Smith et Santoferrara, 2018 устье раковины снабжено замыкающим аппаратом.

В качестве основных функций раковины тинтиннид обычно рассматриваются защита от хищников и повышение плавучести клетки, а также облегчение перемещений при вертикальных миграциях [73]. По нашему мнению [114], основная функция раковины – препятствие контакту эструсом или иных органелл захвата одноклеточных хищников или паразитов с клеточной мембраной инфузорий.

У некоторых видов тинтиннид известна способность продуцировать цисты покоя, которые известны примерно для 30 видов раковинных инфузорий [104; 112; 170; 168; 177; 203; 217; 218,]. Бóльшая часть цист обнаружена исследователями в

осадках [217; 218]. Также их регистрировали и в водной толще, но эти находки были, скорее случайными.

В культуре детально изучен жизненный цикл, включающий стадию цисты, у *Helicostomella subulata* (Ehrenberg, 1833) Paranjape, 1980 и *Favella taraikaensis* Hada, 1932 [169].

Цисты тинтиннид обычно остаются прикрепленными к стенке домика, поэтому их видовая идентификация более упрощена, в отличие от других простейших.

Рассматриваются две причины, по которым тинтинниды формируют цисты покоя: первая связана с ухудшением условий окружающей среды и способностью организма в стадии цисты переживать неблагоприятный период, сохраняя популяцию. Вторая – детерминирована генетическими механизмами, когда циста является обязательной частью жизненного цикла и направлена на обновление популяции после конъюгации [203].

Возможно, наличие цисты в жизненном цикле определяет неретическое распространение ряда тинтиннид.

Среди азово-черноморских тинтиннид цисты известны у *Stenosemella ventricosa* (Claparède et Lachmann, 1858), *Tintinnopsis beroidea* Stein, 1867, *T. campanula* Ehrenberg, 1840, *T. cylindrica* Daday, 1887, *T. compressa* Daday, 1887, *Helicostomella subulata* (Ehrenberg, 1833), *Favella ehrenbergii*, *Leprotintinnus pellucidus* (Cleve, 1899), *Eutintinnus lususundae* (Entz, 1885) и *E. tubulosus* (Ostenfeld, 1899).

Клеточное тело тинтинниды прикрепляется основанием к нижней части раковинки. Клетка тинтинниды имеет цилиндрическую или конусовидную форму, иногда очень вытянутую, очень сократимую. Перистомальная цилиатура представляет собой замкнутое кольцо мембранелл. Соматическая цилиатура имеется, но в отличие от безраковинных цилиат, она в значительной степени редуцирована, сохранена лишь в верхнем отделе, где расположены короткие прямые продольные

кинеты, играющие, вероятно, тигмотактическую (не локомоторную) роль; движение и питание обеспечивает кольцо околоротовых мембранелл [68; 89; 185; 187].

Тинтинниды – важные консументы второго порядка в океане, они играют роль трансформаторов вещества и энергии между микробным и метазойным сообществами и являются важным звеном в морских планктонных пищевых сетях [75; 90; 187; 242; 250]. Высокие скорости питания, роста и метаболизма обеспечивают тинтиннидам существенную функциональную значимость в пищевых цепях. Демонстрируя темпы размножения, достигающие от 2 до 3 поколений в день в прибрежных водах [90; 160; 241; 253; 254], они могут потреблять до 41% суточного хлорофилла А [92], а годовое потребление его превышает 62% от общей продукции хлорофилла А [252].

Раковинные инфузории часто упоминаются как важные потребители детрита, пикопланктона, бактериопланктона, а также автотрофного и гетеротрофного нанопланктона [29; 159]. Более того, тинтинниды могут также потреблять микропланктонных диатомовых и динофлагеллят [251]. Кроме того, они используют в качестве корма и одноклеточный микропланктон: нанофлагеллят, цианобактерий и бактерий.

Тинтинниды также могут питаться другими, более мелкими тинтиннидами. Например, представители рода *Favella* Jörgensen, 1924 охотятся на более мелких тинтиннид рода *Tintinnopsis* так же охотно, как на динофлагеллят и беспанцирных инфузорий [112; 219; 251].

Сами же тинтинниды представляют важный сезонный пищевой ресурс для Омикро-, мезо- и макрозоопланктона. Гетеротрофные динофлагелляты, такие как *Noctiluca scintillans* (Macartney, 1810), например, питаются тинтиннидами [140; 227], (собственные наблюдения). Некоторые миксотрофные динофлагелляты, включая *Ceratium furca* (Ehrenberg, 1836) и *Gyrodinium instriatum* Freudenthal & J.J. Lee, 1963 поглощают тинтиннид без раковинки. Было замечено, что *G. instriatum* перед тем, как съесть крупную тинтинниду, извлекает ее из раковинки [235; 248]. Так как многие

динофлагелляты не заглатывают раковинки, их хищничество по отношению к тинтиннидам доказать сложно.

В дополнение к традиционным хищникам, у тинтиннид есть динофлагелляты-эктопаразиты рода *Duboscquella* Chatton, 1920 и *Tintinnophagus* Coats, 2010.

В тропических районах океана на тинтиннид охотятся радиолярии, акантарии и фораминиферы [96; 97; 244]. Они также составляют важный пищевой ресурс для каляноидных копепод, эуфаузид, некоторых личинок ракообразных (Mysidacea, Decapoda, Penaeidea, Caridea), личинок рыб, хетогнат [27; 45; 198; 211].

Таким образом, тинтинниды, несомненно, представляют важный компонент пелагиали, выполняющий существенную роль в трансформации энергии с нижних на более высокие трофические уровни.

Первые сведения о тинтиннидах были отрывочными, о них вскользь упоминалось в работах конца 18-го – начала 19-го веков [115; 116; 199; 229,]. При этом тинтиннид относили к разным группам инфузорий, например, к раковинным перитрихам.

Впервые тинтиннид объединили в одном таксоне - семействе Tintinnoidea Claparède et Lachmann, 1859, Э. Клапаред и Й. Лахманн (Claparède and Lachmann, 1859), которые описали морфологию и экологию 17 известных на тот момент видов, которые были перемещены в один род *Tintinnus* Shrank, 1803. Эти же авторы отметили тот факт, что плотность и разнообразие тинтиннид в море гораздо выше, чем в пресной воде.

Возможно поэтому большинство исследований тинтиннид в 19-м столетии было посвящено морским представителям группы [112].

Первую статью, посвященную исключительно тинтиннидам, опубликовал Э. Геккель в 1873 году [156]. Он не только описал новые виды с побережья Италии у Мессины и Ланзароте (Канарские острова), но также указал на развитие и выход, как

он думал, репродуктивных спор. На самом деле это было первое наблюдение паразитов тинтиннид.

Несколько лет спустя появились работы Г. Фоля [137; 138; 139] по бухте Вильфранша (Франция), включающие исследования химической природы раковинки и описание нескольких новых видов. За этими заметками последовали серия работ Г. Энтза [120; 121], в которых содержалась информация об 11 видах, 6 из которых были описаны впервые, и Э. Дэдэи [102; 103].

Работа Э. Дэдэи [103] является первой морфологической сводкой по тинтиннидам, она включает сведения о 70 видах, в том числе первые определительные таблицы. Э. Дэдэи использовал в качестве таксономических признаков особенности анатомии и морфометрии этих цилиат, а также обсуждал малоизученные в то время вопросы их физиологии и биогеографии.

Детали питания, а также тонкого строения раковинки тинтиннид не были известны вплоть до начала 20-го столетия, вероятно потому, что содержать этих цилиат в культуре в лабораторных условиях довольно трудно. Только в 1908 году Э. Фор-Фремье [123] опубликовал обширную работу, посвященную строению *Eutintinnus inquilinum* Müller, 1776, указанную в работе под названием *Tintinnidium inquilinum*. Следом, в 1909 году Г. Энтз [122] указал, что стенки раковинки некоторых видов тинтиннид, в частности, *Favella ehrenbergii* Claparede et Lachmann, 1859, представляют собой структуру из мельчайших шестигранных секций.

В конце 19-го, начале 20-го века состоялась серия крупных морских экспедиций, на результатах которых базируются основные публикации, в частности монографии, по тинтиннидам, где больше внимания уделяется изучению таксономии группы и оценке роли тинтиннид в морских экосистемах. Так, монография К. Брандта [87; 88] написана по результатам Немецкой планктонной экспедиции 1899 года, Х. Лаакманн [183; 184] написал свой отчет по данным Южной немецкой полярной экспедиции 1901-1903 гг., А. Мунье [194] – после Арктической экспедиции 1907 года,

Е. Йоргенсен [166] – по итогам датской экспедиции по Средиземному морю 1908-1910 гг.

Следует отметить фундаментальные работы Ч. Кофоида и А. Кембелла, основанные на материалах американской экспедиции в Восточную Пацифику 1904-1905 гг. Первая из этих работ включает краткие описания различных видов тинтиннид и их таксономическую ревизию. К этому времени в литературе насчитывалось более 1750 различных форм тинтиннид, описанных как виды, подвиды и вариететы. В результате ревизии собственных и литературных данных, список видов был сокращен авторами до 705 видов, отнесенных к 51 роду. При этом все видовые диагнозы базировались на морфологии раковинки [173].

Несколькими годами позже авторы опубликовали вторую работу, которая была посвящена исключительно тинтиннидам, собранным во время их тихоокеанской экспедиции [174]. В этой монографии авторы провели систематическую ревизию на родовом уровне, а также описали несколько новых видов. В результате, по их данным, итоговый список составил 726 видов тинтиннид [174].

В числе других важных исследований первой половины 20-го века следует упомянуть работы Й. Хада [154; 155], выполненные по результатам нескольких экспедиций в водах Японии и Юго-западной Пацифики (включая район Большого барьерного рифа). В этих сводках представлены 88 видов и 13 вариететов, а также данные по экологии и географическому распространению тинтиннид.

В 1943 году Г. Уолес [255] опубликовал определитель инфузорий тихоокеанского побережья Канады, в том числе включающий 47 видов из 11 родов и 9 семейств тинтиннид.

Во второй половине 20-го века, преимущественно в 60-70-е годы, исследования тинтиннид были акцентированы в основном на изучении роли этих цилиат в планктонных пищевых сетях.

Следует отметить, что ранее тинтиннид и других мелких протистов не считали достаточно важным компонентом в пищевых цепях, их роль недооценивалась, так как они не в полной мере улавливались планктонной сетью [84; 158].

Только в конце 60-х годов 20-го века Дж. Райзер [220] отметил, что микрозоопланктон играет важную экологическую роль и представляет несомненный интерес. Такие группы как радиолярии, фораминиферы, тинтинниды и др., являющиеся первичными консументами, могут достигать в планктоне высокой плотности. Именно в это время микрозоопланктон занял ключевое место в исследованиях морских пищевых сетей.

Так К. Голд с соавторами [145; 146; 147; 148; 149; 150; 151; 152] опубликовали серию работ с результатами лабораторных (на культурах) и природных (в прибрежных сообществах) экспериментов. Эти исследования, а также работы других авторов [160; 161; 162; 214; 215; 239] показали существенную роль микрозоопланктона в планктонных сообществах, в которых тинтинниды оказались важным компонентом, демонстрируя высокие темпы роста численности при питании нанопланктоном. Аналогичные выводы были сделаны Т. Фенчелем [124; 125; 126; 127], который установил, что потребление гетеротрофного наннопланктона тинтиннидами гораздо существеннее, чем потребление бактерий, как компонента «микробной петли».

К концу 20-го века бóльшее внимание начали уделять вопросам разнообразия и распространения тинтиннид, а также их таксономии и филогении [70; 76; 129; 130; 131; 141; 179; 232; 245].

Так, в 1993 году К. Пирс и Ж. Тёрнер [212] проанализировали всю имеющуюся в доступности литературу по биогеографии тинтиннид. В результате была составлена подробная карта географического распределения родов тинтиннид в Мировом океане. Авторам удалось разделить тинтиннид на несколько групп по типу их распределения: космополиты, тепловодные, неретичские, бореальные, роды тропической Пацифики

и южноокеанические роды (Антарктический сектор). Однако, в этом анализе не представлены черноморские и азовские тинтинниды.

В 1997 году вышла в свет монография Г. Пэлмера [207], в которой он представил детальный обзор тинтиннид с элементами их биогеографии в бореальной Атлантике, Индийском океане, Средиземном, Карибском и Красном морях. Этот автор привел список из 246 видов, относящихся к 12 родам и 15 семействам. В данном обзоре были описаны 11 новых видов из 9 родов и 1 новый род тинтиннид.

В сводке В. Алдер 1999 года, вошедшей в состав крупного атласа по зоопланктону южной Атлантики [75], указано географическое распределение 129 видов из 41 рода тинтиннид в акватории данного региона, включая субантарктический и антарктический секторы. Представлено описание каждого вида с учетом внутривидовой морфологической изменчивости раковинки. Сводка снабжена большим количеством рисунков раковинок, построены их вариационные ряды.

Л. Фернандес [129; 130; 131] привел данные по таксономии, вертикальному и горизонтальному распределению тинтиннид (84 вида, 33 рода, 13 семейств) в бразильской части юго-западной Атлантики, включая субантарктический и антарктический сектор.

Ф. Аль-Ямани и В. Скрыбин [76] изучали тинтиннид Кувейтского залива. Результатом этих исследований в 2006 году стала монография, в которой авторами описано 7 новых видов тинтиннид. Работа сопровождается большим количеством фотографий и рисунков тинтиннид, обнаруженных в водах Кувейта. Всего в работе представлено 55 видов из 13 родов и 8 семейств.

Несомненный интерес представляет монография М. Аббуд-Аби Сааб [70], в которой опубликованы результаты многолетних (1979-2008 гг.) исследований тинтиннид восточной части Средиземного моря в районе Ливана. Сводка содержит информацию о морфологии, биологии и экологии раковинных инфузорий достаточно подробно изучено их сезонное, горизонтальное и вертикальное распределение. Всего

в работе представлено 117 видов из 39 родов и 12 семейств (плюс 33 неопределенных таксона). Таксономия тинтиннид в данном обзоре представлена согласно системы Ч. Кофоида и А. Кемпбелла [174] и основана на морфологии раковинки. Работа снабжена большим количеством фотографий, выполненных как с помощью светового, так и с помощью сканирующего электронного микроскопа [70].

Ф. Кршинич в 2010 году выпустил обширную монографию в двух томах по биологии, экологии, биогеографии и таксономии тинтиннид Адриатического моря [178; 179]. Данный обзор явился результатом многолетних исследований всех экологических зон моря, включая бухты и эстуарии. Автор указал для данного региона 101 вид из 44 родов и 12 семейств тинтиннид, из которых подавляющее большинство (80%) -это океанические виды. Только 4 вида были неретическими и 17 видов эстуарными.

Существенный вклад в изучение тинтиннид внесли Дж. Долан с соавторами, опубликовавшие серию работ, посвященных биологии, экологии, взаимодействию тинтиннид с другими компонентами планктонного сообщества и их пространственному распределению в Средиземном море и других бассейнах Мирового океана [95;108; 109; 110].

Значительным шагом вперед при изучении тинтиннид стало применение методов импрегнации их инфрацилиатуры солями серебра, что позволило вывести таксономию на качественно новый уровень и улучшить диагностику видов. Начиная с 1950-х годов методы импрегнации инфузорий постоянно совершенствуются. Данной проблематике посвящено большое количество работ [132; 133; 172; 182; 191; 197; 231; 233; 246].

В этой связи необходимо упомянуть работу А.В. Янковского [68], посвященную таксономии цилиат, в том числе тинтиннид. В данной работе представлены типовые виды всех родов и детали строения цилиатуры многих видов. И хотя А.В. Янковский использовал собственную систему, основанную на строении оральной

инфрацилиатуры, данная сводка является одним из наиболее важных источников информации о тонкой структуре ресничного аппарата цилиат [68].

Последнее время характеризуется стремительным развитием методов генетического анализа, позволяющего более точно ответить на вопросы о родстве между таксонами.

В этом отношении показательной является монография Д. Линна [190], в которой система инфузорий, в отличие от упомянутой выше работы А.В. Янковского [68], построена на основании молекулярно-генетических данных и морфологии соматической (а не околоротовой) инфрацилиатуры. В данной работе представлена обширная историческая справка становления современной системы инфузорий.

В этой работе история развития системы типа *Ciliophora* Doflein, 1901 подразделена на пять периодов, в каждый из которых доминировали определенные методические подходы и, соответственно, разные принципы построения системы.

Первый период (с 1880-го до 1930-го года), названный периодом открытий, ознаменован сбором и описанием большого числа новых видов инфузорий при помощи световой микроскопии, которая позволила отнести все изучаемые объекты к нескольким крупным таксонам. Однако ограниченные возможности оптики не позволяли более детально изучить строение клеток.

В этот период видовые диагнозы тинтиннид были основаны на характеристиках раковинки и ротовой цилиатуре.

Следующий этап в книге Д. Линна назван периодом разработки (с 1930 до 1950 года).

К этому времени был накоплен обширный фактический материал, который требовал упорядочения. В этот период в основном проводились таксономические ревизии разных таксонов инфузорий, в том числе переописания ранее открытых видов инфузорий. Однако общие принципы построения системы цилиат оставались неизменными.

Здесь следует отметить такие работы как включающий тинтиннид определитель А. Каля [167] и работы Ч. Кофоид и К. Кемпбелла [91; 173; 174]. В упомянутых сводках систематическая ревизия в основном была выполнена на видовом и родовом уровне и основывалась на анализе морфологии раковинки.

Тем не менее, система Ч. Кофоид и К. Кемпбелла до сих пор является основой для последующих ревизий. В трактовке этих авторов отряд *Tintinnida* Kofoid and Campbell, 1929 включал 13 семейств, 64 рода и 750 видов [174].

Начиная с 1950-х годов наступил период инфрацилиатуры (с 1950-го до 1970-го года), который характеризуется Д. Линном как большой шаг вперед в изучении строения ресничного аппарата инфузорий, с добавлением важных таксономических признаков, позволивших значительно усовершенствовать систематику, благодаря методам импрегнации серебром. Следует отметить, что данный методический подход позволяет изучать строение не только оральной, но и соматической цилиатуры, что существенно дополнило информацию, полезную для построения системы.

С периодом ультраструктуры (с 1970-го до 1990-го) связано активное применение в изучении цилиат электронной микроскопии, которая позволяет детально изучать клеточные органеллы и мелкие поверхностные структуры [213].

На этой основе была построена система типа Дж. Корлисса [101], которая была наиболее употребима до 90-х годов 20 века. Тем не менее и на этапе ультраструктуры основной для систематики инфузорий оставалась морфология ротового аппарата.

В частности, в атласе простейших Ю. Смолла и Д. Линна [234] кольцевые и С-образные компоновки адоральных (околоротовых) мембранелл использовались в качестве основной таксономической характеристики при выделении тинтиннид в отдельный подкласс *Choreotrichia* Small et Lynn, 1985 класса *Spirotrichea* Bütschli, 1889.

Современный этап развития систематики инфузорий (с 1990-го года по настоящее время) Д. Линн назвал периодом уточнения [190].

Данный период в первую очередь характеризуется активным использованием методов секвенирования для определения родства между таксонами и последующего построения филогенетических деревьев. Последующие ревизии системы инфузорий проводились уже на базе этих данных.

Это привело и к пересмотру морфологических основ построения системы цилиат. Как постулировал Д. Линн [190], соматические структуры инфузорий являются более эволюционно консервативными, чем ротовые, которые, по данным молекулярной генетики, сформировались у разных групп цилиат параллельно и независимо. Соответственно, наряду с анализом геномов, основу для построения системы инфузорий составляет уже морфология соматической цилиатуры. Это не означает, что морфология ротового ресничного аппарата полностью утратила свое значение. Однако она теперь применима для различения таксонов более низких рангов – семейств, родов или видов.

Применение таких технологий в отношении тинтиннид позволило выявить высокую генетическую гетерогенность у схожих морфотипов тинтиннид [237]. Это привело к выводу, что тип раковинки не может быть основой для выводов о филогенетических отношениях в пределах Tintinnida и, соответственно, построения системы группы.

Тем не менее, современный молекулярный анализ позволил уточнить классификацию, основанную на форме раковинки [74; 78].

В частности, этот подход позволил группе авторов [78] описать новое семейство Eutintinnidae Bachy, Gómez, López-Garsía, Dolan et Moreira, 2012.

Современные методы молекулярного анализа существенно дополнили и позволили частично уточнить устаревшую классификацию тинтиннид, основанную на форме раковинки [74]. При этом, максимального эффекта исследователи добиваются, используя в комплексе молекулярные и морфологические данные [71; 78; 171; 222; 223; 224; 225; 226; 257]. Наиболее значимой и полной является обзорная

работа группы протистологов под руководством Джона Долана [112]. Она включает современные методы идентификации, диагностики тинтиннид и итоги многолетних исследований данного вопроса.

Таким образом, в настоящее время систематика тинтиннид базируется на трех подходах: морфологии раковинки, организации соматической и ротовой цилиатуры и молекулярной филогенетике.

В системе инфузорий Д. Линна [190] тинтинниды в ранге отряда включены в состав подтипа *Intramacronucleata* Lynn, 1996.

Систематическое положение и система группы, с учетом последних ревизий [78; 190], выглядят следующим образом:

Тип Ciliophora

Подтип *Intramacronucleata* Lynn, 1996

Класс *Spirotrichea* Bütschli, 1889

Подкласс *Choreotrichia* Smal et Lynn, 1985

Отряд *Tintinnida* Kofoid and Campbell, 1929

Семейство *Ascampbelliellidae* Corliss, 1960

Семейство *Codonellidae* Kent, 1881

Семейство *Codonellopsidae* Kofoid and Campbell, 1929

Семейство *Cyttarocylididae* Kofoid and Campbell, 1939

Семейство *Dictyocystidae* Haeckel, 1873

Семейство *Epiplocylididae* Kofoid and Campbell, 1939

Семейство *Metacylididae* Kofoid and Campbell, 1929

Семейство *Nolaclusiliidae* Sniezek, Capriulo, Smal, et Russo, 1991

Семейство *Petalotrichidae* Kofoid and Campbell, 1929

Семейство *Ptychocylididae* Kofoid and Campbell, 1929

Семейство *Rhabdonellidae* Kofoid and Campbell, 1929

Семейство *Tintinnidae* Claparede et Lachmann, 1859

Семейство Tintinnidiidae Kofoed and Campbell, 1929

Семейство Eutintinnidae Bachy, Gómez, López-García, Dolan et Moreira, 2012

Семейство Undellidae Kofoed and Campbell, 1929

Семейство Xystonellidae Kofoed and Campbell, 1929

Таким образом, в настоящее время отряд Tintinnida включает 16 семейств и 138 родов, из которых 65 ископаемых и 73 рецентных. Точное количество видов отличается у разных авторов из-за нерешенных проблем в синонимии. В частности, В. Чанг с соавторами [258] насчитывают 954 вида из которых 925 обитают в морях, а 29 являются пресноводными.

1.2 Особенности распространения тинтиннид и его связь с экологическими факторами

Согласно данным Р. Пирса и Ж. Тернера [212] и Д. Долана с соавторами [111], по особенностям распространения роды тинтиннид могут быть отнесены к следующим группам: космополитические, неритические, тепловодные, бореальные и южно-полярные.

Космополитические роды. К космополитам отнесены те роды, которые содержат виды, зарегистрированные от Арктики до Южного океана, без ограничения прибрежными водами: *Acanthostomella*, *Amphorellopsis*, *Amphorides*, *Codonella*, *Codonellopsis*, *Coxliella*, *Dictiocysta*, *Epyrocylis*, *Eutintinnus*, *Ormosella*, *Parundella*, *Protorhabdonella*, *Salpingacanta*, *Salpingella*, *Stenstrupiella*, *Undella*.

У представителей большинства этих родов имеется чисто гиалиновая раковинка. Исключение составляют роды *Acanthostomella*, *Dictyocysta*, *Codonella* и *Codonellopsis*. Частишки, используемые этими видами для агглютинации, являются в основном, элементами скелета диатомовых и кокколитофорид, которые также широко распространены в пелагиали.

Неретические роды. К неретическим авторы отнесли 8 родов, содержащих виды, которые приурочены к прибрежным водам. Это наиболее широко известные формы, так как большинство полевых работ сфокусированы именно в прибрежных районах и в большинстве лабораторных исследований использованы именно эти прибрежные виды.

Виды из неретических родов имеют как агглютинированные (*Tintinnopsis*, *Tintinnidium*, *Stenosemella*, *Leptotintinnus*, *Stylicaudata*), так и гиалиновые прозрачные (*Metacylis*, *Helicostomella*, *Favella*) раковинки. Размерный состав видов также очень разнообразный и включает как наиболее крупные виды (рода *Favella*), так и наиболее мелкие (*Tintinnopsis minuta*).

Для видов из родов *Favella*, *Helicostomella* и *Leptotintinnus* характерно наличие цист [217], видимо, стадия цисты – очень важный компонент в их жизненном цикле, что также ограничивает их распространение прибрежными водами.

Теплолюбивые роды. Теплолюбивые роды отмечены как в прибрежных, так и открытых водах по всему Мировому океану. Эта группа отличается от космополитов только тем, что виды этих родов отсутствуют в субполярных и полярных регионах. Это самая большая группа по числу родов и видов. Ни один из родов не содержит виды с инкрустированной раковинкой.

К теплолюбивым относятся следующие роды: *Amplectella*, *Ascampbelliella*, *Brandtiella*, *Canthariella*, *Climatocylis*, *Codonaria*, *Cyttarocylis*, *Dadayiella*, *Daturella*, *Epicancella*, *Epicranella*, *Epiplocyloides*, *Epiorella*, *Epirhabdonella*, *Petalotricha*, *Poroecus*, *Rhabdonella*, *Rhabdonellopsis*, *Rhabdosella*, *Stelidiella*, *Undellopsis*, *Xistonella*, *Xistonellopsis*.

Бореальные роды. Распределение 2 родов *Parafavella* и *Ptychocylis* ограничено арктическими и субарктическими водами. Оба эти рода включают относительно крупные, хищные виды.

Южно-полярные роды. Распространение двух родов, *Cymatocylis* и *Laackmaniella* ограничено антарктическими и субантарктическими водами.

Таким образом, тинтинниды являются широко распространенной группой планктонных организмов. Однако представители только части родов могут быть отнесены к космополитам. Распространение других родов и видов лимитируется экологическими факторами.

Среди наиболее важных факторов, определяющих хорологию тинтиннид указывают температуру [112].

Несомненно, что некоторые виды способны адаптироваться к локальным условиям окружающей среды, но существуют пороговые значения температуры, при которых некоторые виды тинтиннид существовать уже не могут. Ниже критической температуры реакции замедляются до такой степени, что скорости движения, питания и роста быстро уменьшаются [112]. Сезонный характер смены видов в бореальных областях также в немалой степени обусловлен температурой.

Однако практически не существует специальных исследований по влиянию температуры на распространение и развитие отдельных видов тинтиннид.

Единственная работа, в которой изучали влияние активной реакции среды на *Favella ehrenbergii* [208] демонстрирует, что pH = 8,8 летальна для этого вида тинтиннид. Стоит отметить, что этот абиотический фактор в последние годы приобретает огромное значение. Считается [164], что общее повышение кислотности океана может повлиять на способность тинтиннид строить раковинки. Особенно это касается видов, использующих для агглютинации известковые частички раковин других планктонных организмов, в частности, кокколиты.

Следует отметить, что существует крайне мало данных по влиянию солености на тинтиннид. Так, в лабораторных исследованиях П. Джонссон [165] обнаружил, что некоторые тинтинниды не чувствительны к изменениям солености на величину от 4

до 6‰. Д. Стокер с соавторами [242] также не обнаружил связи между изменением солености и пространственным распределением *Favella* sp.

В литературных источниках, посвященных гиперсоленым лиманам Средиземного моря (соленость от 40 до 60 ‰), указаны тинтинниды, в том числе 11 видов, обитающих в Черном и Азовском морях: *Amphorellopsis acuta*, *Eutintinnus lusundae*, *Favella ehrenbergii*, *Metacylis mereschkovskii*, *Stenosemella nivalis*, *Tintinnopsis beroidea*, *T. campanula*, *T. cylindrica*, *T. kofoidi*, *T. lobiancoi*, *T. tocantinensis* [117; 118; 119; 192,].

Исследования влияния освещенности на тинтиннид показали, что на свету у этих цилиат отмечаются более высокие скорости роста и потребления пищевых частиц [240, 243]. Увеличение темпов роста может быть просто функцией интенсивности питания, а может, по мнению С. Строма [243] являться следствием неких физиологических изменений, происходящих на свету, которые могут улучшить пищеварение и, таким образом, также улучшить рост.

1.3 Состояние изученности тинтиннид Черного и Азовского морей

Изучение группы в Черном и Азовском морях началось в конце 19-го века с работ В.Н. Ульянина [65], К.С. Мережковского [40], Ю.И. Андрусовой [1], С.М. Переяславцевой [53], Р. Минкевича [41], указания на находки тинтиннид есть в работах Б. Гейнемана [16], С.А. Зернова [26]. Систематика этой группы простейших в то время была мало разработана, синонимия очень запутанна, в большинстве работ приводились лишь списки найденных форм, очень редко сопровождавшиеся описаниями и рисунками.

Первой специальной сводкой, посвященной тинтиннидам была работа Л.Л. Россолимо [59], в которой за основу была принята система К. Брандта [87; 88]. В этой работе были подробно охарактеризованы 23 вида.

Также следует отметить работу М.А. Долгопольской по инфузориям акватории Карадагской биологической станции [19], в которой уже использовалась более современная классификация тинтиннид К.А. Кофоиды и А.С. Кемпбелла [173]. В данной работе представлен список из 24 видов раковинных инфузорий и данные по их вертикальному распределению и сезонной динамике.

Изучению тинтиннид румынского побережья посвящена работа А. Петран [210], содержащая описание восьми видов и одного варийета.

Для планктона Азовского моря тинтинниды указываются в работах Ф.Д. Мордухай-Болтовского [42; 43], Г.К. Пицыка и А.Н. Новожиловой [55], М.А. Долгопольской и В.Л. Паули [20].

Стоит отметить обзорную статью Г.Н. Гассовского [15], в которой указаны 42 вида тинтиннид. Из них 3 вида (*Leptotintinnus botnica* Nordf., *L. pellucidus* Cleve, *Urnulla* sp.) - из Азовского моря, 2 вида (*Tintinnidium fluviale* и *Strombidinopsis gyrans* = *T. ranunculi* Penard) – пресноводные.

Часть приведенных Г.Н. Гассовским названий, вероятно, являются синонимами.

Среди отечественных авторов нужно отметить Т.В. Павловскую, которая в экспериментальных исследованиях установила, что Tintinnoidea, так же, как и другие планктонные инфузории, могут, в условиях оптимальных концентраций корма, выедать за сутки в среднем 270 % от веса своего тела [49; 50].

Наиболее полные и обобщенные сведения о подотряде Tintinnoinea Черного и Азовского морей представлены в работах О.М. Морозовской [44; 45]. Также В 1968 году в определитель фауны Черного и Азовского морей была включена определительная таблица раковинных инфузорий, составленная А. Петран и насчитывающая 25 видов тинтиннид [54].

В более ранней работе О.М. Морозовской [44] вид *Tintinnus botnica* Nordquist из сводки Россоломо [59] переопределен как *Tintinnopsis kofoidi* Hada, 1932. Также в данной работе был описан новый для науки вид *Tintinnopsis rossolimi* Morozovskaya,

1968, а полиморфный вид *Metacylis mediterranea* Jörgensen, 1924 с варитетами (var. *pontica*, var. *neapolitana* и var. *longa*, указанными для Черного моря [59], отнесен автором к двум самостоятельным видам - *M. merschowskii* Kofoed and Campbell, 1929 и *M. jorgensenii* (Cleve, 1902).

В эколого-систематическом очерке О.М. Морозовской [45] насчитываются 22 вида и 1 варитет тинтиннид, относящиеся к 8 родам и 6 семействам. Автор указала, что в Черном море наиболее представлено семейство Codonellidae с родом *Tintinnopsis*, включающим 12 видов в основном из опресненных районов. Изучение материалов, относящихся к роду *Coxiella* позволило установить неправомерность перемещения *Coxiella helix* var. *cochleata* в род *Tintinnopsis*. Впервые для фауны Черного моря были указаны *T. compressa* и *T. urnula*. В другой работе данного автора [44] проведено сравнение своего списка со списком А. Петран.

С начала семидесятых годов морские биологические исследования выходят на качественно новый уровень. На первый план выступает экологический подход к изучению всех компонентов экосистемы. Главная задача исследователей в этот период - определить роль и место той или иной группы организмов в трофических сетях. Плотность, биомасса, скорость размножения, пищевые спектры становятся основными объектами изучения.

Первые данные по открытой части Чёрного моря приводятся в работе Н. В. Мамаевой [39], где она, в составе списка микрозоопланктона, указала 8 видов тинтиннид с их средними весами. Только в этом списке указан вид тинтиннид *Parafavella denticulata* Claparede et Lachmann, 1859.

Эпизодические упоминания о тех или других черноморских видах можно отыскать в работах Т.В. Павловской [51], Н. И. Туманцевой [64], где тинтинниды обсуждаются как составная часть сообщества инфузорий.

В работе Ю.А. Загородней [21] и коллективной монографии, написанной по результатам экспедиционных исследований в Черном море [48], представлен список

из 18 видов черноморских тинтиннид. В данных работах проанализировано пространственное распределение раковинных инфузорий в различных частях моря и на различных горизонтах.

В работе Р.П. Детчевой [106], посвященной болгарской фауне, список черноморских тинтиннид насчитывает 15 таксонов видового ранга. При этом, только девять из них идентифицированы до вида, два из которых (*Tintinnidium fluviatile* Stein, 1863 и *Codonella cratera* Ledy, 1887) являются пресноводными. В этой работе единственный раз для Черного моря упоминается находка неопределенного до вида представителя рода *Codonellopsis* Jorgensen, 1924.

Среди недавних исследований черноморских и азовских тинтиннид следует отметить работы А.В. Курилова, проводившего исследования инфузорий в Одесском заливе и лиманах Одесской области [35; 36; 37], Ж. П. Селифоновой, изучающей микрозоопланктон в районе Новороссийска и побережья Кавказа [60; 61; 230] и К.В. Крениной, изучающей инфузорий Азовского моря [32; 33; 34; 176]. Так, Ж. П. Селифонова впервые зарегистрировала в Кавказском побережье Черного моря следующие чужеродные виды тинтиннид: *Amphorellopsis acuta* и *Tintinnopsis tocantinensis* [60; 61]. Также были опубликованы данные об обнаружении еще трёх видов, новых для данного региона, ранее зарегистрированных нами в побережье Крыма [230]. Однако, сведения о видах, найденных во время наших исследований, будут приведены в последующих разделах.

К.В. Кренина в Азовском море зарегистрировала 11 видов тинтиннид, три из которых (*E. lususundae*, *E. pectinus* Kofoed, 1905, *T. tocantinensis*) – новые для Азовского моря. При этом, автор свела в синонимы некоторые виды рода *Tintinnopsis* [32; 33; 34; 176].

Литературных данных по изучению тинтиннид в турецких водах немного, все они представляют результаты исследований планктона на полигоне в Синопском заливе [86; 175; 202; 247]. В обзорной статье, содержащей список тинтиннид из всех

морей, омывающих Турцию [83], насчитывается 23 вида, обнаруженных турецкими исследователями в Черном море. Согласно представленному списку, видовой состав в этой части Черного моря существенно отличается от списков из других районов. Так, 10 из 23 видов, указанных для турецкого сектора, ранее в Черном море не отмечались (*Codonella aspera* Kofoid and Campbell, 1929, *Codonellopsis morchella* Jörgensen, 1924, *Cyttarocyclus ampulla* Bachy et al., 2012, *Dictyocysta mitra* Haeckel, 1873, *Favella azorica* Jörgensen, 1924, *F. campanula* Jörgensen, 1924, *F. serrata* Jörgensen, 1924, *Tintinnopsis radix* Imhof, 1886, *T. strigosa* Meunier, 1919, *Xystonella lohmanni* Kofoid and Campbell, 1929).

Таким образом, по литературным данным (без учета наших находок), список тинтиннид Черного и Азовского морей насчитывает 48 видов, относящийся к 15 родам и 10 семействам. В Азовском море зафиксировано 19 видов, а в Черном – 44 вида (таблица 1.1).

Таблица 1.1 - Видовой состав тинтиннид Черного и Азовского морей (по литературным данным)

	Виды	Черное море	Азовское море
1.	<i>Amphorellopsis acuta</i> Schmidt, 1901	+	-
2.	<i>Codonella aspera</i> Kofoid and Campbell, 1929	+	-
3.	<i>Codonella cratera</i> Ledy, 1887	+	-
4.	<i>Codonella lagenula</i> Claparede et Lachmann, 1859	+	-
5.	<i>Codonellopsis morchella</i> Jörgensen, 1924	+	-
6.	<i>Codonellopsis sp.</i>	+	-
7.	<i>Cyttarocyclus ampulla</i> Bachy et al., 2012	+	-
8.	<i>Dictyocysta mitra</i> Haeckel, 1873	+	-
9.	<i>Eutintinnus lususundae</i> Entz, 1885	-	+
10.	<i>Eutintinnus pectinis</i> Kofoid and Campbell, 1929	-	+
11.	<i>Favella azorica</i> Jörgensen, 1924	+	-
12.	<i>Favella campanula</i> Jörgensen, 1924	+	-
13.	<i>Favella ehrenbergii</i> Claparede et Lachmann, 1859	+	-
14.	<i>Favella serrata</i> Jörgensen, 1924	+	-

Продолжение таблицы 1.1

	Виды	Черное море	Азовское море
15.	<i>Helicostomella subulata</i> Jörgensen, 1924	+	-
16.	<i>Leprotintinnus bottnicus</i> Jöergensen, 1900	-	+
17.	<i>Leprotintinnus pellucidum</i> (Cleve, 1899)	-	+
18.	<i>Metacylis jörgensenii</i> Kofoid and Campbell, 1929	+	-
19.	<i>Metacylis mediterranea</i> Jörgensen, 1924	+	-
20.	<i>Metacylis mereschkovskii</i> Kofoid and Camp., 1929	+	-
21.	<i>Parafavella denticulata</i> Clap. et Lach., 1858.	+	-
22.	<i>Stenosemella nivalis</i> (Meunier, 1910)	+	-
23.	<i>Stenosemella ventricosa</i> Claparede et Lach., 1859	+	-
24.	<i>Tintinnidium fluviatile</i> Stein, 1863	+	-
25.	<i>Tintinnidium mucicola</i> Daday, 1887	+	-
26.	<i>Tintinnopsis baltica</i> Brandt, 1896	+	+
27.	<i>Tintinnopsis beroidea</i> Entz, 1884	+	+
28.	<i>Tintinnopsis campanula</i> Ehrenberg, 1840	+	-
29.	<i>Tintinnopsis compressa</i> Daday, 1887	+	-
30.	<i>Tintinnopsis cylindrica</i> Daday, 1886	+	+
31.	<i>Tintinnopsis davidovi</i> Daday, 1886	+	+
32.	<i>Tintinnopsis directa</i> Hada, 1964	+	+
33.	<i>Tintinnopsis fimbriata</i> Meuneri, 1919	+	+
34.	<i>Tintinnopsis karajacensis</i> Brandt, 1908	+	+
35.	<i>Tintinnopsis kofoidi</i> Hada, 1932	+	+
36.	<i>Tintinnopsis lobiancoi</i> Daday, 1887	+	+
37.	<i>Tintinnopsis meunieri</i> Kofoid and Campbell, 1929	+	+
38.	<i>Tintinnopsis minuta</i> Wailes, 1925	+	+
39.	<i>Tintinnopsis nucula</i> (Fol, 1884)	+	
40.	<i>Tintinnopsis parvula</i> Jörgensen, 1912	+	+
41.	<i>Tintinnopsis radix</i> Imhof, 1886	+	-
42.	<i>Tintinnopsis rossolimi</i> Morozovskaja, 1967	+	-
43.	<i>Tintinnopsis strigosa</i> Meunier, 1919	+	-
44.	<i>Tintinnopsis subacuta</i> Jorg., 1899	+	+
45.	<i>Tintinnopsis tocaninensis</i> Kofoid and Camp., 1929	+	+
46.	<i>Tintinnopsis tubulosa</i> Levander 1900	+	+
47.	<i>Tintinnopsis urnula</i> Meuniery, 1910	+	-
48.	<i>Xystonella lohmanni</i> Kofoid and Campbell, 1929	+	-

РАЗДЕЛ 2 МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Материал диссертационной работы собран в период с 1995 по 2017 год во время научно-исследовательских рейсов в Черном и Азовском морях, а также при многолетних мониторинговых исследованиях Севастопольской бухты и других прибрежных регионов (рисунок 2.1). Кроме того, в качестве сравнительного материала использовались пробы, собранные лично автором и коллегами в различных частях Мирового океана, включая Индийский, Атлантический океаны, Антарктику, Средиземное море.

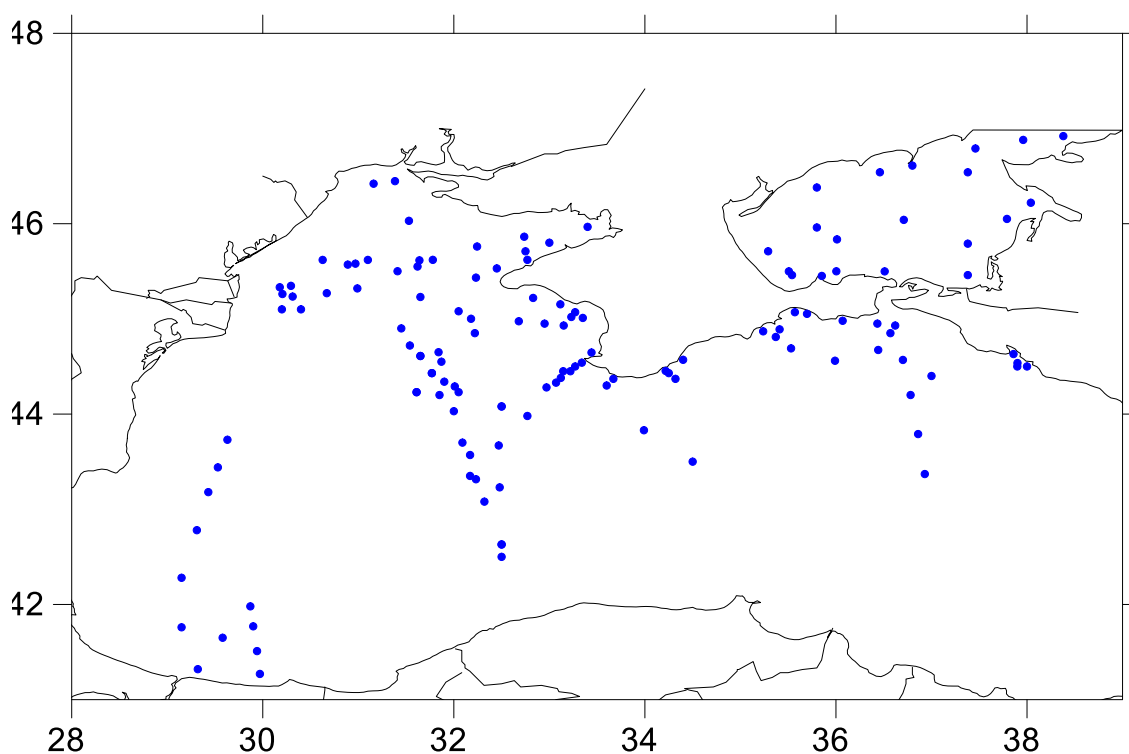


Рисунок 2.1 - Точки отбора проб в Черном и Азовском морях

Для исследования таксономического состава, обилия и биомассы тинтиннид, использовали стандартные методики отбора и сгущения планктонных проб. Параллельно с отбором проводились замеры температуры воды и солености с

помощью гидрологических зондов MARK-III и SEABIRD - с борта научно-исследовательских судов во время научных экспедиций и портативного гидрологического зонда VALEPORT MiniCTD - при мониторинговых исследованиях Севастопольской бухты и прибрежных районов.

В зависимости от поставленных задач, использовали различные способы планктонного лова:

1) Из слоя от 0 до 10 м пробы отбирали малой планктонной сетью Апштейна (Hydro-Bios GmbH, Германия) с диаметром входного отверстия 10 см, длиной 50 см, оборудованной нейлоновым ситом с ячейей 55 мкм. Объем сгущаемой нативной пробы в этом случае составил 56,7 л, а объем сгущенной пробы – от 60 до 70 мл.

2) С фиксированных горизонтов пробы отбирали батометрами. Объем нативной пробы при таком методе сбора составлял от 1 до 4 л. Затем пробы сгущали методом обратной фильтрации через ядерный фильтр с диаметром пор от 3 до 10 мкм. Объем сгущенной пробы методом обратной фильтрации составил от 50 до 60 мл.

Стоит отметить, что оба способа имеют как преимущества, так и недостатки. Сетные ловы, благодаря большому количеству профильтрованной воды, позволяют улавливать, наряду с массовыми, крупными (<55 мкм), также и редкие виды. При этом, мелкие виды (например, *Tintinnopsis minuta*, *Dartintinnus alderae*, *Proplectella columbiana*), а также виды, имеющие большую длину, но малый диаметр устья лорики (*Salpingella decurtata*), способны частично покидать сеть в момент лова, что не позволяет достоверно учитывать их в пробе.

С другой стороны, обратная фильтрация через фильтры с диаметром пор от 3 до 10 мкм позволяет сохранить в батометрической пробе весь необходимый материал. Но из-за ограниченного объема нативной пробы, этот способ не позволяет в достаточной мере учитывать малочисленные виды.

Дальнейшие манипуляции с пробами были идентичными. Сгущенные разными методами пробы фиксировались формалином (40 %), глютаральдегидом (25 % или

10%) до конечной их концентрации в пробе 4 %, а также раствором Люголя и 96 %-м этиловым спиртом.

Фиксированные пробы сгущались осадочным методом, суть которого заключается в длительном отстаивании проб (от нескольких суток до нескольких недель) и последующем аккуратном (капельном) сливании надосадочной жидкости через капилляр s-образной формы до конечного объема пробы от 6 до 13 мл.

Для дальнейших количественных и качественных микроскопических исследований брали аликвоту пробы и помещали ее в камеру Нажотта объемом 0,8 мл. В нашей работе мы использовали различные модели световых микроскопов: PZO, JENALUMAR, NIKON Eclipse TS-100 при увеличениях $\times 100$, $\times 156$, $\times 200$ и $\times 400$.

Для пересчета данных по плотности и биомассе на единицу объема вводился пересчетный коэффициент (**K**) для каждой пробы по формуле 1:

$$K = V_2 / V_k / V_1,$$

где V_2 – конечный объем пробы (мл), V_k – объем камеры (мл), V_1 – объем нативной пробы (л).

Расчет плотности в кубометре воды (**N**, шт) проводился по формуле 2:

$$N = K * N_{\text{кам}} * 10^3,$$

где **K**- пересчетный коэффициент, $N_{\text{кам}}$, шт – количество клеток в камере.

Биомасса тинтинид в кубометре воды (**V**, мг) рассчитывалась по формуле 3:

$$V = V_{\text{кл}} * N * 10^{-9},$$

где $V_{\text{кл}}$, мкм^3 – объем клетки, **N**, шт – плотность в кубометре.

Объем клетки $V_{\text{кл}}$ вычисляли по формуле геометрической фигуры, форме которой максимально соответствовала форма клетки методом «истинного объема» [4, 28, 38].

В случае тинтинид клетка по своей форме чаще всего соответствовала либо конусу, диаметр которого соответствовал ротовому диаметру раковинки, а высота – глубине чашечки, в которой находится клетка, либо эллипсоиду, вписанному в

цилиндрическую раковинку или ее часть (*Eutintinnus*, *Leprotintinnus*, *Salpingella*, *Dartintinnus*). Иногда клетки имели цилиндрическую форму (*Eutintinnus*, *Leprotintinnus*).

Наряду с фиксированными пробами, мы также изучали живой материал.

Видео и фотосъемка производилась с помощью видеокамеры IKEGAMI digital ICD-848P, стационарно установленной на микроскопе NIKON Eclipse TS-100 при увеличениях $\times 100$ и $\times 400$.

Анализ данных проводился с помощью статистических программ Statistica 10 и PAST 3.11 [157]. При этом применялись кластерный анализ, непараметрическое многомерное шкалирование (n-MDS) и корреляционный анализ.

Оценка фаунистического сходства при кластерном анализе и n-MDS проводилась по индексу Чекановского-Сьёренсена (I_{cs}) по формуле 4:

$$I_{cs} = c * ((a + b) - c)^{-1},$$

где c – общее число видов в 2-х списках, a – число видов в первом списке, b – число видов во втором списке [57].

Встречаемость видов (R) определяли, как долю проб, в которых найден вид от общего числа [25; 216].

При этом, если $R > 80 \%$, вид считался константным, если значение данного коэффициента менее 80% , но более 50% , то можно говорить о высокой частоте встречаемости вида и он считается регулярным. В диапазоне значений коэффициента от 30 до 50% находятся виды, имеющие среднюю частоту встречаемости (нерегулярные виды) и при $R < 25 \%$ имела место низкая встречаемость вида и он считался случайным [216].

Сведения о регионах и времени сбора материала, а также числе собранных проб представлены в таблице 2.1. Всего нами проанализировано 1528 проб планктона.

Таблица 2.1 - Места сбора, источники и объем материала, использованного в диссертации

Источник проб	дата	район	Кол-во проб
47-й рейс АзНИИРХ	20.08.95 - 12.09.95	Азовское море	18
Прибрежная экспедиция	13.05.2000	Азовское море	5
Прибрежная экспедиция	10.07.09 – 15.07.09	Азовское море, Казантип	9
50-й рейс НИС ПВ	05.07.97 - 04.08.97	Средиземное море	9
TN043 «Т. Т. Thompson»	08.01.95 - 04.02.95	Аравийское море	220
TN045 «Т. Т. Thompson»	14.03.95 - 10.04.95	Аравийское море	222
17 рейс НИС «Трепанг»	20.09.97 - 29.09.97	Черное море	50
1 рейс НИС «Кренкель»	25.12.96 - 15.04.97	Антарктика	50
2 рейс НИС «Кренкель»	29.03.98 - 13.04.98	Антарктика	33
7 УАЭ, НИС «Горизонт»	22.12.01 - 07.05.02	Антарктика, Брансфилд	131
Сезонный мониторинг	27.03.05 – 7.05.05	Антарктика, Пенинсула	28
Сезонный мониторинг	10.08.01 - 17.08.01	Новороссийская бухта	35
Сезонный мониторинг	27.02.98 – 22.12.98	Севастопольская бухта	35
Сезонный мониторинг	13.05.02 - 26.11.03	Севастопольская бухта	104
Сезонный мониторинг	10.01.04 - 28.12.05	Севастопольская бухта	100
Сезонный мониторинг	10.01.09 - 28.12.09	Севастопольская бухта	100
Сезонный мониторинг	13.04.17- 05.10.17	Геленджикская бухта	11
4-й НИС «Вл. Паршин»	04.10.05 - 19.10.05	Черное море, р-н Турции	28
Сезонный мониторинг	18.04.10 - 25.04.11	Аравийское море, Оман	68
64-й рейс НИС «ПВ»	29.06.10 - 06.07.10	Черное море	18
68-й рейс НИС «ПВ»	27.10.10 - 13.11.10	Черное море	39
70-й рейс НИС «ПВ»	18.07.11-29.07.11	Черное море	47
72-й рейс НИС «ПВ»	25.05.13 – 30.05.13	Черное море	15
76-й рейс НИС «ПВ»	18.07.13 – 28.07.13	Черное море	15
87-й рейс НИС «ПВ»	30.06.16 – 20.07.16	Черное море	50
90-й рейс НИС «ПВ»	25.10.16 - 31.10.16	Черное море	20
91-й рейс НИС «ПВ»	16.11.16 – 30.11.16	Черное море	13
93-й рейс НИС «ПВ»	28.03.17 – 14.04.17	Азовское, Черное моря	29
96-й рейс НИС «ПВ»	26.10.17 – 09.08.17	Черное море	19
99-й рейс НИС «ПВ»	01.12.17 – 06.12.17	Черное море	7
ИТОГО:			1528

РАЗДЕЛ 3 ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ТИНТИННИД АЗОВСКОГО И ЧЕРНОГО МОРЕЙ

Как уже отмечалось, по литературным данным в Черном и Азовском морях насчитывается 48 видов тинтиннид.

Проведенные нами исследования [5; 7; 8; 9; 10; 11; 12; 13; 22; 46; 56; 52; 142; 143] позволили уточнить и дополнить сведения о таксономическом составе тинтиннид Черного и Азовского морей.

Ниже приводятся сведения о раковинных инфузориях, найденных нами в Черном и Азовском морях, пунктах их находок, а также приводится их краткая экологическая характеристика, а для видов, обнаруженных впервые, оригинальные микрофотографии. Также в разделе приводятся диагноз и данные по распространению описанного нами совместно с американскими коллегами [236] нового вида *Dartintinnus alderae* Smith et al., 2018.

Семейство Codonellidae Kent, 1881

Род *Codonella* Haeckel, 1873

1. *Codonella lagenula* Claparede and Lachmann, 1859

Очень редкий для Черного моря холодноводный вид. Ранее эпизодически регистрировался исследователями черноморского планктона [15; 50; 54; 59]. Нами *C. lagenula* была обнаружена в Севастопольской бухте 24 февраля 2004 г. на ст. Равелин (44,62N; 33,51E). Плотность составила 265 экз./м³, биомасса 0,004 мг/м³. В ноябре 2016 г. *C. lagenula* также была зафиксирована нами на 4 глубоководных и одной прибрежной станциях 91 рейса НИС «Профессор Водяницкий». Плотность ее варьировала от 77 до 306 экз./м³, а биомасса от 0,001 до 0,005 мг/м³.

Род *Tintinnopsis* Stein, 1867

2. *Tintinnopsis campanula* Ehrenberg, 1840

По нашим наблюдениям, *T. campanula* не является широко распространенным и обильным видом. Так, нами этот вид был обнаружен только в неретической зоне на мелководных станциях, где глубина не превышала 55 м, в слое от 0 до 32 м. Сравнительно высокое обилие было зарегистрировано лишь в сентябре 1997 г. в районе о-ва Змеиный. Тогда *T. campanula* был обнаружен на 13 станциях полигона на глубинах от 12 до 53 м и насчитывала от $5,4 \cdot 10^3$ до $1,5 \cdot 10^5$ экз./м³, биомасса составляла от 0,9 до 9,9 мг/м³. Все остальные находки этого вида эпизодические, в частности, в Севастопольской бухте, Каркинитском заливе и у берегов Феодосии. Температурный диапазон, при котором *T. campanula* была нами зарегистрирована варьировал от 9,3 до 26,5 °С, в период с апреля по октябрь. С ноября по конец марта мы данный вид не регистрировали.

Тем не менее, ранее *T. campanula* относили к широко распространенным неретическим видам с высокой морфологической изменчивостью [59].

Наиболее детально этот вид был изучен М. А. Долгопольской [19], которая проследила его сезонную динамику в районе Карадагской биологической станции в течение 4 лет. Она отнесла *T. campanula* к категории круглогодичных видов. При этом она отмечала, что зимой в январе, феврале и марте он встречается значительно реже и в единичных экземплярах. С начала мая его плотность значительно возрастает и остается высокой до конца июня. Затем отмечается значительный спад плотности при высокой частоте встречаемости. С середины августа до середины сентября *T. campanula* в пробах не встречалась, но в конце сентября он снова появляется в пробах, достигая максимальных численностей и остается обильным до ноября-декабря [19].

Утверждение о том, что *T. campanula* является наиболее распространенным в Черном море [59] последующими исследованиями не подтверждено. Например, М.А. Галаджиев [14] указывал, что в Каркинитском заливе этот вид встречается редко. По

данным О.И. Морозовской [44], которая представила результаты, основанные на обширном материале, собранном в 1963-1965 гг. в различных районах Черного и Азовского морей, в северо-западной части Черного моря он представлен единичными экземплярами, попадает в течение всего года, а массовое его развитие автор наблюдала лишь однажды, в августе и декабре 1963 г в турецких водах.

3. *Tintinnopsis fimbriata* Meunier, 1919

По мнению С. Агата [72], название *T. fimbriata* является старшим синонимом таких названий как *Tintinnopsis meunieri* Kofoid and Campbell, 1929 и *Codonaria fimbriata* (Meunier, 1931). Это широко распространенный в Черном и Азовском морях вид. В частности, под названием *T. meunieri* данный вид был зарегистрирован Л.Л. Россолимо [59] в Черном море, М.А. Долгопольской [19] и О.И. Морозовской [44] в Черном и Азовском морях, К.В. Креновой [34] в Азовском море.

Нами данный вид регистрировался с января по июнь в Черном море и с августа по декабрь в Азовском море, он был массовым в августе 1995 г, в июле 2009 г. Максимум плотности и биомассы в Черном море приходится на 17 мая 2004 г ($3,9 \cdot 10^5$ экз./м³ и 9,148 мг/м³ соответственно). В Азовском море, 15 августа 1995 была зафиксирована максимальная плотность $1 \cdot 10^6$ экз./м³ и биомасса 10,333 мг/м³). Температурный диапазон, при котором встречался *T. fimbriata*, варьировал от 5 до 27 °С.

4. *Tintinnopsis parvula* Jörgensen, 1912

Редко встречающийся и малочисленный неритический вид, который в Черном море впервые указан в работе М.А. Долгопольской [19]. Мы его регистрировали главным образом в Азовском море, где показатели обилия достигли максимальных значений в июле 2009 г: $1 \cdot 10^5$ экз./м³ и 0,528 мг/м³ соответственно. Единственный раз он был зарегистрирован в пробе из кутовой части Севастопольской бухты в апреле

2004 г. Плотность его тогда составила $8,1 \cdot 10^3$ экз./м³, а биомасса - 0,528 мг/м³. Диапазон температур, при котором мы регистрировали *T. parvula*, варьирует от 6 °С до 28 °С.

5. *Tintinnopsis kofoidi* Hada, 1932

Данный вид относится к редким в Черном море и обычен в Азовском. Под синонимическим названием *T. bottnica* Nordquist 1890 он упоминается в сводке Л.Л. Россолимо [59], а под валидным названием - в обзоре О.И. Морозовской [44].

T. kofoidi регистрировался нами в пробах из Севастопольской бухты в течение года на протяжении всех наших исследований при невысоком обилии. Также он был обнаружен в районе острова Змеиный в сентябре 1997 г, в Каркинитском заливе в августе 2011 и апреле 2017 гг., в Новороссийской бухте в августе 2001 г. Преобладает в Черном море в летние месяцы, а в Азовском море обилен уже весной. Плотность его в Черном море в разные годы и сезоны варьировала от 128 до $5,5 \cdot 10^4$ экз./м³, а биомасса – от 0,002 до 0,349 мг/м³, в то время, как в Азовском море в апреле 2017 г. эти показатели по данному виду были существенно выше (от $1,4 \cdot 10^4$ до $4,2 \cdot 10^5$ экз./м³ и от 0,211 до 6,331 мг/м³ соответственно). Соленость, при которой данный вид регистрировался варьировала от 14,1 ‰ до 18,3 ‰.

6. *Tintinnopsis lobiancoi* Daday, 1887

Для Черного моря *T. lobiancoi* впервые приводится М. Марковым [193]. Главным образом, этот вид отмечался нами в Севастопольской бухте на ст. Равелин (44,62N; 33,51E) и ст. Сухарная балка (44,61N; 33,59E) с августа по январь. Максимум развития *T. lobiancoi* достигал в конце сентября-октябре (максимум был зафиксирован 27 сентября 2011 г – $2,1 \cdot 10^6$ экз./м³ и 30,198 мг/м³ соответственно), затем плотность его в пробах снижалась, а к середине зимы он уже не регистрировался. В открытой части моря в двухмильной зоне (44,65N; 33,44E) его обнаружили лишь

однажды, 27 ноября 2009 г в единичных экземплярах (243 экз./м^3 и $0,003 \text{ мг/м}^3$ соответственно). Также, единожды этот вид был зарегистрирован нами в Новороссийской бухте в августе 2001 г ($1,1 \cdot 10^4 \text{ экз./м}^3$ и $0,147 \text{ мг/м}^3$ соответственно) и в Азовском море в августе 1995 г ($3,3 \cdot 10^4 \text{ экз./м}^3$ и $0,063 \text{ мг/м}^3$ соответственно).

7. *Tintinnopsis tubulosa* Levander, 1900

Полиморфный, широко распространенный вид. Впервые для Черного моря приводится Л.Л. Россолимо [59]. Неретический вид, обитающий в приустьевых акваториях, бухтах и заливах Черного моря, также распространен в Азовском море. Нами зарегистрирован с лета до конца зимы зимы. Максимум развития *T. tubulosa* приходится на позднелетний и осенний периоды. Так, в августе 2001 г в Новороссийской бухте его плотность достигала $1,38 \cdot 10^7 \text{ экз./м}^3$, а биомасса $844,082 \text{ мг/м}^3$. Максимальные плотности и биомассы в Севастопольской бухте зафиксированы в сентябре 2011 г, в кутовой ее части (44,61N; 33,59E) – $7,79 \cdot 10^5 \text{ экз./м}^3$ и $66,245 \text{ мг/м}^3$ соответственно. В Азовском море данный вид обнаружен нами в пробах 1995 и 2000 гг. Плотность варьировала от 1667 до $1 \cdot 10^4 \text{ экз./м}^3$, а биомасса от 0,164 до $1,225 \text{ мг/м}^3$. Температура воды, при которой мы регистрировали *T. tubulosa*, варьировала от + 11 °C до + 28 °C.

8. *Tintinnopsis urnula* Meunier, 1910

Впервые для Черного моря данный вид указан в сводке О.А. Морозовской [44] из приустьевых районов северо-западной части Черного моря. Редкий неретический вид, в Черном море отмечен нами эпизодически только в Севастопольской бухте в период с мая по сентябрь в диапазоне температур от 18,6 до 28 °C. Единственный раз, 9 августа 1995 г он был обнаружен нами в пробе из Азовского моря. Плотность *T. urnula* за период наших исследований в разные сезоны и годы изменялась от 143 до $8,3 \cdot 10^4 \text{ экз./м}^3$, а биомасса от 0,003 до $2,906 \text{ мг/м}^3$, соответственно.

9. *Tintinnopsis minuta* Wailes, 1925

Очень мелкий неретический вид, впервые указан для Черного и Азовского морей А. Петран [54]. Нами *T. minuta* был зарегистрирован повсеместно в мелководной части Черного моря, а также в Азовском море. *T. minuta* присутствует в пробах, собранных с марта по декабрь в диапазоне температур от 6 до 27 °С, отсутствуя в прибрежном планктоне только в самый холодный, зимний период (с января по февраль). Максимальные значения были зафиксированы в Севастопольской бухте в сентябре 2005 г: $1,4 \cdot 10^7$ экз./м³ по плотности и 7,549 мг/м³ по биомассе; в районе острова Змеиный в сентябре 1997 г ($1,1 \cdot 10^6$ экз./м³ и 0,565 мг/м³ соответственно) и в Азовском море в августе 1995 г ($4,2 \cdot 10^5$ экз./м³ и 0,824 мг/м³ соответственно).

10. *Tintinnopsis compressa* Daday, 1887

Впервые в Черном море был отмечен О.А Морозовской [44]. Очень редкий и малочисленный неретический вид, обнаруженный нами в районе о-ва Змеиный в 1997 г, в Севастопольской бухте в 2004 г, и в устье Днепра в 2013 г. в период с мая по сентябрь. Показатели обилия были незначительными и варьировали от 331 до $5,2 \cdot 10^4$ экз./м³ по плотности и от 0,006 до 0,928 мг/м³ по биомассе.

11. *Tintinnopsis beroidea* Stein, 1867

Полиморфный вид. Впервые *T. beroidea* упоминается в сводке А. Петран [210] для румынского побережья, а еще ранее, под названием *Tintinnopsis* sp.2 описана похожая раковинка [31]. Ярко выраженный неретический вид, типичный представитель холодноводного планктона. Был зафиксирован нами в осенних, зимних и весенних пробах из Севастопольской бухты при температурах от 5 до 19 °С. В сентябре 1997 г, в пробах из района острова Змеиный, он был зафиксирован только на придонных горизонтах (28, 29 и 37 м). В Азовском море мы встретили его однажды, в

мае 2000 г, в Молочном лимане. На протяжении всего периода наших исследований *T. beroidea* не был многочисленным и демонстрировал сезонный характер развития, исчезая из проб в летние месяцы. Плотность его варьировала от 100 до $6 \cdot 10^4$ экз./м³, а биомасса – от 0,003 до 0,3 мг/м³.

12. *Tintinnopsis cylindrica* Daday, 1887

Впервые тинтинниды с похожей формой раковинки были представлены в сводке Л.Л. Россолимо [59] под синонимичным названием *Tintinnopsis botnica* Nordqvist, 1890, а в более поздних черноморских сводках под валидным названием *T. cylindrica* [19; 44; 54]. Типичный представитель неретического планктона Азовского и Черного морей. До 2001 г был достаточно многочисленным и широко распространенным в мелководных районах. Так, в районе острова Змеиный в сентябре 1997 г *T. cylindrica* зарегистрирован нами на большинстве станций полигона в слое 0–30 м. Максимальных значений он достигал в поверхностном горизонте (до $3,1 \cdot 10^6$ экз./м³ по плотности и 1,610 мг/м³ по биомассе). Также, в августе 1995 года этот вид был распространен по всей акватории Азовского моря в поверхностном горизонте, Его плотность варьировала от $1,3 \cdot 10^3$ до $2,8 \cdot 10^5$ экз./м³, а биомасса – от 0,01 до 4,82 мг/м³. В Севастопольской и Новороссийской бухтах *T. cylindrica* была отмечена в летние месяцы, при температуре воды от 19 до 27 °С. Но также мы регистрировали этот вид и зимой, при минимальных температурах. Так, в феврале 2008 г на станциях «Равелин» (44,62N; 33,51E) и «Сухарная балка» (44,61N; 33,59E), когда температура воды была 5,4 и 5,5 °С, этот вид присутствовал в пробах в количестве 408 и $1,4 \cdot 10^3$ экз./м³ соответственно.

13. *Tintinnopsis tocaninensis* Kofoid and Campbell, 1929

Впервые *T. tocaninensis* был зафиксирован Ж.П. Селифоновой [60] в сборах из Новороссийской бухты.

Нами он был впервые обнаружен в Севастопольской бухте в октябре 2009 г. Максимальные показатели были отмечены в Сухарной балке (44,61N; 33,59E): плотность – $2,8 \cdot 10^3$ экз./м³, биомасса - 0,068 мг/м³. Начиная с 2014 года этот вид ежегодно встречается в пробах из Севастопольской бухты в период с августа, когда температура воды в бухте имеет максимальные значения (от 26,5 до 28 °С), по ноябрь. При этом, пик своего развития этот вид демонстрировал 19 августа 2014 г на ст. Равелин (44,62N; 33,51E), когда его плотность достигла $6,02 \cdot 10^5$ экз./м³, биомасса - 24,147 мг/м³, продолжая оставаться высокой и в сентябре ($1,6 \cdot 10^5$ экз./м³ и 6,332 мг/м³ соответственно). Единственный раз *T. tocantinensis* был зарегистрирован нами в прибрежной пробе из района мыса Опук (44,98N; 36,07E) 1 апреля 2017 года при температуре воды 9,03 °С и солености 18,21 ‰. Плотность его составила 153 экз./м³, а биомасса – 0,002 мг/м³.

14. *Tintinnopsis subacuta* Jorg., 1899

Впервые данный вид указан М.А. Долгопольской [19] как редкий для Черного моря и обычный для Азовского. Относится к неретическим представителям раковинных инфузорий. Был обнаружен нами только в Азовском море в августе 1995 года на четырех станциях полигона при температуре воды в море 27 °С. Плотность *T. subacuta* варьировала от $5 \cdot 10^3$ до $3,3 \cdot 10^4$ экз./м³, а биомасса – от 0,074 до 0,415 мг/м³.

15. *Tintinnopsis mortensenii* Schmidt, 1902 (рисунок 3.3-А)

Новый для Черного моря вид. Впервые *T. mortensenii* был обнаружен нами в кутовой части Севастопольской бухты (44,61N; 33,59E) в июле 2009 года [13]. Плотность составила $6,2 \cdot 10^3$ экз./м³, а биомасса 0,2045 мг/м³. Следующая его находка приходится на октябрь 2014 г, а затем на август 2016 года: *T. mortensenii* был обнаружен в пробах, собранных как в кутовой части, так на выходе из Севастопольской бухты (44,62N; 33,51E). Длина раковинки 60-80 мкм, ширина

раструба соизмерима с длиной (60-70 мкм). Данный вид характерен для тропических районов Мирового океана. Ранее он был обнаружен в Сиамском, Мексиканском и Кувейтском заливах, у берегов Австралии, Индии, в Средиземном море у берегов Ливана [70; 76; 100; 228]. В Черном море этот вид ранее отмечен не был. *T. mortensenii* характеризуется как неретический вид, приуроченный исключительно к прибрежным районам. Относится к редким видам.

Также этот вид был обнаружен Ж.П. Селифоновой и П.Р. Макаревичем в Новороссийской бухте [230].

16. *Tintinnopsis* sp. (рисунок 3.3-Б)

Определение до вида данной тинтинниды не представлялось возможным из-за отсутствия в нашем арсенале рисунков и фотографий тинтиннид с формой раковинки, аналогичной нашим образцам. Раковинка похожа на мешок с отверстием, расположенным под углом к главной оси, края раковинки вывернуты наружу в виде короткого раструба, неровные. Длина раковинки 80-90 мкм, диаметр отверстия 45-50 мкм, ширина нижней вздутой части 60-65 мкм. Раковинка агглютинированная. Мы регистрировали этот необычный вид летом и осенью 2009 года на ст. Равелин (44,62N; 33,51E) у выхода из Севастопольской бухты. Численность его варьировала от 165 до 309 экз./м³, а биомасса от 0,007 до 0,018 мг/м³.

Семейство Codonellopsidae Kofoid and Campbell 1929

Род *Stenosemella* Jörgensen, 1924

17. *Stenosemella ventricosa* Claparede and Lachmann, 1859

Указан для Черного моря Л.Л. Россолимо [59] и М.А. Долгопольской [19] как типичный зимний вид. Широко распространенный представитель зимнего планктона в Черном море. В поверхностном 10-метровом слое *S. ventricosa* регистрировалась нами ежегодно в период с декабря по апрель при температуре воды от 6 до 9 °C как в

неретической зоне, так и в глубоководных районах. Максимум его развития наблюдался 17 мая 1997 года в Южной бухте (44,60N; 33,53 E), когда плотность достигала $2,5 \cdot 10^6$ экз./м³, а биомасса - 73,89 мг/м³. Но осенью 1997 г, в районе о-ва Змеиный, мы зафиксировали данный вид в более глубоких слоях пелагиали (под термоклином, на глубине от 12 до 32 м), который образовал там значительные скопления. Средняя плотность составила $3,7 \cdot 10^4$ экз./м³, а средняя биомасса - 2,269 мг/м³. Можно предположить, что *S. ventricosa* в Черном море присутствует постоянно, при этом, в теплое время года, она перемещается в более глубокие, холодные слои. В Азовском море *S. ventricosa* была зарегистрирована нами в апреле 2017 г. Плотность ее варьировала от $1 \cdot 10^3$ до $6,6 \cdot 10^3$ экз./м³, а биомасса - от 0,016 до 0,091 5 мг/м³. Диапазон солености, при котором регистрировался данный вид, варьировал от 14,095 ‰ в Азовском море до 18,77 ‰ в глубоководной части Черного моря.

18. *Stenosemella nivalis* (Meunier, 1910)

Указан для Черного моря Л.Л. Россолимо [59] и М.А Долгопольской [19]. Данный вид внешне похож на *S. ventricosa*, о которого отличается мелкими размерами и экологическими характеристиками. Хотя и встречался наравне с *S. ventricosa*, как в прибрежье, так и в глубоководных районах, но диапазон температур, при которых *S. nivalis* была нами обнаружена, шире и варьирует от 5 до 26 °C. По нашим данным, это круглогодичный вид, обитающий в верхнем 10-метровом слое в Черном море, но максимального развития он достигал в холодный период (зима-весна) в Севастопольской бухте, когда его показатели обилия поднимались до $5,1 \cdot 10^4$ экз./м³ по плотности и 6,61 мг/м³ по биомассе. В глубоководной части этот вид встречался в небольших количествах. По данным пяти морских экспедиций в период с 2010 по 2017, плотность *S. nivalis* на глубоководных станциях колебалась от 100 до 1000 экз./м³, а биомасса не превышала 0,07 мг/м³. В Азовском море вид был встречен

только однажды – в августе 1995 года. Плотность его составила $1 \cdot 10^4$ экз./м³, а биомасса 0,160 мг/м³.

Семейство Metacylididae Kofoid and Campbell, 1929

Род *Metacylis* Jörgensen, 1924

19. *Metacylis jørgensenii* Kofoid and Campbell, 1939

Данный вид впервые для Черного моря был указан в сводке О.А. Морозовской [44]. Сравнительно редкий тепловодный вид, встреченный нами в шельфовой части Черного моря (Севастопольская бухта, Каркинитский залив, Поле Зернова, Керченский пролив, район Евпатории), в центре западной халистазы (глубина места 2000 м) и в Азовском море исключительно в летние месяцы (июль-август). Максимальные его значения были зафиксированы в Каркинитском заливе (45,97N; 33,40E) 26 августа 2011 г, когда плотность составила $7,1 \cdot 10^5$ экз./м³, а биомасса 8,365 мг/м³. Диапазон температуры, при котором данный вид был нами отмечен в пробах, варьировал от 19 до 25 °С.

20. *Metacylis mereschkovskii* Kofoid and Campbell, 1939

Для Черного моря вид впервые был отмечен О.А. Морозовской [44]. Один из самых распространенных черноморских видов. Встречен нами повсеместно, на протяжении всего периода исследований, как в прибрежных, шельфовых, так и в глубоководных районах моря с мая по ноябрь, в диапазоне температур от 11 до 28 °С. По нашим данным, наиболее активно этот вид развивается в прибрежье в августе – сентябре. Максимальные численные показатели зафиксированы в сентябре 1997 г в районе острова Змеиный. Там *M. mereschkovskii* был обнаружен на всех горизонтах, включая придонный. Плотность его на этом полигоне варьировала от $4,7 \cdot 10^3$ экз./м³ у дна (на глубине 54 м) до $1,2 \cdot 10^5$ экз./м³ на поверхности. В глубоководных районах Черного моря (западная и восточная халистазы) данный вид также встречается регулярно, но в меньших количествах – плотность в пробах из этих районов не

превышала $5,8 \cdot 10^3$ экз./м³, а биомасса 0,120 мг/м³. Кроме того, это типичный представитель осеннего комплекса в Севастопольской бухте: мы регистрируем его регулярно на всех станциях, включая двухмильную зону. Максимальные значения были зафиксированы на ст. Равелин» (44,62N; 33,51E) в октябре 1998 ($1,1 \cdot 10^5$ экз./м³ - плотность, 2,945 мг/м³ – биомасса), в августе 2008 г ($3,1 \cdot 10^5$ экз./м³ и 3,763 мг/м³ соответственно), а также в августе 2009 г ($1,1 \cdot 10^5$ экз./м³ и 1,685 мг/м³ соответственно).

Род *Rhizodomus* Strelkov and Wirketis, 1950

Новый для Черного моря род.

21. *Rhizodomus tagatzi* Strelkow and Wirketis, 1950 (рисунок 3.3-B)

Новый для Черного моря вид (синонимы: *Tintinnopsis corniger* Nada, 1964, *T. nudicauda* Paulmer, 1995). Впервые *R. tagatzi* был обнаружен нами в Севастопольской бухте на ст. Равелин (44,62 N; 33,51 E) и в кутовой части (44,61N; 33,59E) в сентябре 2009 года [12]. Раковинка правильная цилиндрическая, сужающаяся к концу и оканчивающаяся длинным хвостовым расширенным или разветвленным отростком (стебельком). Оральный край неровный, инкрустированный минеральными частицами, имеет 4-6 суборальных витков. Поверхность раковинки инкрустирована песчинками более плотно в средней части, более рассеянно в суборальной зоне. Стенки достаточно толстые, украшены неоднородной призматической структурой. Хвостовой стебелек голый или с редкой инкрустацией. Общая длина раковинки 150-190 мкм, длина хвостового отростка 44-46 мкм, диаметр отверстия 30-35 мкм.

Плотность *R. tagatzi* в момент первого обнаружения составила 88 экз./м³ на равелине и 537 экз./м³ в кутовой части бухты. А в начале октября того же года мы зафиксировали увеличение плотности до $2,8 \cdot 10^3$ экз./м³ на равелине и до $1,2 \cdot 10^4$ экз./м³ в кутовой части. В августе 2010 г *R. tagatzi* доминировал в пробах из Севастопольской бухты. Его плотность достигала $1,01 \cdot 10^5$ экз./м³, а биомасса 2,862 мг/м³. В следующие годы этот вид регулярно встречался в Севастопольской бухте, начиная с последних

чисел августа, до конца октября. В 2016 и 2017 годах он стал массовым ранне-осенним видом. Единственный раз мы обнаружили *R. tagatzi* в Феодосийском заливе (44,56N; 35,99 E) 10 ноября 2010 г. в небольших количествах - 860 экз./м³ и 0,065 мг/м³ соответственно.

Также этот вид был обнаружен Ж.П Селифоновой и П.Р. Макаревичем в Новороссийской бухте [230].

Данный вид относится к эстуарным неретическим. Распространен в прибрежных районах Средиземного моря: (Корсика), залив Лион (Франция), побережье Ливана (эстуарии), в Японском море (бухта Хиросима и бухта Матойя).

Семейство Ptychocylididae Kofoed and Campbell, 1929

Род *Favella* Jorgensen, 1924

22. *Favella ehrenbergii* Claparede and Lachmann, 1859

F. ehrenbergii - широко распространенный в Черном море вид. Впервые указан в работе Л.Л. Россолимо [59]. Встречается как в прибрежье, так и в глубоководной части моря, как в поверхностных горизонтах, так и у самого дна на шельфе. Так, в районе острова Змеиный, на северо-западном шельфе, данный вид регистрировался нами в придонных слоях, где плотность и биомасса его достигала $4,1 \cdot 10^4$ экз./м³ и 76,57 мг/м³ соответственно. Согласно нашим данным, *F. ehrenbergii* присутствует в планктоне с мая по декабрь в диапазоне температур от 12 до 27 °C. Максимального своего развития в *F. ehrenbergii* достигает обычно в августе, оставаясь многочисленной вплоть до конца октября. Особенно это касается эстуарных зон и бухт. Так, например, в Севастопольской бухте в октябре 2003 г. плотность его составила $4,4 \cdot 10^4$ экз./м³, а биомасса – 83,48 мг/м³. Высокие показатели биомассы этого вида обусловлены крупными размерами: длина раковинки достигает 300 мкм, а диаметр устья – 100 мкм. Потому, даже при невысоких численностях, вклад *F. ehrenbergii* в суммарную биомассу микропланктона существенный.

23. *Favella azorica* Jörgensen, 1924

Впервые данный вид был зарегистрирован в прибрежье Турции в Синопском заливе [247]. Мы встретили данный вид единожды летом 2001 г в Севастопольской бухте на станции «Равелин» (44,62N; 33,51E). Плотность его составляла $1,2 \cdot 10^3$ экз./м³, а биомасса 0,071 мг/м³.

24. *Favella brevis* Kofoid and Campbell, 1929. (рисунок 3.3-Г)

Новый для Черного моря вид. Мы зарегистрировали его летом 2001 и 2002 годов в Севастопольской бухте на станциях «Равелин» (44,62N; 33,51E) и «Сухарная балка» (44,61N; 33,59E). Длина раковинки составила 250-270 мкм, диаметр ротового отверстия – 90-92 мкм. Снаружи раковинки, в нижней её трети имеется несколько утолщенных витков, делающих раковинку широкой, как бы оплетенной бичевкой в этой части. Хвостовой отросток загнут вбок на 90° по отношению к основной оси раковинки. Плотность варьировала от 331 до 397 экз./м³, а биомасса – от 0,194 до 7,480 мг/м³.

Род *Amphorellopsis* Kofoid and Campbell, 1929

25. *Amphorellopsis acuta* (Schmidt, 1902)

Вид впервые обнаружен в Новороссийской бухте в октябре 2010 г. Ж.П. Селифоновой [61].

Нами он впервые зарегистрирован в прибрежье Севастополя в сентябре 2011 года [143]. Ежегодно присутствует в пробах из Севастопольской бухты. Находки данного вида приурочены, главным образом, к осеннему периоду - встречался в прибрежье и в открытом море с конца августа по конец ноября, часто доминируя. Также был обнаружен весной, в марте 2017 г в бухте Ласпи. Минимальная температура воды, при которой этот вид был обнаружен – 9° С, максимальная – 25,8

°С. Максимальная плотность зафиксирована на станции «Сухарная балка» в Севастопольской бухте (44,61N; 33,59E) в конце сентября 2011 г, когда его плотность составила $3,8 \cdot 10^6$ экз./м³, а биомасса – 145,16 мг/м³.

В глубоководных районах Черного моря данный вид встречался в небольших количествах: плотность его в открытом море варьировала от 87 до 1878 экз./м³, а биомасса от 0,03 до 0,7 мг/м³.

Род *Salpingella* Jorgensen, 1924

Новый для Черного моря род.

26. *Salpingella decurtata* Jörgensen, 1924 (рисунок 3.3-Д)

Новый для Черного моря вид. Небольшая, похожая на гвоздик со шляпкой раковинка, имеет длину от 50 до 80 мкм. Нижняя треть раковинки имеет складки. Диаметр орального края 10-15 мкм, аборального – 2-4 мкм. Впервые *S. decurtata* была зарегистрирована нами в мае 2002 г в пробе из открытой части Черного моря (плотность $2,5 \cdot 10^3$ экз./м³; биомасса - 0,005 мг/м³) при температуре воды 16 °С [9, 12]. Следующая находка приходится на октябрь 2003 г также из открытого моря (15 °С). Плотность вида составила $2,2 \cdot 10^5$ экз./м³, а биомасса 0,386 мг/м³. За период исследований с 2001 по 2017 гг данный вид регистрировался как в прибрежье Черного моря, так и в его глубоководной части. Максимальное обилие было зафиксировано нами в августе 2009 г в Севастопольской бухте (44,62N; 33,51E), когда плотность достигала $9,4 \cdot 10^5$ экз./м³, а биомасса 0,487 мг/м³. В наших пробах *S. decurtata* встречается с конца августа по апрель.

Семейство Tintinnididae Kofoed and Campbell, 1929

Род *Leprotintinnus* Jörgensen, 1900

27. *Leprotintinnus pellucidus* (Cleve, 1899)

Данный вид является типичным представителем летнего планктона Азовского моря [15]. Для Черного моря он впервые указан [54]. Мы обнаружили его только в Азовском море в районе Казантипа (45,45N; 35,85E) в июле 2009 года, где он доминировал, демонстрируя пиковые значения по плотности – $7,2 \cdot 10^6$ экз./м³ и по биомассе - 19,105 мг/м³.

Род *Tintinnidium* Kent, 1881

28. *Tintinnidium mucicola* (Claparede and Lachmann, 1859)

Л.Л. Россолимо приводит этот вид впервые для Черного моря [59] как летний вид Севастопольской бухты и Одесского залива. Мы регистрировали этот вид главным образом в Севастопольской бухте. Также был отмечен в Каркинитском заливе и у берегов Ялты в прибрежье Крыма. Встречался в пробах с апреля по ноябрь, демонстрируя максимальные показатели обилия, обычно, в октябре. Так, в октябре 1998 г его плотность была максимальной за весь период исследований и составила $6,1 \cdot 10^5$ экз./м³, а биомасса - 33,974 мг/м³. Диапазон температуры воды, в котором *T. mucicola* присутствовал в пробах, находится в пределах от 9 до 24 °С.

Семейство Eutintinnidae Bachy, Gómez, López-García, Dolan et Moreira, 2012

Новое семейство для Черного моря.

Род *Eutintinnus* Kofoed and Campbell, 1939

Новый род для Черного моря.

29. *Eutintinnus lususundae* (Entz, 1884) (рисунок 3.3-Е)

Вид, новый для Черного [5; 7; 12; 143]. В Азовском море впервые отмечен К.В. Креновой [34]. Впервые был зарегистрирован нами в июле-августе 2001 года в Севастопольской и Новороссийской бухтах [5]. Длина раковинки варьирует от 160 до 400 мкм, ширина орального края 45-55 мкм, аборального 32-42 мкм.

На сегодняшний день это широко распространённый летне-осенний вид, который регулярно встречается как в прибрежье Черного моря, так и в открытой

глубоководной его части по всей акватории, включая побережье Крыма, Кавказа, Румынии, Болгарии, Турции, северо-западный шельф, а также в Азовском море. В Севастопольской бухте в августе 2001 г., в момент первой регистрации, плотность *E. lususundae* составила 5 300 экз./м³. В Новороссийской бухте (44,71N; 37,82E) в тот же период, он был более многочисленным – $2,5 \cdot 10^4$ экз./м³. В августе 2002 г. на ст. Сухарная балка в Севастопольской бухте (44,61N; 33,59E) его плотность достигла $4,04 \cdot 10^5$ экз./м³, а биомасса составила 58,022 мг/ м³.

Этот вид типичен для планктона Средиземного моря, тропических широт Атлантического, Тихого и Индийского океанов.

В Севастопольской бухте данный вид ежегодно отмечается в летних сборах, часто доминируя. Появляется в июле-августе, когда температура воды прогревается до своих максимальных значений – 26-28 °С и остается в планктоне вплоть до октября. Единичные экземпляры *E. lususundae* мы регистрировали даже в ноябре при температуре воды 15 °С.

30. *Eutintinnus tubulosus* (Ostenfeld, 1899) (рисунок 3.3-Ж)

Новый вид для Черного моря. *Eutintinnus tubulosus* был впервые обнаружен нами в пробах из Новороссийской бухты одновременно с *E. lususundae* в августе 2001 года [5]. Это сравнительно мелкий неретический вид. Длина раковинки: 72-85 мкм. Диаметр оральный -5-17 мкм, аборальный - 12-15 мкм. широко распространенный в тропических водах Мирового океана. Условия для его развития схожи с таковыми у *E. lususundae* - появление и активное развитие наблюдается в неретической зоне при температуре воды 25-27 °С (оптимальная температура для развития 26 °С). В Черном море ежегодно регистрируется с июля по сентябрь, достигая пика своего развития в августе.

В августе 2001 года, в Новороссийской бухте, при первой регистрации, его плотность достигала $4,8 \cdot 10^4$ экз./м³, а биомасса 2,287 мг/м³. Следующая находка этого

вида приходится на сентябрь 2004 года в Севастопольской бухте, где его плотность была значительно выше и составила $1,8 \cdot 10^5$ экз./м³, а биомасса 9,586 мг/м³. Максимальные значения *E. tubulosus* зафиксированы в Севастопольской бухте и в прибрежье г. Севастополя 22 августа 2008 года, когда температура воды у поверхности составляла 26-27,3 °С. Плотность варьировала от $8 \cdot 10^5$ до $3,6 \cdot 10^6$ экз./м³, а биомасса - от 7,952 до 27,874 мг/м³.

Данный вид был зафиксирован нами в основном в прибрежной неретической зоне Черного моря. Только однажды мы обнаружили его в глубоководной части (44,33N; 31,9E). При этом, плотность и биомасса его были незначительны: 102 экз./м³ и 0,0041 мг/м³ соответственно.

31. *Eutintinnus apertus* Kofoed and Campbell, 1929 (рисунок 3.3-3)

Новый вид для Черного моря. *Eutintinnus apertus* впервые был обнаружен и идентифицирован нами в 2002 году в прибрежье Севастополя [7, 9]. Длина раковинки варьирует от 85 до 125 мкм, диаметр ротового отверстия – от 28 до 35 мкм, а диаметр хвостового отверстия, резко суженного и расположенного ассиметрично относительно оси симметрии – от 10 до 15 мкм.

Чаще встречается в летних сборах (июль - август), при температуре воды 24,5 – 26 °С, но первая находка этого вида датирована маем, когда температура воды была 17 °С. Также *E. apertus* однажды был зафиксирован в Севастопольской бухте в ноябре, при температуре воды 13,5 °С. Обнаружен нами как в прибрежье, так и в открытых водах, в поверхностном 10-метровом слое. Диапазон солености, при которой этот вид регистрировался в пробах, варьировал от 15,01 до 18,6 ‰. Максимальная плотность и биомасса были зафиксированы в Севастопольской бухте в августе 2008 г. на ст. Равелин (44,62N; 33,51E): $2,2 \cdot 10^4$ экз./м³ и 2,474 мг/м³ соответственно.

Род *Dartintinnus* Smith et Santoferrara, 2018

Новый для Черного моря род.

31. *Dartintinnus alderae* Smith et al., 2018. (рисунки 3.1 и 3.2)

Новый для Черного моря вид.

Представитель нового рода эутинтиннид, описанный нами совместно с американскими коллегами [236] как новый вид *Dartintinnus alderae*, был впервые найден нами 2 августа 2002 г в кутовой части Севастопольской бухты на ст. Сухарная балка (44,61N; 33,59E) и указан как *Nolacclusilis* sp. [143]. Его плотность составила $1,1 \cdot 10^6$ экз./м³, а биомасса 6,612 мг/м³. 22 августа того же года на этой же станции была зафиксирована вспышка плотности и биомассы этого вида: $1,96 \cdot 10^7$ экз./м³ и 122,957 мг/м³ соответственно. На ст. Равелин (44,62N; 33,51E) он также был обнаружен, но в меньших количествах (плотность – $2,67 \cdot 10^6$ экз./м³, биомасса - 16,768 мг/м³). В это же время, независимо от нас, данный вид был зарегистрирован в Одесском заливе А. В. Куриловым (Одесса, Украина). А в 2017 г. вид был обнаружен нами в Каркинитском заливе. В 2016 г тот же вид был обнаружен в реке Темза (США, штат Коннектикут) и детально изучен американскими коллегами. Также этот вид зарегистрирован Ж.П Селифоновой и П.Р. Макаревичем в Новороссийской бухте [230].

Ниже приводится описание нового вида.

Dartintinnus alderae Smith, Song, Gavrilova, Kurilov, Liu, McManus et Santoferrara, 2018 (рисунки 3.1 и 3.2)

Диагноз. Раковинка маленькая (средняя длина раковинки и диаметр 47 мкм и 16 мкм соответственно), прозрачная, с характерным стеклянным блеском; стенка однослойная, эластичная, способная «склеивать» оральный край. Оральный и аборальный края ровные. Главным отличием в строении раковинки нового вида

является то, что в открытом состоянии она представляет собой сплюснутый с аборального конца цилиндр. Такую форму можно определить как клин с круглым основанием (или тубик). Данная фигура имеет две оси симметрии и две плоскости симметрии (бисимметричная). В закрытом состоянии раковинка более всего соответствует геометрической фигуре под названием равногранный тетраэдр, но со скругленными боковыми ребрами. Ребра с орального и аборального концов не скруглены и развернуты друг относительно друга на 90° . Такая фигура уже имеет три оси симметрии и шесть плоскостей симметрии [66].

Следует отметить, что две оси симметрии имеют только раковинки двух видов тинтинид семейства *Nolaclusillidae* (*Nolaclusilis bicornis* Snyder et Brownlee, 1991 и *N. hudsonicus* Snyder et Brownlee, 1991) в закрытом состоянии. Когда раковинки открыты, они обладают осевой симметрией.

Соматическая цилиатура включает вентральная и дорсальная кинеты, а также правое, левое и латеральное ресничные поля. Околоротовая цилиатура представлена 13-15 адоральными мембранеллами, окружающими перистомальное поле, снабженное единственной буккальной мембранеллой. Макронуклеус один, имеет два овальных утолщения, возле каждого из них расположено по микронуклеусу.

Типовое местонахождение: Река Темза, штат Коннектикут, США (между $41^\circ 31' 22.9''$ N, $72^\circ 04' 35.5''$ W и $41^\circ 22' 47.1''$ N, $72^\circ 05' 42.9''$ W).

Другие местонахождения: Севастопольская бухта, Севастополь, Россия. Одесский залив и одесские лиманы, Одесса, Украина.

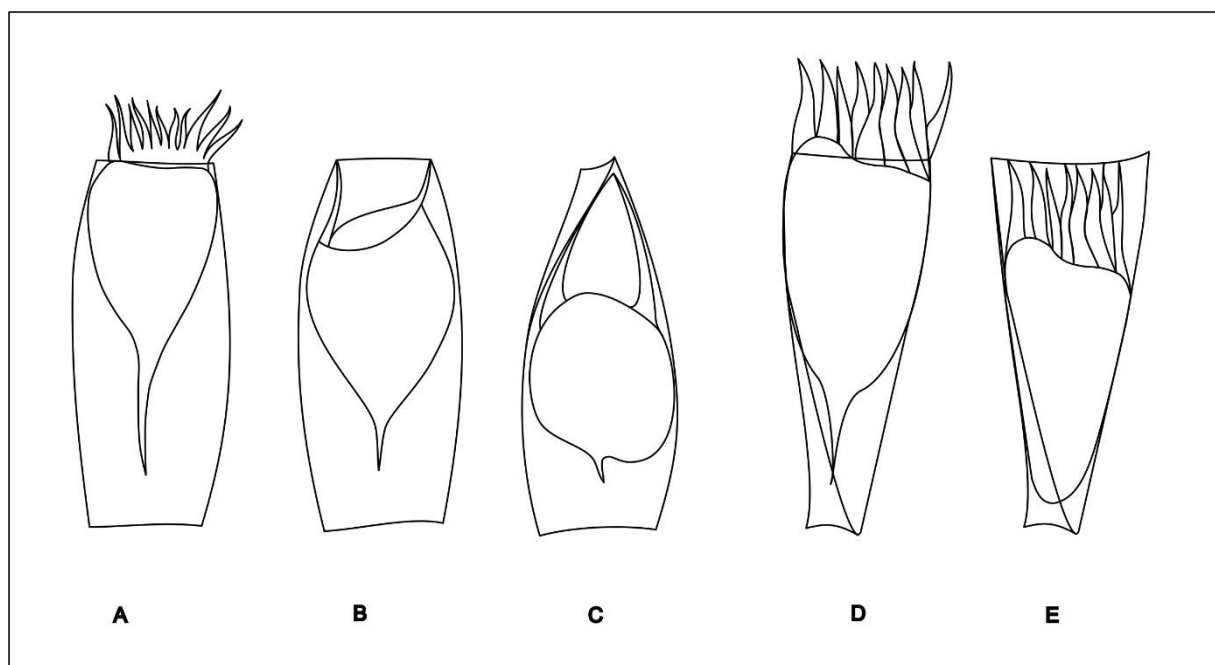


Рисунок 3.1 - Фазы закрытия и открытия замыкающего аппарата устья раковины *Dartintinnus alderae* (схема)



Рисунок 3.2 - Фазы закрытия и открытия замыкающего аппарата устья раковины *Dartintinnus alderae* (фото, $\times 400$)

Семейство Undellidae Kofoid and Campbell, 1929

Новое для Черного моря семейство

Род *Proplectella* Kofoid and Campbell, 1929

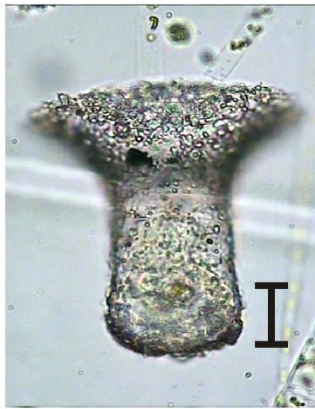
Новый для Черного моря род.

32. *Proplectella columbiana* (Wailes, 1925) (рисунок 3.3-И)

Новый для Черного моря вид. Эта очень маленькая раковинная инфузория. Длина раковинки варьирует от 20 до 35 мкм, диаметр входного отверстия – 20-25 мкм, длина хвостового отростка 2-3 мкм, диаметр отверстия в хвостовом отростке 1-2 мкм.

Впервые *P. columbiana* была обнаружена в мае 2002 г. в районе Равелина в Севастопольской бухте (ст. Равелин: 44,62N; 33,51E). Плотность ее составила $3,5 \cdot 10^3$ экз./м³, а биомасса 0,014 мг/м³. В дальнейшем этот вид мы регистрировали регулярно с апреля по ноябрь как в прибрежных водах, во время сезонных мониторинговых исследований, так и на глубоководных станциях в морских экспедициях. Обычно *P. columbiana* немногочисленна, ее плотность варьирует от 87 до $4,6 \cdot 10^3$ экз./м³, при этом биомасса, из-за мелких размеров, имеет очень низкие значения и колеблется в пределах от 0,0002 до 0,001 мг/м³. Но в июле 2009 года в Севастопольской бухте (ст. Сухарная балка: 44,61N; 33,59E), в августе 2011 года в центре западного шельфа (45,50N; 31,41E) и в декабре 2017 года в глубоководной части Черного моря нами были зафиксированы относительно высокие показатели обилия данного вида: $3,1 \cdot 10^4$ экз./м³ и 0,082 мг/м³ в бухте, $1,3 \cdot 10^4$ экз./м³ и 0,033 мг/м³ на шельфе и $1,7 \cdot 10^4$ экз./м³ и 0,083 мг/м³ в глубоководной части.

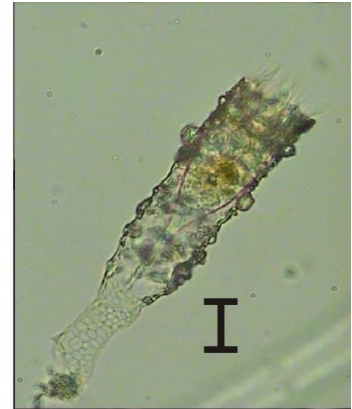
Данный вид находили в бухтах, заливах и проливах в Средиземном море [107; 196] и Тихом океане [85; 98; 255]. Во всех случаях он был малочисленным.



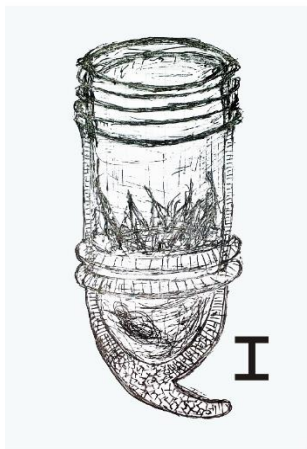
A



Б



B



Г



Д



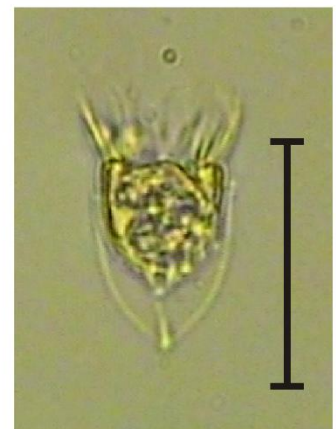
E



Ж



З



И

Рисунок 3.3 - *A* - *Tintinnopsis mortensenii*; *Б* - *Tintinnopsis* sp; *В* - *Rhizodomus tagatzi*; *Г* - *Favella brevis*; *Д* - *Salpingella decurtata*; *Е* - *Eutintinnus lususundae*; *Ж* - *E. tubulosus*; *З* - *E. apertus*; *И* - *Proplectella columbiana*. Масштаб 20 мкм

Таким образом, в результате наших исследований впервые обнаружено и изучено в Черном море 2 новых для этих региона семейства (*Undellidae*, *Eutintinnidae*), 5 родов (*Eutintinnus*, *Salpingella*, *Rhizodomus*, *Proplectella*, *Dartintinnus*) и 10 видов тинтиннид (*Tintinnopsis mortensenii*, *Rhizodomus tagatzi*, *Salpingella decurtata*, *Eutintinnus lususunndae*, *E. tubulosus*, *E. apertus*, *Proplectella columbiana*, *F. brevis*, *Tintinnopsis sp.*, *Dartintinnus alderae*). Последний вид описан нами как новый для науки [236]. В Азовском море новых таксонов тинтиннид нами обнаружено не было.

Таким образом, по нашим и литературным данным, в Черном и Азовском морях на сегодняшний день насчитывается 57 видов, которые относятся к 19 родам и 11 семействам (таблица 3.1).

Основную долю всех азово-черноморских тинтиннид составляют виды рода *Tintinnopsis* - 23 вида (40,4 %). Следующий по количеству видов род *Favella* - 5 видов (8,8 %), *Eutintinnus* насчитывает 4 вида (7,02 %). Следом идет род *Metacylis* – 3 вида и *Codonella* – 3 вида (по 5,3 %). Остальные роды представлены одним - двумя видами, их вклад составляет 1,8 % и 3,5 % соответственно.

Возможно, виды, впервые обнаруженные нами в указанных морях, являются вселенцами. Однако для проверки этого предположения необходим более детальный анализ особенностей распространения инфузорий с учетом влияния на этот процесс основных факторов среды.

Таблица 3.1 - Видовой состав тинтиннид Черного и Азовского морей (по литературным и собственным данным)

	Виды	Черное море	Азовское море
1.	<i>Amphorellopsiis acuta</i> Schmidt, 1901	+	-
2.	<i>Codonella aspera</i> Kofoid and Campbell, 1929	+	-
3.	<i>Codonella cratera</i> Ledy, 1887	+	-
4.	<i>Codonella lagenula</i> Clap. et Lach., 1858	+	-
5.	<i>Codonellopsiis morchella</i> Jörgensen, 1924	+	-
6.	<i>Codonellopsiis</i> sp.	+	-
7.	<i>Cyttarocylis ampulla</i> Bachy et al., 2012	+	-
8.	<i>Dartintinnus alderae</i> Smith et al., 2018	++	-
9.	<i>Dictyocysta mitra</i> Haeckel, 1873	+	-
10.	<i>Eutintinnus apertus</i> Kofoid and Campbell, 1929	++	-
11.	<i>Eutintinnus lususundae</i> Entz, 1885	++	+
12.	<i>Eutintinnus pectinis</i> Kofoid, 1905	-	+
13.	<i>Eutintinnus tubulosus</i> Kofoid and Campbell, 1939	++	-
14.	<i>Favella azorica</i> Jörgensen, 1924	+	-
15.	<i>Favella brevis</i> Kofoid and Campbell, 1929	++	-
16.	<i>Favella campanula</i> Jörgensen, 1924	+	-
17.	<i>Favella ehrenbergii</i> Clap. et Lach., 1858	+	-
18.	<i>Favella serrata</i> Jörgensen, 1924	+	-
19.	<i>Helicostomella subulata</i> Jörgensen, 1924	+	-
20.	<i>Leprotintinnus bottnicus</i> Jörgensen, 1900	-	+
21.	<i>Leprotintinnus pellucidum</i> (Cleve, 1899)	-	+
22.	<i>Metacylis jörgensenii</i> Kofoid and Campbell, 1929	+	-
23.	<i>Metacylis mediterranea</i> Jörgensen, 1924	+	-
24.	<i>Metacylis mereschkovskii</i> Kofoid and Campbell, 1939	+	-
25.	<i>Parafavella denticulata</i> Clap. et Lach., 1858.	+	-
26.	<i>Proplectella columbiana</i> Kofoid and Campbell, 1929	++	-
27.	<i>Rhizodomus tagatzi</i> Strelkow et Wirketis, 1950	++	-
28.	<i>Salpingella decurtata</i> Jörgensen, 1924	++	-
29.	<i>Stenosemella nivalis</i> (Meunier, 1910)	+	-
30.	<i>Stenosemella ventricosa</i> Clap. et Lach., 1858	+	-
31.	<i>Tintinnidium fluviatile</i> Stein, 1863	+	-
32.	<i>Tintinnidium mucicola</i> Daday, 1887	+	-
33.	<i>Tintinnopsis baltica</i> Brandt, 1896	+	+

Продолжение таблицы 3.1

	Виды	Черно е море	Азовское море
34.	<i>Tintinnopsis beroidea</i> Entz, 1884	+	+
35.	<i>Tintinnopsis campanula</i> Ehrenberg, 1840	+	-
36.	<i>Tintinnopsis compressa</i> Daday, 1887	+	-
37.	<i>Tintinnopsis cylindrica</i> Daday, 1886	+	+
38.	<i>Tintinnopsis davidovi</i> Daday, 1886	+	+
39.	<i>Tintinnopsis directa</i> Hada, 1964	+	+
40.	<i>Tintinnopsis fimbriata</i> Meunier, 1919	+	+
41.	<i>Tintinnopsis karajacensis</i> Brandt, 1908	+	+
42.	<i>Tintinnopsis kofoidi</i> Hada, 1932	+	+
43.	<i>Tintinnopsis lobiancoi</i> Daday, 1887	+	+
44.	<i>Tintinnopsis meunieri</i> Kofoid and Campbell, 1929	+	+
45.	<i>Tintinnopsis minuta</i> Wailes, 1925	+	+
46.	<i>Tintinnopsis mortensenii</i> Schmidt, 1902	+*	-
47.	<i>Tintinnopsis nucula</i> (Fol, 1884)	+	
48.	<i>Tintinnopsis parvula</i> Jörgensen, 1912	+	+
49.	<i>Tintinnopsis radix</i> Imhof, 1886	+	-
50.	<i>Tintinnopsis rossolimi</i> Morozovskaja, 1967	+	-
51.	<i>Tintinnopsis</i> sp.	+*	-
52.	<i>Tintinnopsis strigosa</i> Meunier, 1919	+	-
53.	<i>Tintinnopsis subacuta</i> Jorg., 1899	+	+
54.	<i>Tintinnopsis tocaninensis</i> Kofoid and Campbell, 1929	+	+
55.	<i>Tintinnopsis tubulosa</i> Levander 1900	+	+
56.	<i>Tintinnopsis urnula</i> Meunier, 1910	+	-
57.	<i>Xystonella lohmanni</i> Kofoid and Campbell, 1929	+	-

Примечание: звездочкой (*) обозначены виды, впервые зарегистрированные автором

РАЗДЕЛ 4 ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ТИНТИНИД АЗОВСКОГО И ЧЕРНОГО МОРЕЙ

4.1 Влияние температуры воды и солености на распространение тинтинид

Особенности распространения одноклеточных организмов представляют существенный интерес. Среди существующих к настоящему времени гипотез преобладают две.

Согласно одной из них (убиквитарной модели) считается, что одноклеточные организмы являются космополитами и их распространение лимитируется только факторами среды [77; 128; 201].

Согласно другой точки зрения (модели умеренной эндемичности) считается, что распространение видов одноклеточных определяется географическими факторами, к ним применимы те же подходы, что и по отношению к многоклеточным, только уровень эндемизма у одноклеточных ниже [77; 134; 135; 136].

Что касается тинтинид, то вопросы их распространения также неоднократно обсуждались в литературе. Как указано выше, были выделены несколько групп этих инфузорий по особенностям распространения [212]: космополитические, неретические, тепловодные, бореальные и южно-полярные.

При этом в большей степени рассматривается широтное распространение родов тинтинид, которое в значительной мере связано с температурой воды, либо температура прямо указывается в качестве основного фактора, определяющего распространение тинтинид [112].

Однако в пределах одного рода могут быть как теплолюбивые, так и холодолюбивые виды. Например, в пределах рода *Salpingella* есть виды, встречающиеся на разных широтах и при разных температурах (*S. decurtata*), только в холодных, арктических или антарктических водах (*S. laackmanni*, *S. faueri*), или

только в теплых (*S. subconica*); в составе рода *Codonellopsis* также есть теплолюбивые (*C. ostenfeldi*, *C. biedermani*, *C. americana*) и холодолюбивые (*C. glacialis*, *C. balechi*, *C. gaussi*) виды.

Также, в составах отдельных родов тинтиннид могут быть представлены как морские, так и пресноводные виды. Так внутри рода *Codonella* есть морские (*C. lagenula*, *C. aspera*, *C. amphorella*, *C. apicata*, *C. galea*, *C. perforata*, *C. acera*, *C. acuta* и т.д.) и пресноводный (*C. cratera*) виды, внутри рода *Tintinnopsis* также присутствуют пресноводные виды (*T. cylindrata*). Род *Tintinnidium* также включает в себя как морские (*T. mucicola*), так и пресноводные (*T. fluviatile*, *T. pucillum*, *T. semiciliatum*) виды [15; 112; 209].

К тому же, при таком анализе рассматривалось только присутствие или отсутствие отдельных родов в тех или иных регионах. Тем не менее, из этих данных видно, что роды тинтиннид распространены неравномерно, т.е. существуют какие-то факторы, которые лимитируют их наличие или отсутствие в том или ином регионе даже на родовом уровне.

Наш анализ базируется на собственных [6; 7; 8; 9; 11; 13; 22; 56; 62; 105; 142; 143; 181] и литературных [70; 75; 76; 80; 81; 82; 85; 95; 107; 108; 109; 110; 111; 112; 113; 129; 130; 131; 154; 155; 173; 174; 177; 178; 179; 180; 189; 196; 200; 207; 221; 247; 255] данных по распространению 605 видов тинтиннид.

При этом анализировались видовые списки тинтиннид из Средиземного моря (242 вида), Арктики (90 видов), Антарктики (207 видов), Атлантического океана (335 видов), Индийского океана (117 видов), Тихого океана (307 видов), Черного моря (57 видов), Азовского моря (19 видов).

Как показал наш анализ видовых списков, среди отмеченных в Черном и Азовском морях видов тинтиннид нет эндемиков этих акваторий.

Так, из отмеченных в Черном море видов 25 являются общими с Антарктикой (*Amphorellopsis acuta*, *Codonella aspera*, *Dictyocysta mitra*, *Eutintinnus apertus*, *E.*

lususundae, *E. tubulosus*, *Favella azorica*, *Helicostomella subulata*, *Salpingella decurtata*, *Stenosemella nivalis*, *S. ventricosa*, *Tintinnopsis baltica*, *T. beroidea*, *T. compressa*, *T. cylindrica*, *T. karajacensis*, *T. lobiancoi*, *T. meunieri*, *T. minuta*, *T. nucula*, *T. parvula*, *T. radix*, *T. tocaninensis*, *T. tubulosa*, *T. urnula*), а в Азовском – 11 видов (*E. lususundae*, *Tintinnopsis baltica*, *T. beroidea*, *T. cylindrica*, *T. karajacensis*, *T. lobiancoi*, *T. meunieri*, *T. minuta*, *T. parvula*, *T. tocaninensis*, *T. tubulosa*).

Общих с Пацификой в Черном море – 37 видов (*Amphorellopsis acuta*, *Codonella aspera*, *Codonellopsis morchella*, *Dictyocysta mitra*, *Eutintinnus apertus*, *E. lususundae*, *E. tubulosus*, *Favella azorica*, *F. campanula*, *F. ehrenbergii*, *F. serrata*, *Helicostomella subulata*, *Metacylis jörgensenii*, *M. mereschkowskii*, *Proplectella columbiana*, *Rhizodomus tagatzi*, *Salpingella decurtata*, *Stenosemella nivalis*, *S. ventricosa*, *Tintinnidium mucicola*, *Tintinnopsis baltica*, *T. beroidea*, *T. campanula*, *T. cylindrica*, *T. directa*, *T. karajacensis*, *T. kofoidi*, *T. lobiancoi*, *T. minuta*, *T. nitida*, *T. nucula*, *T. parvula*, *T. radix*, *T. subacuta*, *T. tocaninensis*, *T. tubulosa*, *Xystonella lohmani*), а общих с Азовским морем – 13 видов (*E. lususundae*, *E. pectinis*, *Tintinnopsis baltica*, *T. beroidea*, *T. cylindrica*, *T. directa*, *T. karajacensis*, *T. lobiancoi*, *T. minuta*, *T. parvula*, *T. subacuta*, *T. tocaninensis*, *T. tubulosa*).

Общих с Атлантикой в Черном море 39 видов (*Amphorellopsis acuta*, *Codonella aspera*, *Codonellopsis morchella*, *Dictyocysta mitra*, *Eutintinnus apertus*, *E. lususundae*, *E. tubulosus*, *Favella azorica*, *F. campanula*, *F. ehrenbergii*, *F. cerrata*, *Helicostomella subulata*, *Leprotintinnus bottnicus*, *L. pellucidus*, *Metacylis jörgensenii*, *M. mereschkowskii*, *Rhizodomus tagatzi*, *Salpingella decurtata*, *Stenosemella nivalis*, *S. ventricosa*, *Tintinnopsis baltica*, *T. beroidea*, *T. compressa*, *T. campanula*, *T. fimbriata*, *T. karajacensis*, *T. kofoidi*, *T. lobiancoi*, *T. minuta*, *T. mortensenii*, *T. nitida*, *T. nucula*, *T. parvula*, *T. radix*, *T. subacuta*, *T. tocaninensis*, *T. tubulosa*, *T. urnula*, *Xystonella lohmani*), а общих с Азовским морем – 12 видов (*Eutintinnus lususundae*, *Leprotintinnus bottnicus*, *L. pellucidus*, *Tintinnopsis baltica*, *T. beroidea*, *T. karajacensis*, *T. lobiancoi*, *T. minuta*, *T. parvula*, *T. subacuta*, *T. tocaninensis*, *T. tubulosa*).

Общих с Арктикой в Черном море - 21 вид (*Codonella lagenula*, *Eutintinnus apertus*, *Favella azorica*, *Helicostomella subulata*, *Leprotintinnus bottnicus*, *Leprotintinnus pellucidus*, *Stenosemella nivalis*, *S. ventricosa*, *Tintinnidium mucicola*, *Tintinnopsis baltica*, *T. beroidea*, *T. campanula*, *T. fimbriata*, *T. karajacensis*, *T. kofoidi*, *T. meunieri*, *T. nitida*, *T. parvula*, *T. subacuta*, *T. tubulosa*, *T. urnula*), а в Азовском – 9 видов (*Leprotintinnus bottnicus*, *L. pellucidus*, *Tintinnopsis baltica*, *T. beroidea*, *T. karajacensis*, *T. meunieri*, *T. parvula*, *T. subacuta*, *T. tubulosa*).

Общих с Индийским океаном в Черном море - 23 вида (*Amphorellopsis acuta*, *Dictyocysta mitra*, *Eutintinnus apertus*, *E. lususundae*, *Favella azorica*, *F. campanula*, *F. ehrenbergii*, *Helicostomella subulata*, *Metacylis jørgensenii*, *Rhizodomus tagatzi*, *Salpingella decurtata*, *Tintinnopsis baltica*, *T. beroidea*, *T. compressa*, *T. directa*, *T. karajacensis*, *T. lobiancoi*, *T. mortensenii*, *T. parvula*, *T. radix*, *T. tocaninensis*, *T. tubulosa*, *T. urnula*), а в Азовском – 8 видов (*Tintinnopsis baltica*, *T. beroidea*, *T. directa*, *T. karajacensis*, *T. lobiancoi*, *T. parvula*, *T. tocaninensis*, *T. tubulosa*).

Со Средиземном морем в Черном море - 31 общий вид (*Amphorellopsis acuta*, *Codonella aspera*, *Dictyocysta mitra*, *Eutintinnus apertus*, *E. lususundae*, *E. tubulosus*, *Favella azorica*, *F. brevis*, *F. campanula*, *F. ehrenbergii*, *F. serrata*, *Helicostomella subulata*, *Metacylis jørgensenii*, *M. mereschkowskii*, *Proplectella columbiana*, *Rhizodomus tagatzi*, *Salpingella decurtata*, *Stenosemella nivalis*, *S. ventricosa*, *Tintinnopsis baltica*, *T. beroidea*, *T. campanula*, *T. compressa*, *T. cylindrica*, *T. karajacensis*, *T. lobiancoi*, *T. minuta*, *T. mortensenii*, *T. parvula*, *T. radix*, *Xystonella lohmani*), а в Азовском – 9 видов (*E. lususundae*, *E. pectinis*, *Tintinnopsis baltica*, *T. beroidea*, *T. cylindrica*, *T. karajacensis*, *T. lobiancoi*, *T. minuta*, *T. parvula*).

Сходство видовых составов тинтиннид разных регионов Мирового океана анализировалось с помощью кластерного анализа по индексу фаунистического сходства Чекановского-Сёренсена (Ics).

Как видно из таблицы 4.1, максимальное фаунистическое сходство имеется между Атлантикой и Пацификой ($I_{cs} = 0,62$), чуть ниже оно для пары Атлантика – Средиземное море ($I_{cs} = 0,58$) и Пацифика – Средиземное море ($I_{cs} = 0,53$).

Самый низкий I_{cs} наблюдается в парах между Азовским морем и всеми остальными регионами - от 0,07 до 0,17. Исключение составляет черноморский список, где сходство с азовским списком относительно высокое: $I_{cs} = 0,43$.

Между Черным морем и остальными районами также наблюдаются невысокие значения I_{cs} . Индекс варьирует от 0,21 в парах со Средиземным морем, Атлантикой, Антарктикой и Пацификой, до 0,27 в паре с Индийским океаном и 0,28 в паре с Арктикой.

На дендрограмме, построенной по результатам кластерного анализа, видовые комплексы тинтиннид из разных регионов Мирового Океана подразделяются на две группы, в одну из которых вошли Арктика, Черное и Азовское моря, а во вторую – Антарктика, Средиземное море, Атлантика, Тихий и Индийский океаны (рисунок 4.1). Следует отметить, что данные результаты обладают значительной устойчивостью к возможным изменениям состава видовых комплексов. Результаты Bootstrap-анализа показали вероятность данных кластеров от 74 до 100 %.

Таблица 4.1 - Индексы фаунистического сходства (Чекановского-Сьёренсена) между разными регионами Мирового океана (по литературным и собственным данным)

	Средизем.	Индийский	Антарк.	Черное	Азовское	Пациф.	Атлант	Арктика
Средиземное	1	0,48	0,41	0,21	0,07	0,53	0,58	0,14
Индийский	0,48	1	0,36	0,27	0,14	0,45	0,46	0,18
Антрактика	0,41	0,36	1	0,21	0,10	0,42	0,44	0,18
Черное	0,21	0,27	0,21	1	0,43	0,21	0,21	0,28
Азовское	0,07	0,14	0,10	0,43	1	0,08	0,07	0,17
Пацифика	0,53	0,45	0,42	0,21	0,08	1	0,62	0,22
Атлантика	0,58	0,46	0,44	0,21	0,07	0,62	1	0,26
Арктика	0,14	0,18	0,18	0,28	0,17	0,22	0,26	1

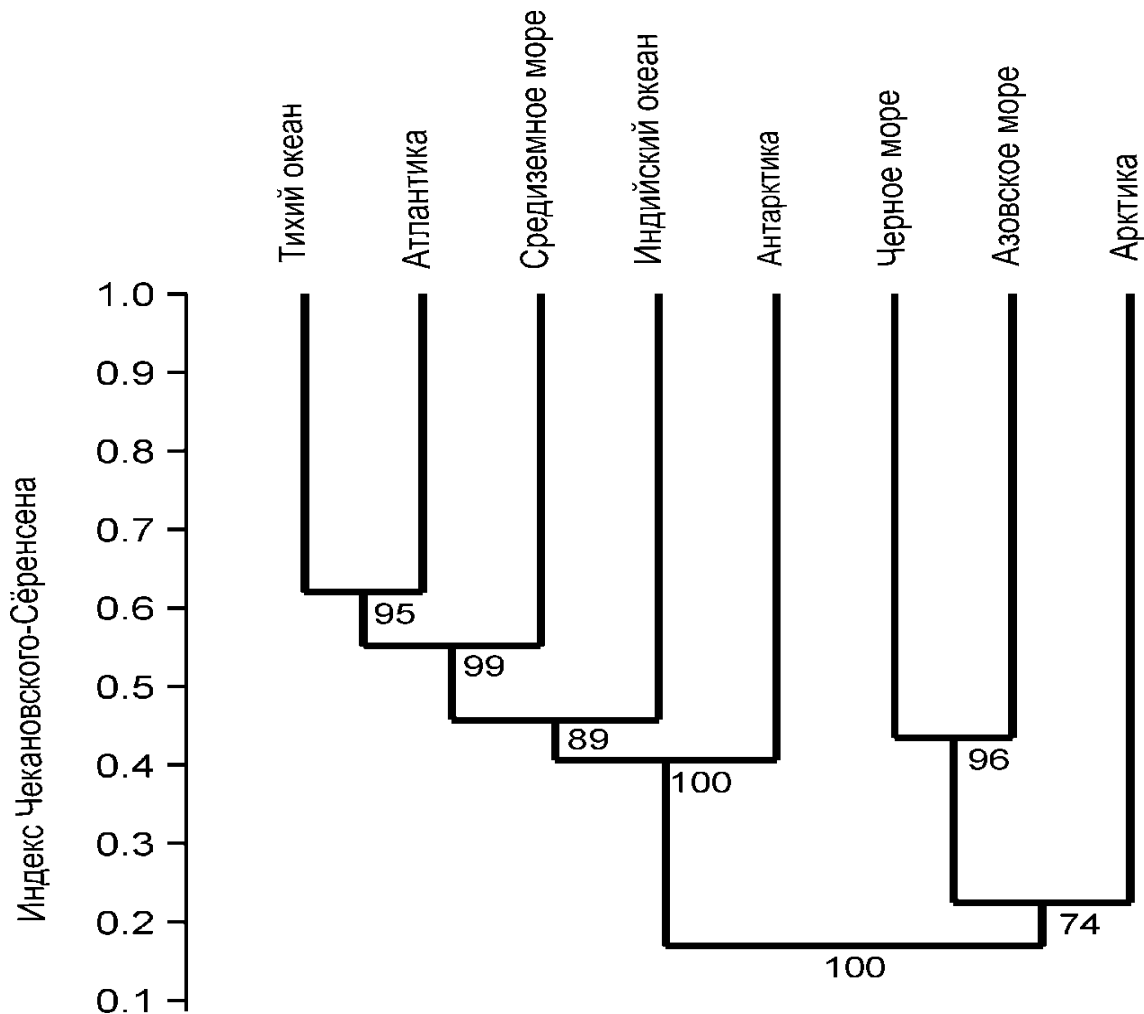


Рисунок 4.1 - Дендрограмма фаунистического сходства между разными регионами Мирового океана (по литературным и собственным данным). В узлах дендрограммы приведены результаты Bootstrap-анализа при 10000 случайных перестановках

Для того, чтобы выяснить, чем могут определяться выявленные сходства и различия между локальными фаунами тинтиннид, нами была проведена ординация видовых списков с помощью непараметрического многомерного шкалирования (n-MDS) (рисунок 4.2). Следует отметить, что, в связи с отсутствием собственных данных по температуре и солености в ряде регионов, эти данные в анализе не использовались (непрямая ординация).

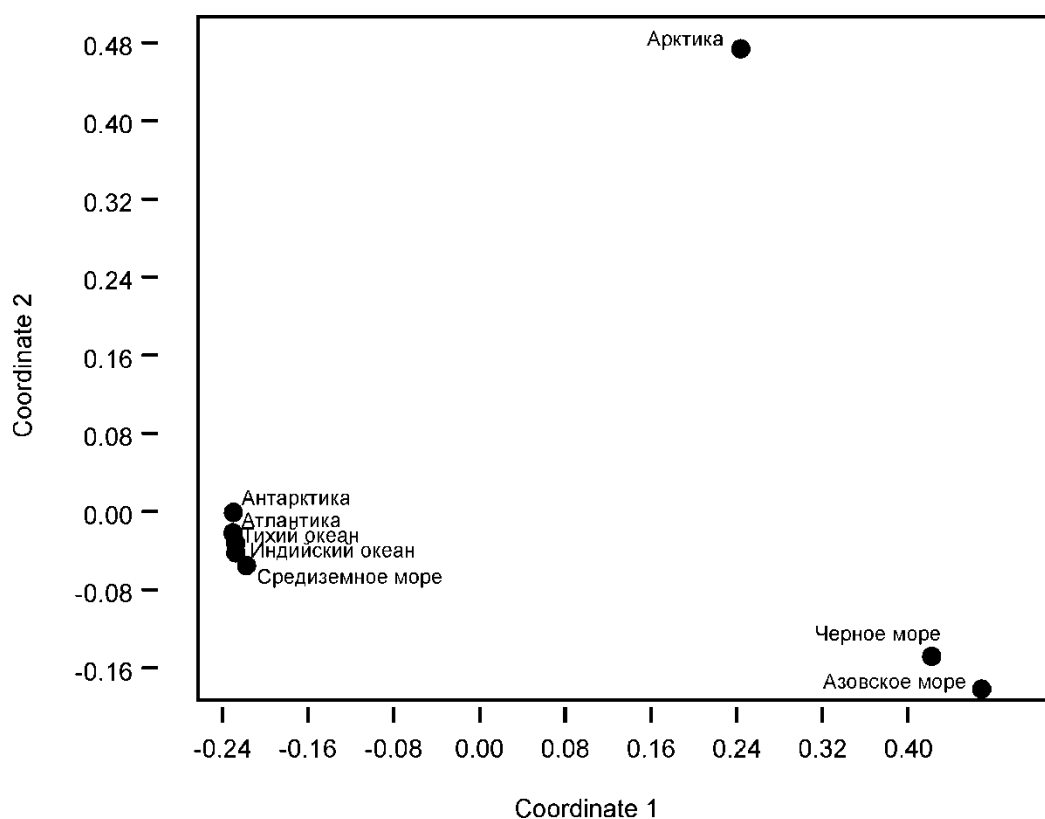


Рисунок 4.2 – Ординация видовых комплексов тинтиннид разных регионов Мирового океана (результаты непараметрического многомерного шкалирования)

На рисунке 4.2 отражена ординация видовых списков регионов по вертикали и по горизонтали, при этом можно наблюдать три четко обособленных группы. Видовой комплекс арктических видов максимально удален от других регионов (справа сверху). В противоположной, самой нижней правой части расположены

комплексы Черного и Азовское морей. В то же время Арктика, Черное и Азовское моря отграничены от других регионов в горизонтальном направлении, а Антарктика, Атлантика, Пацифика, Средиземное море и Индийский океан объединены в плотную группу, расположенную слева.

Стоит отметить, что из 90 видов тинтинид, указанных нами для Арктики, 20 видов отсутствует в списках других морских регионов. По нашему мнению [114], изоляция арктических морей на рисунок 4.2 во многом обеспечивается этим обстоятельством. В результате максимальное значение индекса фаунистического сходства (между Арктикой и Черным морем) не превышает 0,28 (табл.4.1).

С другой стороны, выделение Черного моря, Азовского и Арктического регионов как на рисунке 4.1, так и на рисунке 4.2, вероятно, связано с более низкой соленостью этих регионов. По нашим данным, на участках сбора соленость колеблется от 14,1 до 15,2 ‰ в Азовском море, от 16,0 до 18,0 ‰ в Черном море, тогда как в Аравийском море от 36,0 до 38,0 ‰ и от 33,4 до 34,3 ‰ в Антарктике.

Кроме того, арктические моря характеризуются значительными колебаниями по температуре и солености воды [69], с понижением солености, особенно вблизи эстуариев крупных сибирских рек.

Согласно существующей классификации водоемов по солености [47] Арктика, Черное и Азовское моря относятся к миксогалинным (солончатым) водоемам (от 0,5 до 30‰). Остальные регионы, материалы из которых имелись в нашем распоряжении (Атлантика, Антарктика, Средиземное море, Индийский океан) по солености относятся к эугалинным (морским) водоемам (от 30 до 40 ‰).

Соответственно, весьма вероятно, что основным фактором, обеспечившем отмеченную кластеризацию Арктики, Черного и Азовского морей (рисунок 4.1) является соленость, а ординация на рисунке 4.2 является результатом влияния как солености, так и температуры.

Подобный результат может быть связан с наличием экологических групп тинтиннид со сходной толерантностью к температуре и солености, которые и определяют состав сообществ тинтиннид в тех или иных регионах.

Например, обилие двух видов тинтиннид, которые наблюдаются только в антарктической области (зарегистрированные при температуре от $-0,1$ до $2,0$ °C и солености от $33,4$ до $34,3$ ‰) и, вероятно, являются эндемиками Антарктики, *Laackmaniella naviculaefera* (Laackmann, 1907) (рисунок 4.3) и *Codonellopsis glacialis* (Laackmann, 1909) (рисунок 4.4) отрицательно коррелируют с соленостью ($r = -0,37$ у *L. naviculaefera* и $r = -0,25$ у *C. glacialis*). При этом зафиксирована положительная корреляция ($r = 0,50$) между обилием *L. naviculaefera* и температурой (рисунок 4.3).

В свою очередь, обилие *Eutintinnus pinguis* (Kofoid and Campbell, 1929) (рисунок 4.5), обитающего в теплых водах (при температуре от $26,0$ до $29,0$ °C и солености от $37,0$ до $38,0$ ‰), демонстрирует отрицательную зависимость от температуры ($r = -0,68$). Напротив, обилие *Eutintinnus macilentus* (Jørgensen, 1924) (рисунок 4.6), другого вида, обнаруженного в подобных теплых условиях (температура от $25,0$ до $28,5$ °C, соленость от $36,0$ до $38,0$ ‰), демонстрирует положительную корреляцию с температурой ($r = 0,61$) [114].

Следует отметить, что какие-либо неучтенные нами факторы также могут влиять на распределение тинтиннид. Тем не менее, определяющее влияние температуры и солености на видовой состав тинтиннид представляется очевидным.

Наличие собственных данных по распространению тинтиннид в разных, отличающихся по климатическим условиям и солености регионах, позволило оценить диапазоны толерантности 80 видов тинтиннид к указанным выше факторам (таблица 4.2).

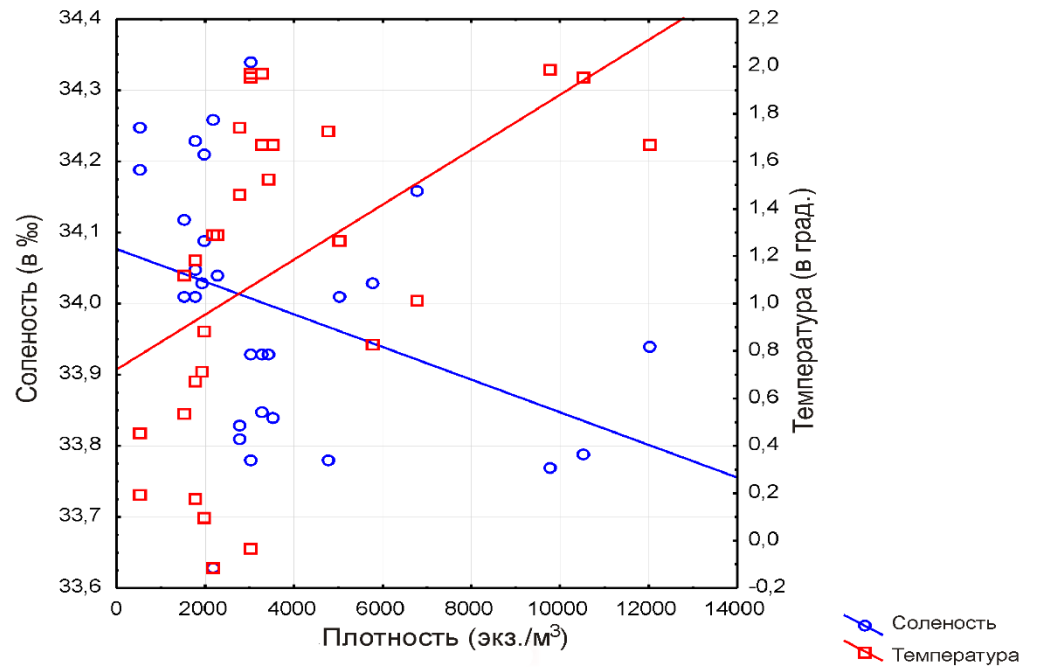


Рисунок 4.3 - Зависимость плотности *Laackmaniella naviculaefera* (Laackmann, 1907) от температуры и солености

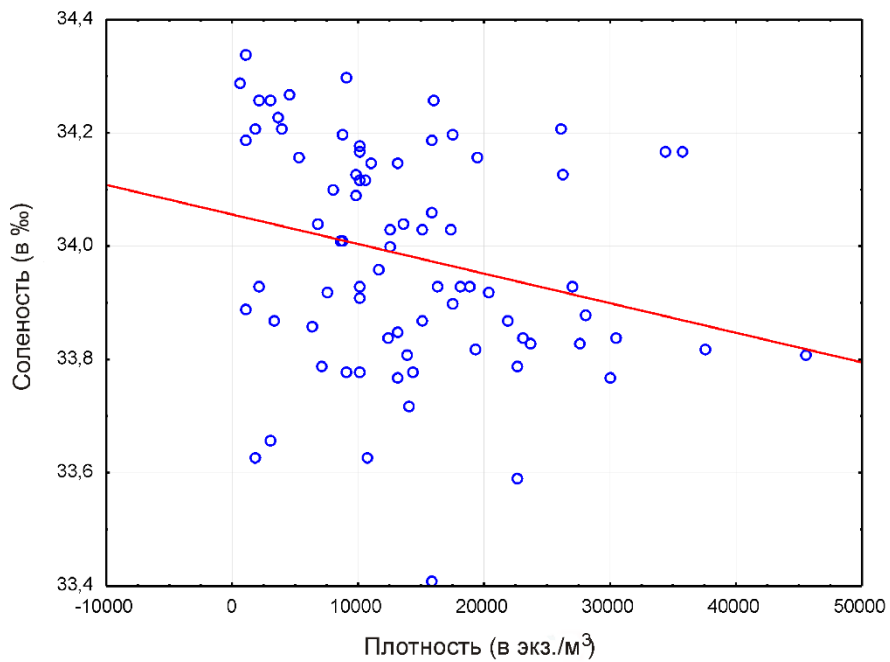


Рисунок 4.4 - Зависимость плотности *Codonellopsis glacialis* (Laackmann, 1909) от солёности

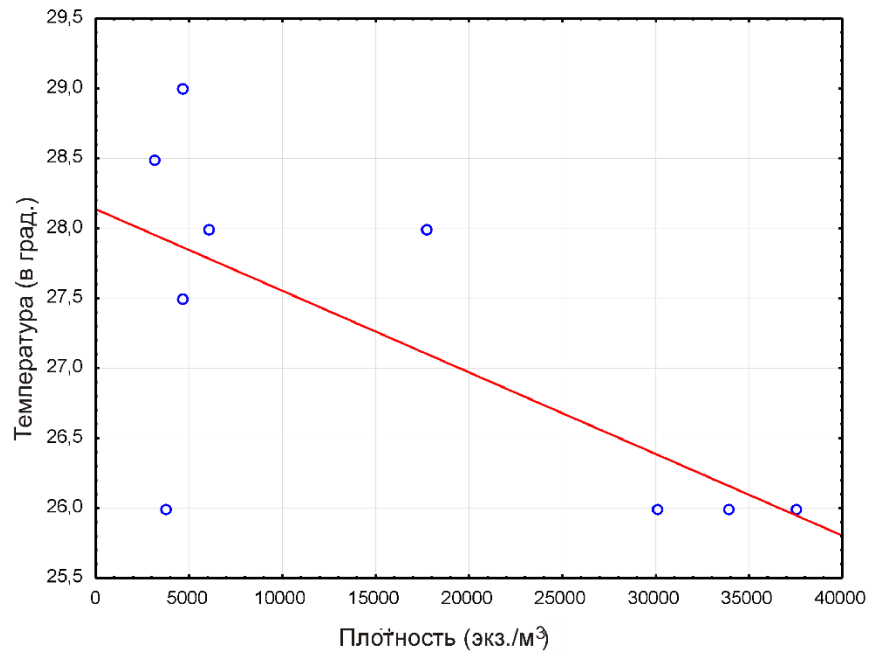


Рисунок 4.5 - Зависимость плотности *Eutimnna pinguis* (Kofoid and Campbell, 1929) от температуры

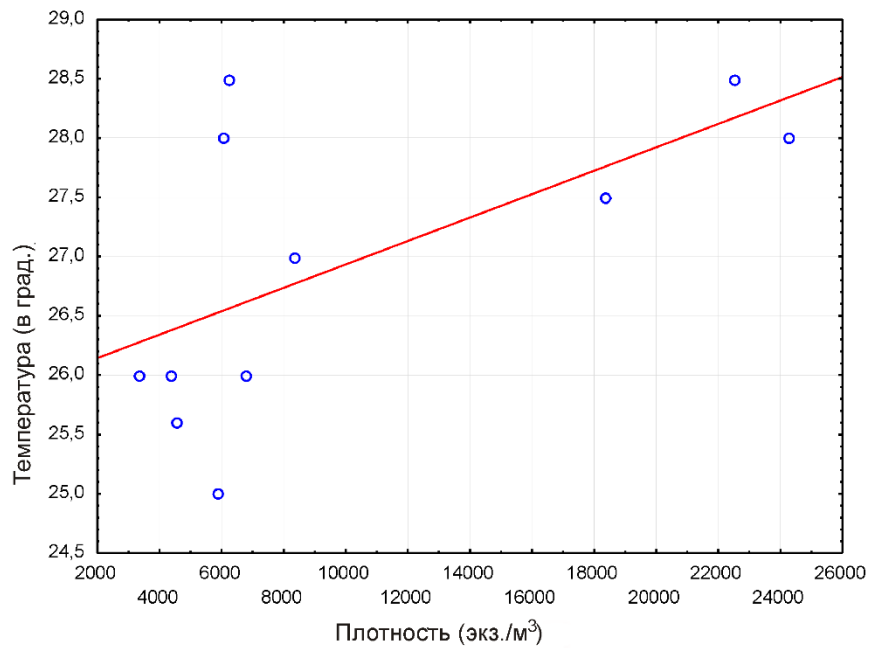


Рисунок 4.6 - Зависимость плотности *Eutimnna macilentus* (Jørgensen, 1924) от температуры

Таблица 4.2 - Диапазоны температуры (Т, °С) и солености (S, ‰), при которых были зарегистрированы исследуемые виды тинитиннид

	Вид	Толерантность по температуре, С	Толерантность по солености, ‰
1	<i>Acanthostomella conicoides</i>	28-29	37,5-38
2	<i>Acanthostomella norvegica</i>	28-29	36-38
3	<i>Amphorellopsis acuta</i>	9-28,5	17,6-36
4	<i>Amphorides amphora</i>	25-28	36,5-38
5	<i>Ascampbelliella armilla</i>	25-29	36-38
6	<i>Bursaopsis bursa</i>	0,09-1,12	34,3-34,34
7	<i>Climacocyliis scalaria</i>	27,5-28	37,5-38
8	<i>Climacocyliis scalaroides</i>	25-28,5	36-38
9	<i>Codonella lagenula</i>	6,9-12,6	17,92-18,5
10	<i>Codonellopsis americana</i>	28,5-29	37,5-38
11	<i>Codonellopsis balechi</i>	-0,11-1,97	33,8-34,34
12	<i>Codonellopsis biedermaani</i>	26-29	37-38
13	<i>Codonellopsis gaussi</i>	0,1-1,97	33,7-34,21
14	<i>Codonellopsis glacialis</i>	-0,11-1,99	33,41-34,34
15	<i>Codonellopsis ostenfeldi</i>	25-28	36,5-38
16	<i>Codonellopsis schabi</i>	25-27	36,5-37,5
17	<i>Craterella aperta</i>	25,6-28	36-38
18	<i>Cymatocyliis convalaria</i>	-0,11-1,97	33,78-34,34
19	<i>Cymatocyliis drygalskii</i>	-0,03-1,19	34,01-34,34
20	<i>Cymatocyliis labiosa</i>	0,57-1,12	34,2-34,34
21	<i>Cymatocyliis vanhoffeni</i>	1,12-1,19	34,2-34,34
22	<i>Dadaiella ganymedes</i>	25-28,5	36-38
23	<i>Dartintinnus alderae</i>	23-27	15,5-18,6
24	<i>Dictyocysta elegans var. lepida</i>	27,5-28	37,5-38
25	<i>Dictyocysta lepida</i>	25-26	36,5-37
26	<i>Epiplocyliis acuta</i>	27,5-28,5	36,5-37
27	<i>Eutintinnus apertus</i>	14-28,5	15-36
28	<i>Eutintinnus conicus</i>	27,5-28	37,5-38
29	<i>Eutintinnus fraknoi</i>	26-27,5	37-38
30	<i>Eutintinnus lususundae</i>	15-28,5	17-36
31	<i>Eutintinnus macilentus</i>	25-28,5	36-38
32	<i>Eutintinnus pinguis</i>	26-29	37-38
33	<i>Eutintinnus stramentus</i>	26-28	36-38
34	<i>Eutintinnus tenuis</i>	25-26	36,5-37
35	<i>Eutintinnus tubulosus</i>	22,5-29	15-36
36	<i>Favella azorica</i>	25,5-26	36-37
37	<i>Favella campanula</i>	26-26,5	37-37,5
38	<i>Favella ehrenbergii</i>	12-28	17-36

Продолжение таблицы 4.2

№	Вид	Толерантность по температуре, °С	Толерантность по солености, ‰
39	<i>Helicostomella longa</i>	28-28,5	37,5-38
40	<i>Laackmaniella naviculaefera</i>	-0,11-1,99	33,63-34,34
41	<i>Leprotintinnus pelucidus</i>	25-25,5	11,2-11,5
42	<i>Metacylis corbula</i>	27,5-28	36,5-37,5
43	<i>Metacylis jørgensenii</i>	26-27	17,8-36
44	<i>Metacylis mereschkowskii</i>	14-27,4	15-18,6
45	<i>Metacylis tropica</i>	25-29	36-38
46	<i>Proplectella claparedei</i>	25-26	36,5-37
47	<i>Proplectella columbiana</i>	11-27	16,85-18,6
48	<i>Protorhabdonella curta</i>	25-29	36-38
49	<i>Protorhabdonella simplex</i>	26-26,5	37-38
50	<i>Protorhabdonella striatura</i>	27,5-28	36,5-37,5
51	<i>Rhabdonella cornucopia</i>	28-28,5	37,5-38
52	<i>Rhabdonella elegans</i>	27,5-28	36,5-38
53	<i>Rhabdonella striata</i>	27,5-28	36,5-37
54	<i>Rhizodorus tagatzi</i>	15-28	17,5-36
55	<i>Salpingella decurtata</i>	-0,03-25,6	17,4-34,27
56	<i>Salpingella faurei</i>	0,18-1,12	34,23-34,3
57	<i>Salpingella laackmanni</i>	0,18-1,67	33,84-34,23
58	<i>Salpingella subconica</i>	25,5-26	37-37,5
59	<i>Steenstrupiella gracilis</i>	28-28,5	37,5-38
60	<i>Stenosemella nivalis</i>	6-27,5	5,5-37
61	<i>Stenosemella ventricosa</i>	10-12	14-18
62	<i>Tintinnidium mucicola</i>	9-27,5	17,6-18,4
63	<i>Tintinnopsis beroidea</i>	7-28	16-36
64	<i>Tintinnopsis campanula</i>	9-24	17,5-18,21
65	<i>Tintinnopsis compressa</i>	20-24	17,5-18
66	<i>Tintinnopsis cylindrica</i>	8-28	5,5-37
67	<i>Tintinnopsis fimbriata</i>	6,5-28	3,5-37
68	<i>Tintinnopsis kofoidi</i>	6-28	10-37
69	<i>Tintinnopsis lacustris</i>	16-25	17,5-17,8
70	<i>Tintinnopsis lata</i>	25,5-26	37-37,5
71	<i>Tintinnopsis lobiancoi</i>	8-28	9,8-17,88
72	<i>Tintinnopsis minuta</i>	6-28	6,0-18,0
73	<i>Tintinnopsis mortensenii</i>	15,4-27	17,8-36
74	<i>Tintinnopsis nana</i>	26-28,5	37-38
75	<i>Tintinnopsis parvula</i>	5,9-27,5	3,5-17,6
76	<i>Tintinnopsis sacculus</i>	26-27,5	37-37,5
77	<i>Tintinnopsis subacuta</i>	25,5-27	5,5-11,5
78	<i>Tintinnopsis tocaninensis</i>	9-29	17,8-36
79	<i>Tintinnopsis tubulosa</i>	8-28	9,8-18
80	<i>Tintinnopsis urnula</i>	16,1-28,5	3,5-38

Анализ данных, представленных в таблице 4.2, позволил распределить все виды на следующие 6 экологических групп:

- По отношению к температуре:

Эвритермные, отмечены при температуре -0.03 до 29.0 °C (16 видов): *Amphorellopsis acuta*, *Favella ehrenbergii*, *Proplectella columbiana*, *Salpingella decurtata*, *Stenosemella nivalis*, *Tintinnopsis tubulosa*, *T. lobiancoi*, *T. campanula*, *T. minuta*, *T. beroidea*, *T. tocanensis*, *T. kofoidi*, *T. cylindrica*, *T. fimbriata*, *T. parvula*, *Tintinnidium mucicola*.

Стенотермные теплолюбивые, отмеченные при температуре от 14.0 до 29.0 °C (51 вид): *Acanthostomella norvegica*, *A. conicoides*, *Amphorides amphora*, *Ascampbelliella armilla*, *Craterella aperta*, *Codonellopsis schabi*, *C. ostenfeldi*, *C. biedermaani*, *C. americana*, *Climacocylis scalaroides*, *C. scalaria*, *Dictyocysta lepida*, *D. elegans* var. *lepida*, *Dadayiella ganymedes*, *Dartintinnus alderae*, *Epillocylis acuta*, *Eutintinnus apertus*, *E. lususundae*, *E. stramentus*, *E. tenuis*, *E. tubulosus*, *E. pinguis*, *E. macilentus*, *E. fraknoi*, *E. conicus*, *Favella campanula*, *F. azorica*, *Helicostomella longa*, *Leptotintinnus pelucidus*, *Metacylis tropica*, *M. corbula*, *M. jorgensenii*, *M. mereschkowskii*, *Protorhabdonella simplex*, *P. striatura*, *P. curta*, *Proplectella claparedei*, *Rhabdonella elegans*, *R. cornucopia*, *R. striata*, *Rhizodomus tagatzi*, *Salpingella subconica*, *Steenstrupiella gracilis*, *Tintinnopsis compressa*, *T. lacustris*, *T. mortensenii*, *T. subacuta*, *T. nana*, *T. lata*, *T. sacculus*, *T. urnula*.

Стенотермные холодолюбивые, отмеченные при температуре от -0.1 до 12.6 °C (13 видов): *Bursaopsis bursa*, *Codonella lagenula*, *Codonellopsis glacialis*, *C. balechi*, *C. gaussi*, *Cymatocylis labiosa*, *C. vanhoeffeni*, *C. drygalskii*, *C. convalaria*, *Laackmaniella naviculaefera*, *Salpingella faurei*, *S. laackmanni*, *Stenosemella ventricosa*.

- По отношению к солености:

Эвригалинные, отмеченные при солености от 3,5 до 38,0 ‰ (6 видов): *Stenosemella nivalis*, *Tintinnopsis urnula*, *T. fimbriata*, *T. cylindrica*, *T. kofoidi*, *T. lobiancoi*.

Стеногалинные, приуроченные к миксогалинным (солончатым) водам, отмеченные при солености от 5,5 до 36,0 ‰ (25 видов):

Amphorellopsis acuta, *Codonella lagenula*, *Dartintinnus alderae*, *Eutintinnus apertus*, *E. lususundae*, *E. tubulosus*, *Favella ehrenbergii*, *Leprotintinnus pelucidus*, *Metacylis jørgensenii*, *M. mereschkowskii*, *Proplectella columbiana*, *Rhizodomus tagatzi*, *Salpingella decurtata*, *Stenosemella ventricosa*, *Tintinnopsis beroidea*, *T. campanula*, *T. compressa*, *T. lacustris*, *T. minuta*, *T. mucicola*, *T. mortensenii*, *T. parvula*, *T. subacuta*, *T. tubulosa*, *T. tocaninensis*.

Стеногалинные, приуроченные к эугалинным (морским) водам, отмеченные при солености от 36,0 до 38,0 ‰ (49 видов): *Ascampbelliella armilla*, *Amphorides amphora*, *Acanthostomella norvegica*, *A. conicoides*, *Bursaopsis bursa*, *Codonellopsis americana*, *C. balechi*, *C. biedermanni*, *C. gaussi*, *C. glacialis*, *C. ostenfeldi*, *C. schabi*, *Climacocylis scalaroides*, *C. scalaria*, *Craterella aperta*, *Cymatocylis labiosa*, *C. vanhoffeni*, *C. drygalskii*, *C.s convalaria*, *Dadayiella ganymedes*, *Dictyocysta lepida*, *D.elegans* var. *lepida*, *Eutintinnus conicus*, *E. fraknoi*, *E. macilentus*, *E. pinguis*, *E. stramentus*, *E. tenuis*, *Epiplocylis acuta*, *Favella azorica*, *F. campanula*, *Helicostomella longa*, *Laackmaniella naviculaefera*, *Metacylis corbula*, *M. tropica*, *Protorhabdonella curta*, *P. simplex*, *P. Striatura*, *Proplectella claparedei*, *Rhabdonella cornucopia*, *R. elegans*, *Rhabdonella striata*, *Salpingella faurei*, *S. laackmanni*, *S. subconica*, *Steenstrupiella gracilis*, *Tintinnopsis lata*, *T. nana*, *T. sacculus*.

Таким образом,

1. Изученные нами виды тинтиннид могут быть отнесены к 6 экологическим группам: эвритермные, стенотермные теплолюбивые, стенотермные холодолюбивые,

эвригалинные, стеногалинные, приуроченные к миксогалинным водам и стеногалинные, приуроченные к эугалинным водам.

2. Состав видовых комплексов тинтиннид в разных регионах Мирового океана связан с температурой и соленостью воды, что определяет представленность в них видов из тех или иных экологических групп.

3. Тинтинниды являются космополитными организмами, состав видовых комплексов которых лимитируется абиотическими факторами (температура и соленость). Географические факторы не влияют на распространение тинтиннид, что соответствует убиквитарной модели распространения протистов.

4. Эндемичных тинтиннид в Черном и Азовском морях не выявлено. Видовые списки тинтиннид Черного и Азовского морей являются частью списков более крупных бассейнов Мирового океана.

4.2 Распределение тинтиннид по разным регионам Черного и Азовского морей

До сих пор не предпринимались попытки установить, каким образом распределены виды тинтиннид по акваториям Черного и Азовского морей – равномерно, или существуют видовые комплексы, характерные для отдельных регионов.

Черное и Азовское моря характеризуются рядом особенностей, отличающих их от других акваторий Мирового океана.

В частности, это внутренние моря, водообмен которых с открытыми водами океана сильно ограничен.

В результате, данные моря, суммарный объем речного стока в которые более чем на одну треть превышает расход на испарение, характеризуются значительно более низкой соленостью, чем в океане - около 18 ‰ у поверхности в Черном море и 14 ‰ в Азовском море [3].

Видимо, за счет такого фактора как низкая соленость, видовой состав тинтиннид Черного и особенно Азовского морей относительно беден.

Черное море в разных своих частях имеет различные показатели солености поверхностных вод. Так, наиболее распреснены поверхностные воды мелководной северо-западной части моря за счет поступления туда вод Дуная, Днестра и Днепра (соленость в этих регионах может понижаться до 15 ‰ и ниже). В глубоководной части моря в результате смешивания с более солеными глубинными водами, соленость может достигать 20 ‰ и более. А у выхода из Босфорского пролива можно обнаружить воду с соленостью близкой к 30 ‰ [24]. Восточная часть характеризуется коротким шельфом и, как следствие, активным перемешиванием поверхностных вод с глубинными. Несмотря на большое количество мелких рек, стекающих с гор Кавказа, за счет активной динамики вод, соленость в этом регионе составляет около 17-18 ‰.

Для анализа особенностей распространения тинтиннид в Черном и Азовском морях нами были выделены семь условных регионов, для характеристики пяти из которых (Прибрежье Крыма, Прибрежье Кавказа, Северо-западный шельф, Глубоководная часть, Азовское море) мы использовали собственные данные по видовому составу, встречаемости и обилию тинтиннид, а для двух регионов (Синопский залив, Прибрежье Болгарии и Румынии) использовали литературные данные по видовому составу тинтиннид. Краткие характеристики регионов и состав обитающих в них видовых комплексов тинтиннид приведены ниже.

В связи с тем, что распределение полученных нами суммарных для каждого региона показателей обилия тинтиннид не соответствовало нормальному, вычислялись не средние этих величин, а медианы.

Прибрежье Крыма. Прибрежье Крыма включает в себя шельф вдоль линии побережья полуострова, где глубина не превышает 100 м, Каркинитский, Феодосийский заливы, Севастопольскую, Балаклавскую и Ласпинскую бухты, район Керченского пролива. В прибрежных и мелководных районах заливов температура воды может понижаться зимой до минус 1 °С и замерзать, а летом прогреваться до 28,5 °С. Соленость воды может меняться от 15,4 (в эстуарных зонах) до 18,6 ‰, а в отдельные летние месяцы достигать даже 20,5 ‰.

Средняя температура воды в данном регионе в период сбора проб составила $16,05 \pm 5,42$ °С, а средняя соленость - $17,73 \pm 1,62$ ‰.

В данном регионе нами были исследованы пробы с 270 станций и было зафиксировано наибольшее видовое богатство тинтиннид – 32 вида, 14 из впервые зарегистрированы в регионе (таблица 4.3).

Таблица 4.3 - Видовой состав, плотность, биомасса и встречаемость тинтиннид Прибрежья Крыма

	Вид	Н _{ср} , экз./м ³	В _{ср} , мг/м ³	Встречаемость R, %
1	<i>Amphorellopsis acuta</i>	252668	9,778	6,3
2	<i>Codonella lagenula</i>	265	0,004	0,4
3	<i>Dartintinnus alderae</i>	3913592	24,471	2,2
4	<i>Eutintinnus apertus</i>	4838	0,515	4,1
5	<i>Eutintinnus lususundae</i>	14380	3,077	25,9
6	<i>Eutintinnus tubulosus</i>	238296	2,703	11,1
7	<i>Favella azorica</i>	1213	0,071	0,4
8	<i>Favella brevis</i>	2149	0,384	0,7
9	<i>Favella campanula</i>	507	0,117	0,4
10	<i>Favella ehrenbergii</i>	24441	1,617	19,6
11	<i>Metacylis jorgensenii</i>	71674	0,974	2,2
12	<i>Metacylis mereschkowskii</i>	11989	0,212	23,7
13	<i>Proplectella columbiana</i>	5346	0,015	3,7
14	<i>Rhizodomus tagatzi</i>	12819	0,415	5,2
15	<i>Salpingella decurtata</i>	37399	0,032	12,6
16	<i>Stenosemella nivalis</i>	15202	0,198	35,2
17	<i>Stenosemella ventricosa</i>	70046	1,681	18,1
18	<i>Tintinnidium mucicola</i>	39649	1,759	7,8
19	<i>Tintinnopsis beroidea</i>	3891	0,046	14,8
20	<i>Tintinnopsis campanula</i>	1502	0,247	6,3
21	<i>Tintinnopsis compressa</i>	21327	0,446	3,3
22	<i>Tintinnopsis cylindrica</i>	10763	0,083	6,7
23	<i>Tintinnopsis fimbriata</i>	36736	0,906	8,5
24	<i>Tintinnopsis kofoidi</i>	6803	0,085	11,9
25	<i>Tintinnopsis lobiancoi</i>	72404	1,041	12,6
26	<i>Tintinnopsis minuta</i>	439542	0,244	16,3
27	<i>Tintinnopsis mortensenii</i>	2827	0,165	1,1
28	<i>Tintinnopsis parvula</i>	8125	0,047	0,4
29	<i>Tintinnopsis sp.</i>	246	0,012	1,1
30	<i>Tintinnopsis tocaninensis</i>	103666	4,119	3,3
31	<i>Tintinnopsis tubulosa</i>	60062	4,798	12,2
32	<i>Tintinnopsis urnula</i>	12188	0,201	7,4

Медиана плотности тинтиннид в регионе составила 1896 экз./м³, биомассы 0,06 мг/м³ (рисунки 4.19, 4.20).

По отношению к температуре виды относятся к трем выделенным нами ранее экологическим группам: - 16 видов относится к эвритермной группе (*Amphorellopsis acuta*, *F. ehrenbergii*, *Proplectella columbiana*, *Salpingella decurtata*, *Stenosemella nivalis*, *Tintinnidium mucicola*, *Tintinnopsis beroidea*, *T. campanula*, *T. cylindrica*, *T. fimbriata*, *T. lobiancoi*, *T. minuta*, *T. parvula*, *T. tocaninensis*, *T. tubulosa*, *T. kofoidi*), 14 к теплолюбивой (*Dartintinnus alderae*, *Tintinnopsis compressa*, *T. mortensenii*, *T. urnula*, *T. sp.*, *Eutintinnus apertus*, *E. lususundae*, *E. tubulosus*, *Favella azorica*, *F. brevis*, *F. campanula*, *Metacylis jorgensenii*, *M. mereschkowskii*, *Rhizodorus tagatzi*, *T. sp.*), 2- к холодолюбивой (*Stenosemella ventricosa*, *Codonella lagenula*).

По отношению к солености тинтинниды региона относятся к 3 экологическим группам - 5 эвригалинных видов (*Stenosemella nivalis*, *Tintinnopsis. cylindrica*, *T. fimbriata*, *T. kofoidi*, *T. urnula*), 24 стеногалинных, приуроченных к миксогалинным водам видов (*Amphorellopsis acuta*, *Codonella. lagenula*, *Dartintinnus alderae*, *Eutintinnus apertus*, *E. lususundae*, *E. tubulosus*, *Favella ehrenbergii*, *Metacylis jorgensenii*, *M. mereschkowskii*, *Proplectella columbiana*, *Rhizodorus tagatzi*, *Salpingella decurtata*, *Stenosemella ventricosa*, *Tintinnidium mucicola*, *Tintinnopsis beroidea*, *T. campanula*, *T. compressa*, *T. lobiancoi*, *T. minuta*, *T. mortensenii*, *T. parvula*, *T. tocaninensis*, *T. tubulosa*, *T. sp.*) и 3 стеногалинных, приуроченных к эугалинным водам видов (*Favella azorica*, *F. brevis*, *F. campanula*).

По значениям коэффициента встречаемости константных и регулярных видов в данном регионе не зафиксировали. Нерегулярных видов зафиксировано 2 - *Stenosemella nivalis* (35 %), *E. lususundae* (26 %). Остальные 30 видов оказались случайными ($R < 25$ %) (таблица 4.3).

Экстремально высокие значения плотности в периоды сезонной активности демонстрировал мелкий вид *Dartintinnus alderae* ($N_{\text{макс.}} = 19,6 \cdot 10^6$ экз./м³), его доля

составила 72 % от общей плотности. Поэтому, несмотря на то, что коэффициент встречаемости очень низкий ($R = 2,2 \%$), средние значения плотности этого вида существенно выше, чем у остальных видов ($N_{\text{ср}} = 3,9 \cdot 10^6$ экз./м³). Например, у близкого по размерам вида *Tintinnopsis minuta*, плотность достигала сходных величин ($N_{\text{макс.}} = 14,3 \cdot 10^6$ экз./м³), а встречаемость 16,3 %, тем не менее, среднее значение плотности *T. minuta* было на порядок ниже ($N_{\text{ср}} = 4,4 \cdot 10^5$ экз./м³), а доля составила только 8 % (рисунок 4.7).

На остальные 30 видов пришлось всего 20 % от общей плотности.

Еще один вид, *Amphorellopsis acuta*, впервые зарегистрированный нами в прибрежье Крыма в 2011 году, практически сразу дал вспышку развития, достигнув максимальной плотности $3,8 \cdot 10^6$ экз./м³. Тем не менее, усредненные значения плотности данного вида, при сравнительно низком коэффициенте встречаемости ($R=6,3 \%$), были значительно ниже плотности *D. aldearae* и составили $2,5 \cdot 10^5$ экз./м³, а доля его в таксономической структуре по плотности не превышала 5 %.

Сходным образом ведут еще несколько видов. Так *Eutintinnus tubulosus*, зарегистрированный впервые в прибрежных водах Крыма в 2001 г, достигал значений, ($N_{\text{макс.}} = 3,6 \cdot 10^6$ экз./м³), соизмеримых с *A. acuta*. Усредненные показатели плотности этого вида ($N_{\text{ср}} = 2,4 \cdot 10^5$ экз./м³) и доли (4,4 %) также сходны с *A. acuta*, а встречаемость выше почти вдвое ($R=11,1 \%$).

Salpingella decurtata, которая впервые была обнаружена нами в 2008 г, также достигала высоких значений плотности ($N_{\text{макс.}} = 9,4 \cdot 10^5$ экз./м³). При встречаемости 12,6 %, среднее значение плотности составило $3,7 \cdot 10^4$ экз./м³, а доля 1 %.

Tintinnopsis tocantinensis известен нам в прибрежье Крыма с 2009 г. Максимальные значения плотности, которые мы зафиксировали, составили $6 \cdot 10^5$ экз./м³, что на порядок ниже вышеуказанных видов, но при низком значении встречаемости ($R = 3,3 \%$), средние показатели плотности незначительно ниже ($N_{\text{ср}} = 1,04 \cdot 10^5$ экз./м³), доля 2 %.

E. lususundae, впервые зарегистрированный в 2001 г, достигал плотности $4,04 \cdot 10^5$ экз./м³. При значительной встречаемости ($R = 25,9 \%$), средние значения плотности были сравнительно небольшими ($N_{\text{ср}} = 1,4 \cdot 10^4$ экз./м³), доля 0,3 %.

Rhizodomus tagatzi - еще один вид, впервые отмеченный нами в прибрежье Крыма в 2009 г. Его плотность также достигала значительных показателей ($N_{\text{макс.}} = 1,01 \cdot 10^5$ экз./м³). При встречаемости ($R = 5,2 \%$), средняя плотность составила $1,3 \cdot 10^4$ экз./м³, доля 0,2 %.

Proplectella columbiana и *Eutintinnus apertus*, впервые зарегистрированные в 2002 г, имели следующие показатели: $N_{\text{макс.}} = 3,1 \cdot 10^4$ экз./м³ и $2,2 \cdot 10^4$ экз./м³ соответственно. Встречаемость $R = 3,7 \%$ и $4,1 \%$ соответственно, средняя плотность $N_{\text{ср}} = 5,3 \cdot 10^3$ и $4,8 \cdot 10^3$ экз./м³ соответственно, а доля по 0,1 % для каждого вида.

Еще 5 видов, впервые отмеченных нами, *Favella azorica*, *F. campanula*, *F. brevis*, *T. mortensenii* и *T. sp.* имели самый низкий коэффициент встречаемости (R варьирует от 0,4 до 1,1 %) и низкую плотность. Их доля в таксономической структуре также ничтожна – не превышала 0,05 %.

Что касается видов-аборигенов, то кроме упомянутого выше *T. minuta*, высокой степени развития в прибрежье Крыма достигали следующие виды:

S. ventricosa ($N_{\text{макс.}} = 2,5 \cdot 10^6$ экз./м³, доля – 1,3 %), *T. lobiancoi* ($N_{\text{макс.}} = 2,05 \cdot 10^6$ экз./м³, доля 0,3 %), *T. tubulosa* ($N_{\text{макс.}} = 7,8 \cdot 10^5$ экз./м³, доля – 1,1 %), *M. jorgensenii* ($N_{\text{макс.}} = 7,1 \cdot 10^5$ экз./м³, доля - 1,1 %), *T. mucicola* ($N_{\text{макс.}} = 6,1 \cdot 10^5$ экз./м³, доля – 0,7 %), *S. nivalis* ($N_{\text{макс.}} = 5,1 \cdot 10^5$ экз./м³, а доля – 0,3 %).

Средние плотности: *T. fimbriata* ($N_{\text{макс.}} = 3,9 \cdot 10^5$ экз./м³, доля - 0,7 %), *T. cylindrica* ($N_{\text{макс.}} = 3,1 \cdot 10^5$ экз./м³, доля – 0,2 %), *T. campanula* ($N_{\text{макс.}} = 1,5 \cdot 10^5$ экз./м³, доля 0,03 %), *M. mereschkowskii* ($N_{\text{макс.}} = 1,1 \cdot 10^5$ экз./м³, доля – 0,2 %).

T. urnula ($N_{\text{макс.}} = 8,3 \cdot 10^4$ экз./м³, доля – 0,2 %), *T. compressa* ($N_{\text{макс.}} = 5,2 \cdot 10^4$ экз./м³, доля – 0,4 %), *T. beroidea* ($N_{\text{макс.}} = 6 \cdot 10^4$ экз./м³, доля - 0,07 %), *F. ehrenbergii* ($N_{\text{макс.}} = 4,4 \cdot 10^4$ экз./м³ доля – 0,5 %), *T. kofoidi* ($N_{\text{макс.}} = 3 \cdot 10^4$ экз./м³, доля – 0,1 %), *T. subacuta*

($N_{\text{макс.}} = 3,3 \cdot 10^4$ экз./м³ доля – 0,1 %), *T. parvula* ($N_{\text{макс.}} = 38,1 \cdot 10^3$ экз./м³, доля – 0,2 %),
C. lagenula ($N_{\text{макс.}} = 306$ экз./м³, доля – 0,005 %).

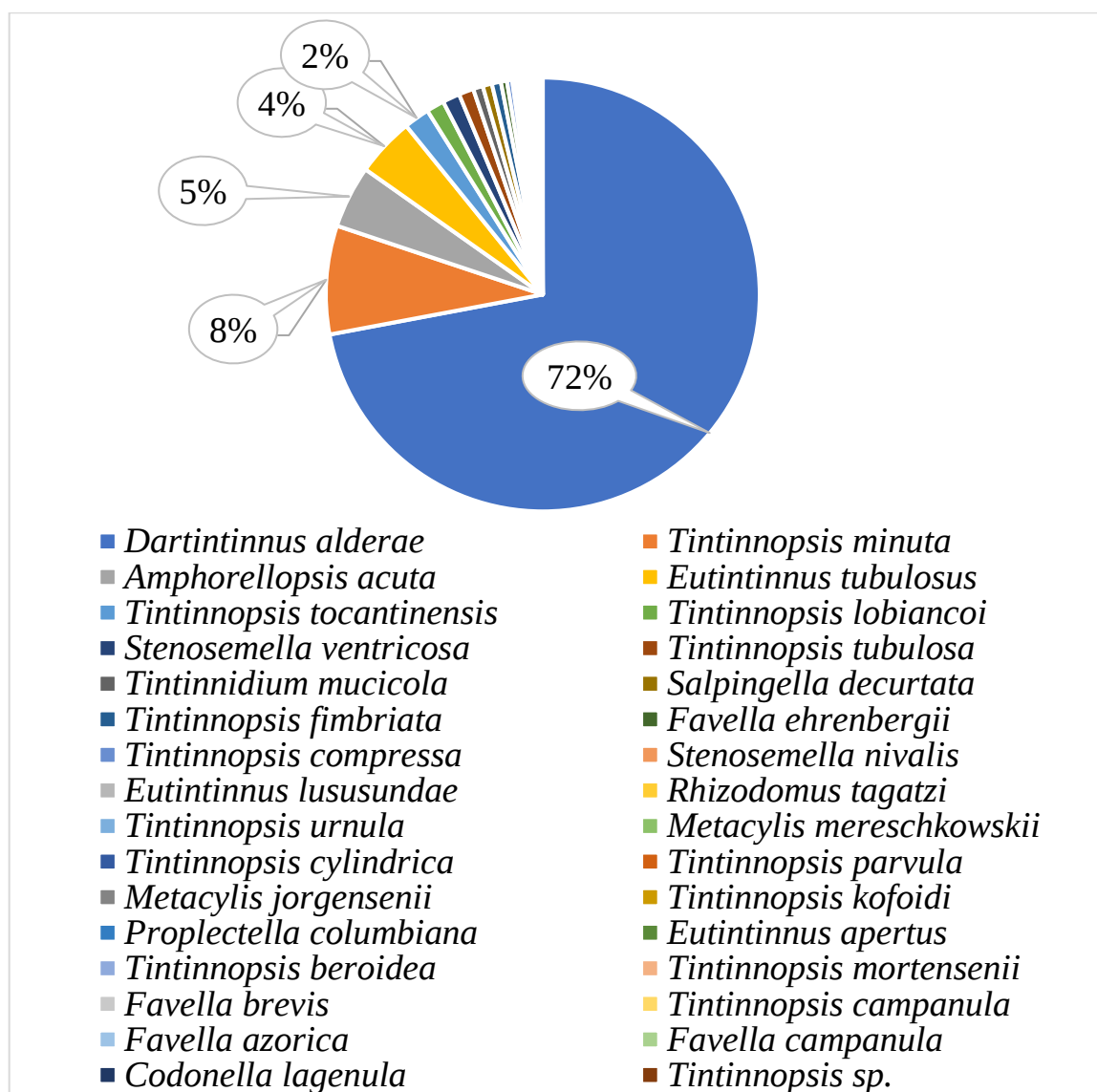


Рисунок 4.7 - Таксономическая структура по плотности тинтиннид побережья Крыма

Основу биомассы также составил *D. alderae*, за счет экстремально высокой плотности ($B_{cp} = 24,471 \text{ мг/м}^3$) и, соответственно, высокой доле в таксономической структуре 41 %). Кроме него преобладали *A. acuta* ($B_{cp} = 9,778 \text{ мг/м}^3$ и доля 16 %), *T. tubulosa* ($B_{cp} = 4,798 \text{ мг/м}^3$ и доля 8 %), *T. tocantinensis* ($B_{cp} = 4,119 \text{ мг/м}^3$ и доля 7 %), *E. lususundae* ($B_{cp} = 3,077 \text{ мг/м}^3$ и доля 5 %), *E. tubulosus* ($B_{cp} = 2,703 \text{ мг/м}^3$ и доля 5 %), *Tintinnidium mucicola* ($B_{cp} = 1,759 \text{ мг/м}^3$ и доля 3 %), *S. ventricosa* ($B_{cp} = 1,680 \text{ мг/м}^3$ и доля 3 %), *F. ehrenbergii* ($B_{cp} = 1,617 \text{ мг/м}^3$, и доля 3 %), *T. lobiancoi* ($B_{cp} = 1,041 \text{ мг/м}^3$ и доля 2 %) (рисунок 4.8). Биомасса и доля остальных 23 видов не превышала 1 мг/м^3 и 1 % соответственно (таблица 4.3).

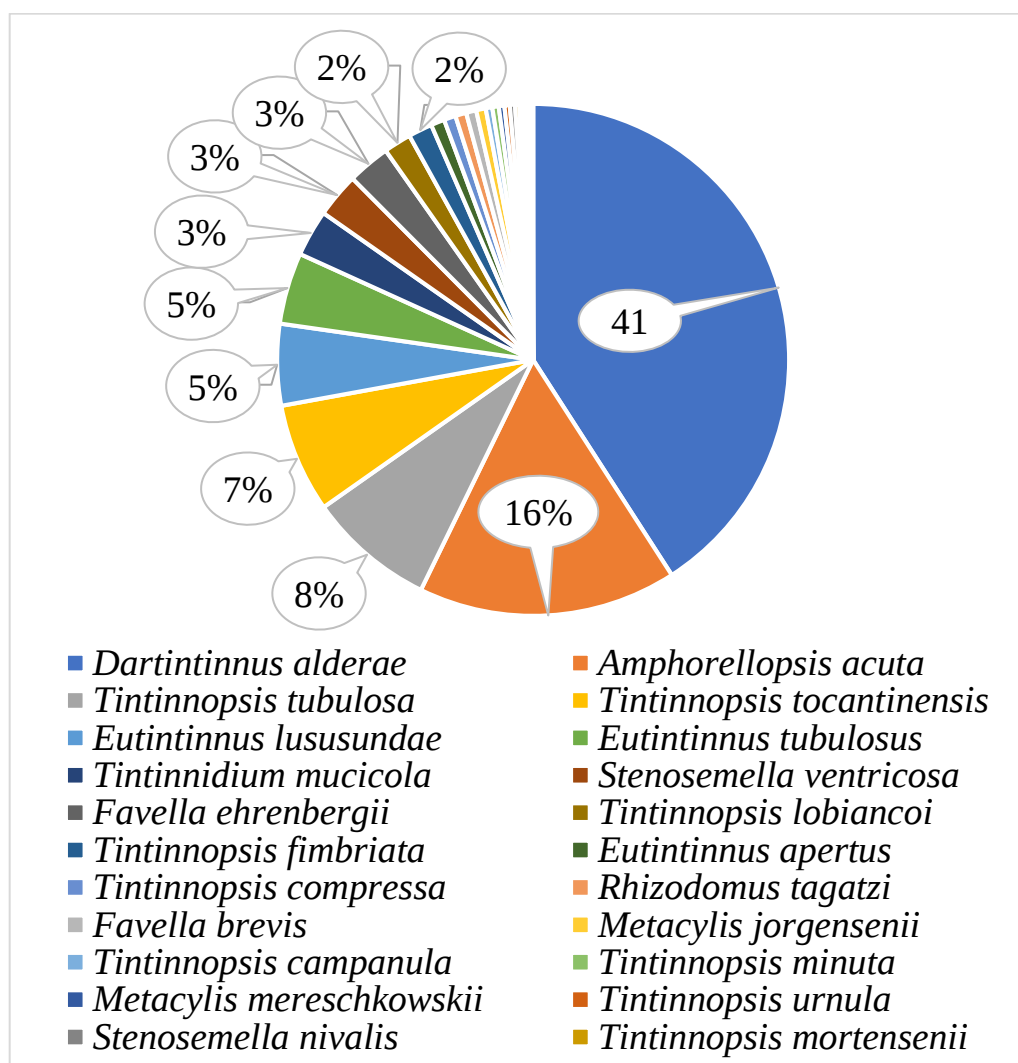


Рисунок 4.8 - Таксономическая структура по биомассе тинтиннид в прибрежье Крыма

Таким образом, в прибрежной зоне Крыма мы зафиксировали 32 вида тинтиннид из 5 экологических групп: по отношению к температуре это эвритермные, теплолюбивые и холодолюбивые виды, а по отношению к солености это в основном стеногалинные, приуроченные к миксогалинным водам и эвригалинные виды.

По значению коэффициента встречаемости наиболее частыми были следующие виды (таблица 4.3): *Stenosemella nivalis* ($R = 35,2 \%$), *Eutintinnus lususundae* ($R = 25,92 \%$), *Metacylis mereschkowskii* ($R = 23,72 \%$), *Favella ehrenbergii* ($R = 19,62 \%$), *Stenosemella ventricosa* ($R = 18,12 \%$), *Tintinnopsis minuta* ($R = 16,32 \%$), *Tintinnopsis beroidea* ($R = 14,82 \%$), *Tintinnopsis lobiancoi*, ($R = 12,62 \%$), *Salpingella decurtata* ($R = 12,62 \%$), *Tintinnopsis tubulosa* ($R = 12,22 \%$), *Eutintinnus tubulosus* ($R = 11,12 \%$).

По степени долевого участия в таксономическом списке стоит выделить следующие основные виды: *D. aldearae* (72 %), *T. minuta* (8 %), *A. acuta* (5 %), *E. tubulosus* (4 %), *T. tocantinensis* (2 %), *T. lobiancoi* (1 %), *S. ventricosa* (1 %), *T. tubulosa* (1 %), *T. mucicola* (1 %), *T. fimbriata* (1 %), *S. decurtata* (1 %) (по плотности) (рисунок 4.7) и *D. aldearae* (41 %), *A. acuta* (16 %), *T. tubulosa* (8 %), *T. tocantinensis* (7 %), *E. lususundae* (5 %), *E. tubulosus* (5 %), *T. mucicola* (3 %), *S. ventricosa* (3 %), *F. ehrenbergii* (3 %), *T. lobiancoi* (2 %), *T. fimbriata* (2 %) (по биомассе) (рисунок 4.8).

Таким образом, по совокупности показателей обилия и встречаемости, основу таксономического состава в прибрежье Крыма составили следующие 16 видов тинтинид: *D. aldeara*, *A. acuta*, *E. tubulosus*, *T. tocantinensis*, *T. lobiancoi*, *S. ventricosa*, *T. tubulosa*, *T. mucicola*, *T. fimbriata*, *T. minuta*, *S. decurtata*, *E. lususundae*, *F. ehrenbergii*, *S. nivalis*, *M. mereschkowskii*, *T. beroidea*.

Из них 11 эвритермных (*A. acuta*, *F. ehrenbergii*, *S. decurtata*, *S. nivalis*, *T. beroidea*, *T. tocantinensis*, *T. lobiancoi*, *T. tubulosa*, *T. mucicola*, *T. fimbriata*, *T. minuta*), 4 теплолюбивых (*D. aldearae*, *E. tubulosus*, *E. lususundae*, *M. mereschkowskii*) и 1 холодолюбивый (*S. ventricosa*). По отношению к солености это 2 эвригалинных вида (*T. fimbriata*, *S. nivalis*) и 14 стеногалинных, приуроченных к миксогалинным водам (*A. acuta*, *D. aldearae*, *E. lususundae*, *E. tubulosus*, *F. ehrenbergii*, *M. mereschkowskii*, *S. decurtata*, *T. beroidea*, *T. lobiancoi*, *T. mucicola*, *T. minuta*, *T. tocantinensis*, *T. tubulosa*).

Северо-западная часть Черного моря – самый обширный шельфовый регион, представляет собой мелководную часть моря (до 100 м), наиболее подверженную влиянию внешних факторов – атмосферного воздействия, речного стока и антропогенных нагрузок. Включает в себя район северо-западного шельфа (в том числе Поле Зернова), устья Днепра и Дуная, побережье острова Змеиный.

В акваторию шельфа поступает около 80 % суммарного материкового стока в Черное море с реками Днепр, Дунай, в результате чего, в северо-западной части соленость может снижаться до 13 ‰.

Температура воды летом в поверхностном горизонте северо-западной части колеблется от 23 до 26 °С, а зимой она изменяется от 1 °С до 7 °С.

Средняя температура в данном регионе в период сбора проб составила $19,09 \pm 1,85$ °С, а средняя соленость $16,91 \pm 1,53$ ‰.

Нами были исследованы пробы с 78 станций. Всего в Северо-западной части мы обнаружили 21 вид тинтиннид (таблица 4.4).

Таблица 4.4 - Видовой состав, плотность, биомасса и встречаемость тинтиннид в Северо-Западной части Черного моря

	Вид	N _{ср} , экз./м ³	В _{ср} , мг/м ³	Встречаемость R, %
1	<i>Amphorellopsis acuta</i>	162	0,006	3,8
2	<i>Codonella lagenula</i>	77	0,001	1,2
3	<i>Eutintinnus apertus</i>	372	0,029	4,9
4	<i>Eutintinnus lususundae</i>	2516	0,625	14,8
5	<i>Eutintinnus tubulosus</i>	2981	0,110	13,6
6	<i>Favella ehrenbergii</i>	12610	2,186	19,8
7	<i>Metacylis jorgensenii</i>	146740	1,729	6,2
8	<i>Metacylis mereschkowskii</i>	28855	1,910	43,2
9	<i>Proplectella columbiana</i>	2708	0,007	6,2
10	<i>Salpingella decurtata</i>	1269	0,002	5,1
11	<i>Stenosemella nivalis</i>	122	0,001	3,8
12	<i>Stenosemella ventricosa</i>	24494	1,513	14,8
13	<i>Tintinnidium mucicola</i>	397	0,005	1,2
14	<i>Tintinnopsis beroidea</i>	4278	0,044	6,2
15	<i>Tintinnopsis campanula</i>	31546	2,812	19,8
16	<i>Tintinnopsis compressa</i>	3290	0,086	2,5
17	<i>Tintinnopsis cylindrica</i>	77077	0,406	35,8
18	<i>Tintinnopsis fimbriata</i>	6095	0,201	2,5
19	<i>Tintinnopsis kofoidi</i>	16250	0,389	4,9
20	<i>Tintinnopsis minuta</i>	329101	0,185	23,5
21	<i>Tintinnopsis tubulosa</i>	6669	0,171	1,2

Медиана плотности тинтиннид в регионе составила 11042 экз./м³, биомассы 0,26 мг/м³ (рисунки 4.19, 4.20).

По отношению к температуре тинтинниды данного региона относятся к 3 экологическим группам: 13 эвритермных видов (*A. acuta*, *F. ehrenbergii*, *P. columbiana*, *S. decurtata*, *S. nivalis*, *T. mucicola*, *T. beroidea*, *T. campanula*, *T. cylindrica*, *T. fimbriata*, *T. kofoidi*, *T. minuta*, *T. tubulosa*), 6 теплолюбивых видов (*E. apertus*, *E. lususundae*, *E. tubulosus*, *M. jorgensenii*, *M. mereschkowskii*, *T. compressa*) и 2 холодолюбивых (*S. ventricosa*, *C. lagenula*).

По отношению к солености отмечены представители двух экологических групп: 4 эвригалинных вида (*S. nivalis*, *T. cylindrica*, *T. fimbriata*, *T. kofoidi*) и 17 стеногалинных, приуроченных к миксогалинным водам (*C. lagenula*, *E. apertus*, *E. lususundae*, *E. apertus*, *F. ehrenbergii*, *M. mereschkowskii*, *M. jorgensenii*, *P. columbiana*, *S. decurtata*, *S. ventricosa*, *T. mucicola*, *T. beroidea*, *T. campanula*, *T. compressa*, *T. minuta*, *T. parvula*, *T. tubulosa*).

По встречаемости в данном регионе константных и регулярных видов мы не зарегистрировали. Нерегулярных видов два – *M. mereschkowskii* (R = 43,2 %) и *T. cylindrica* (R = 35,8 %). Остальные 19 видов оказались случайными.

Наибольшую плотность демонстрировал мелкий вид *Tintinnopsis minuta*, достигая $1,1 \cdot 10^6$ экз./м³. Доля данного вида в таксономической структуре по плотности наибольшая – 47 % (рисунок 4.9). При этом, по встречаемости вид занимает третье место в списке (R = 23,5 %) и по средним показателям плотности, также занимает лидирующую позицию ($N_{cp} = 3,3 \cdot 10^5$ экз./м³) (таблица 4.4).

Metacylis jorgensenii - следующий по плотности вид в данном списке. Его максимальная плотность достигала $7,1 \cdot 10^5$ экз./м³, а доля составила 21 % (рисунок 4.9). При этом, встречаемость была низкой (R = 6,2 %), но средние показатели плотности -относительно высокими ($N_{cp} = 1,5 \cdot 10^5$ экз./м³) (таблица 4.4).

Tintinnopsis cylindrica занимает третью позицию в списке по плотности как по максимальным абсолютным величинам ($N_{\text{макс.}} = 3,1 \cdot 10^5$ экз./м³), так и по средним значениям ($N_{\text{ср}} = 7,7 \cdot 10^4$ экз./м³) и по доле в таксономической структуре (11 %). При этом, встречаемость данного вида оказалась достаточно высокой ($R = 35,8$ %).

Показатели плотности *T. campanula* в северо-западном регионе были существенными ($N_{\text{макс.}} = 1,5 \cdot 10^5$ экз./м³), а доля в таксономической структуре по плотности составила 5 % (рисунок 4.9). Встречаемость также была относительно высокой ($R = 19,8$ %), как и средние показатели плотности ($N_{\text{ср}} = 3,2 \cdot 10^4$ экз./м³).

M. mereschkowskii демонстрировал сходные с *T. campanula* величины плотности ($N_{\text{макс.}} = 1,3 \cdot 10^5$ экз./м³, $N_{\text{ср}} = 2,9 \cdot 10^5$ экз./м³, доля 4 %). Но коэффициент встречаемости данного вида оказался наивысшим в данном списке ($R = 43,2$ %).

Практически такие же как у двух предыдущих видов показатели по плотности демонстрирует *S. ventricosa* ($N_{\text{макс.}} = 1,2 \cdot 10^5$ экз./м³, $N_{\text{ср}} = 2,4 \cdot 10^4$ экз./м³, доля 4 %), а встречаемость сопоставима с таковой у *T. campanula* ($R = 14,8$ %).

Следующие по величинам плотности виды *Favella ehrenbergii* ($N_{\text{макс.}} = 5,1 \cdot 10^4$ экз./м³, $N_{\text{ср}} = 1,3 \cdot 10^4$ экз./м³, $R = 19,8$ %) и *Tintinnopsis kofoidi* ($N_{\text{макс.}} = 3 \cdot 10^4$ экз./м³, $N_{\text{ср}} = 1,6 \cdot 10^4$ экз./м³, $R = 4,9$ %) имеют одинаковую долю в таксономической структуре северо-западного региона – по 2 % каждый (рисунок 4.9).

Виды, плотность которых варьирует в пределах от 1000 до 10000 экз./м³: *T. tubulosa* ($N_{\text{ср}} = 6669$ экз./м³, $R = 1,2$ %), *T. fimbriata* ($N_{\text{ср}} = 6095$ экз./м³, $R = 2,5$ %); *T. beroidea* ($N_{\text{ср}} = 4278$ экз./м³, $R = 6,2$ %). Их доля в таксономической структуре составляет 1 % (рисунок 4.9).

Видами, доля которых по плотности в таксономической структуре менее 1 % (рисунок 4.9) оказались: *T. compressa* ($N_{\text{ср}} = 3290$ экз./м³, $R = 2,5$ %), *E. tubulosus* ($N_{\text{ср}} = 2981$ экз./м³, $R = 13,68$ %), *P. columbiana* ($N_{\text{ср}} = 2707$ экз./м³, $R = 6,2$ %), *E. lususundae* ($N_{\text{ср}} = 2516$ экз./м³, $R = 14,8$ %), *S. decurtata* ($N_{\text{ср}} = 6669$ экз./м³, $R = 5,1$ %), *T. mucicola* ($N_{\text{ср}} = 397$ экз./м³, $R = 1,2$ %), *E. apertus* ($N_{\text{ср}} = 372$ экз./м³, $R = 4,9$ %), *A. acuta* ($N_{\text{ср}} =$

162 экз./м³, R = 3,8 %), *S. nivalis* ($N_{cp} = 122$ экз./м³, R = 3,8 %), *C. lagenula* ($N_{cp} = 77$ экз./м³, R = 1,2 %) (таблица 4.4)

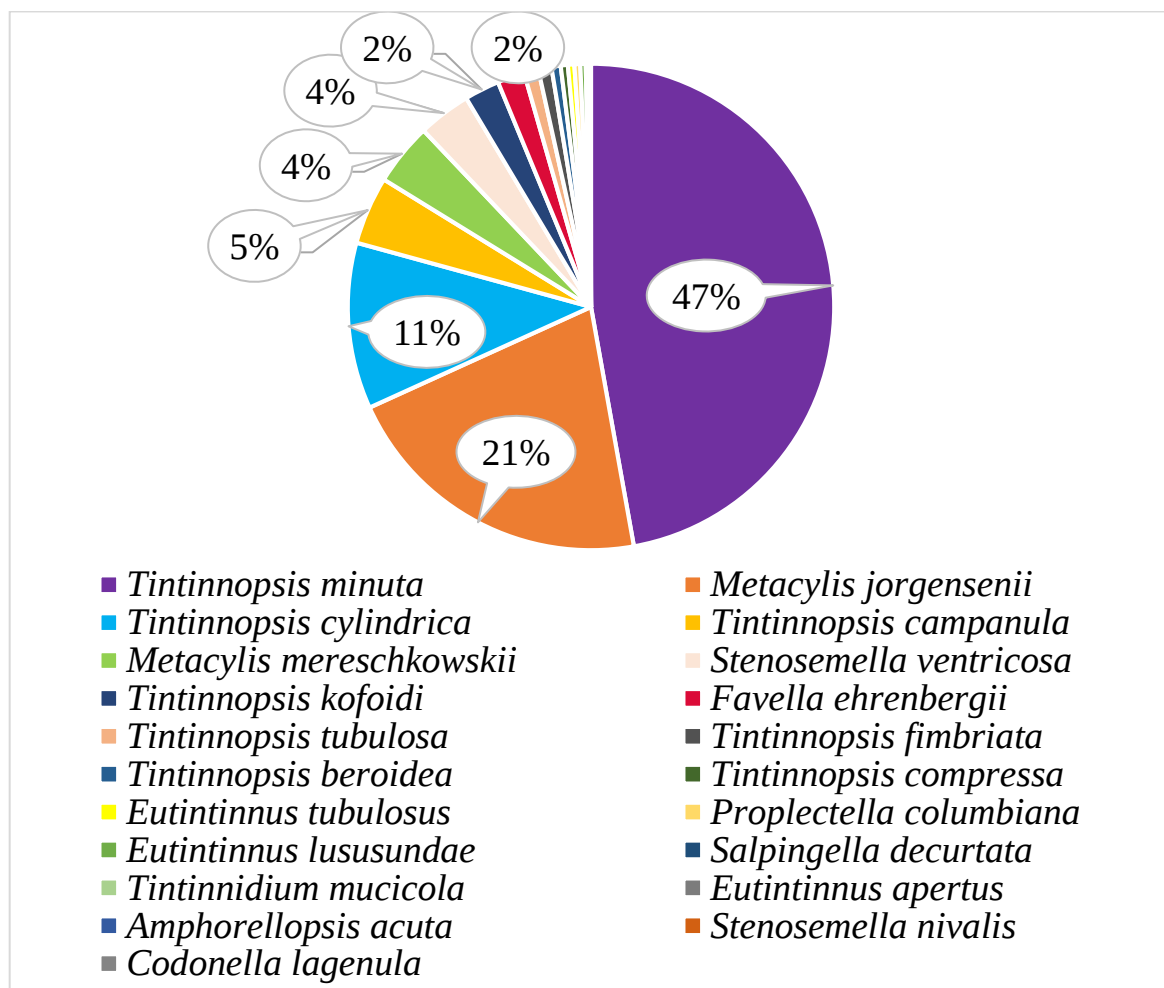


Рисунок 4.9 - Таксономическая структура по плотности тинтиннид северо-западной части Черного моря

Основу таксономической структуры по биомассе составили 5 видов (рисунок 4.10): *T. campanula* ($B_{max} = 9,876$ мг/м³, $B_{cp} = 2,8122$ мг/м³, доля 23 %), *F. ehrenbergii* ($B_{max} = 7,999$ мг/м³, $B_{cp} = 2,1856$ мг/м³, доля 18 %), *M. mereschkowskii* ($B_{max} = 7,3631$ мг/м³, $B_{cp} = 1,910$ мг/м³, доля 15 %), *M. jorgensenii* ($B_{max} = 8,364$ мг/м³, $B_{cp} = 1,7292$ мг/м³, доля 14 %), *S. ventricosa* ($B_{max} = 8,537$ мг/м³, $B_{cp} = 1,5129$ мг/м³, доля 12 %).

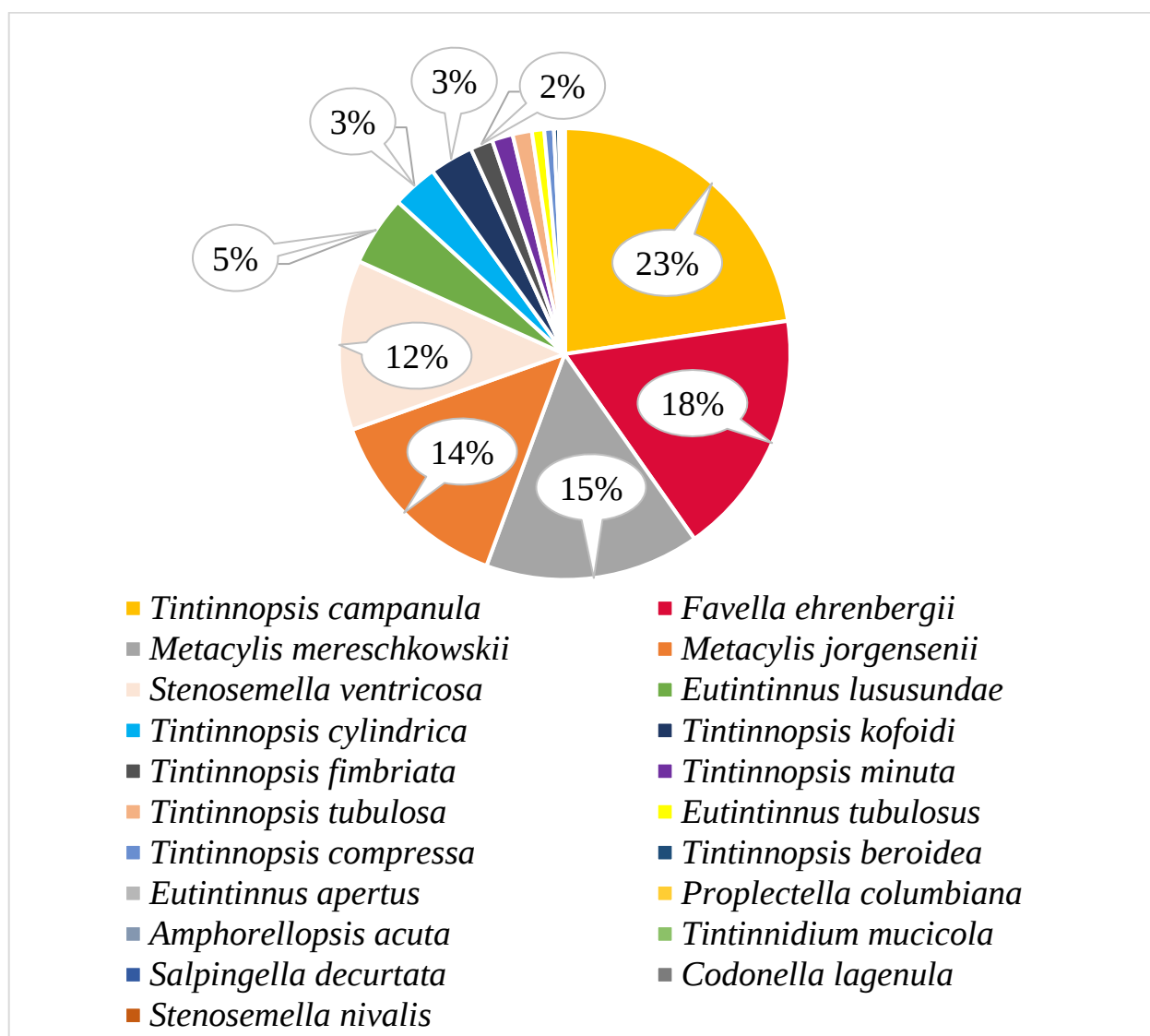


Рисунок 4.10 - Таксономическая структура по биомассе тинтиннид северо-западной части Черного моря

Долю от 1 до 5 % в таксономической структуре северо-западного региона составляли биомассы следующих 8 видов (рисунок 4.10): *E. lususundae* ($B_{\max} = 3,762$ мг/м, $B_{\text{cp}} = 0,625$ мг/м³, доля 5 %), *T. cylindrica* ($B_{\max} = 1,609$ мг/м³, $B_{\text{cp}} = 0,406$ мг/м³, доля 3 %), *T. kofoidi* ($B_{\max} = 0,696$ мг/м³, $B_{\text{cp}} = 0,389$ мг/м³, доля 3 %), *T. fimbriata* ($B_{\max} = 0,340$ мг/м³, $B_{\text{cp}} = 0,201$ мг/м³, доля 2 %), *T. minuta* ($B_{\max} = 0,565$ мг/м³, $B_{\text{cp}} = 0,185$ мг/м³, доля 1%), *T. tubulosa* ($B_{\max} = 0,171$ мг/м³, $B_{\text{cp}} = 0,171$ мг/м³, доля 1 %), *E. tubulosus* ($B_{\max}$

= 0,513 мг/м³, B_{cp} = 0,109 мг/м³, доля 1 %), *T. compressa* (B_{max} = 0,166 мг/м³, B_{cp} = 0,086 мг/м³, доля 1 %).

Не более 1 % пришлось на каждый из следующих 8 видов: *E. apertus* (B_{max} = 0,1 мг/м³, B_{cp} = 0,029 мг/м³), *P. columbiana* (B_{max} = 0,033 мг/м³, B_{cp} = 0,007 мг/м³), *A. acuta* (B_{max} = 0,009 мг/м³, B_{cp} = 0,006 мг/м³), *T. mucicola* (B_{max} = 0,005 мг/м³, B_{cp} = 0,004 мг/м³), *S. decurtata* (B_{max} = 0,002 мг/м³, B_{cp} = 0,002 мг/м³), *T. beroidea* (B_{max} = 0,043 мг/м³, B_{cp} = 0,043 мг/м³), *S. nivalis* (B_{max} = 0,009 мг/м³, B_{cp} = 0,006 мг/м³), *C. lagenula* (B_{max} = 0,009 мг/м³, B_{cp} = 0,006 мг/м³).

Таким образом, основу таксономической структуры по совокупности исследуемых параметров (плотность, биомасса, встречаемость, доля) составили 12 видов: *Tintinnopsis minuta*, *T. cylindrica*, *T. campanula*, *T. kofoidi*, *T. compressa*, *T. fimbriata*, *T. tubulosa*, *Metacylis mereschkowskii*, *M. jorgensenii*, *Stenosemella ventricosa*, *Favella ehrenbergii*, *Eutintinnus lususundae*, *E. tubulosus*, из которых 2 вида были впервые зарегистрированы в регионе (*E. lususundae*, *E. tubulosus*).

По отношению к температуре виды этого списка представлены 7 эвритермными видами (*Tintinnopsis minuta*, *T. cylindrica*, *T. campanula*, *T. kofoidi*, *T. fimbriata*, *T. tubulosa*, *Favella ehrenbergii*), 4 теплолюбивыми (*T. compressa*, *Metacylis mereschkowskii*, *M. jorgensenii*, *Eutintinnus lususundae*, *E. tubulosus*) и 1 холодолюбивым (*Stenosemella ventricosa*).

По отношению к солености в данном списке присутствуют 3 эвригалинных видов (*T. cylindrica*, *T. fimbriata*, *T. kofoidi*) и 9 стеногалинных, приуроченных к миксогалинным водам видов (*Tintinnopsis minuta*, *T. cylindrica*, *T. campanula*, *T. kofoidi*, *T. compressa*, *T. fimbriata*, *T. tubulosa*, *Metacylis mereschkowskii*, *M. jorgensenii*, *Stenosemella ventricosa*, *Favella ehrenbergii*, *Eutintinnus lususundae*, *E. tubulosus*).

Прибрежье Кавказа. Этот район исследований характеризуется коротким шельфом и резким свалом глубин. Речной сток с кавказских гор (реки Риони, Бзыбь,

Кодор, Ингур), хотя и влияет на распреснение шельфовых районов, но, тем не менее, температурный режим и соленость сходны с таковыми в глубоководной части моря, так как здесь часты апвеллинги вследствие активного водообмена с глубоководным районом Черного моря.

Большая часть наших материалов собрана в Новороссийской бухте, а также в районе Геленджика. Средняя глубина бухты 24 м, среднегодовая температура воды составляет 14,5 °С. Зимой поверхностные воды могут охлаждаться до 0 °С, летом поверхность моря прогревается до 24-28 °С у берегов и до 21-23 °С в районах, удаленных от берега [63]. Соленость в бухте колеблется в течение года от 17,9 до 18,5 ‰ и зависит как от количества атмосферных осадков, так и от объема сбрасываемых в бухту коллекторных стоков. Бухта подвержена мощной антропогенной нагрузке вследствие нахождения в ней крупного морского порта.

Средняя температура в данном регионе в период сбора проб составила $20,4 \pm 0,58$ °С, а средняя соленость - $17,98 \pm 0,81$ ‰.

В данном регионе нами были исследованы пробы с 46 станций и было зафиксировано 13 видов тинтинид, среди которых 4 новых для Черного моря видов (таблица 4.5). Стоит отметить, что согласно недавним литературным данным, в этом регионе зарегистрировано дополнительно 5 чужеродных видов, не зафиксированных нами ранее: *Amphorellopsis acuta*, *Dartintinnus alderae*, *Rhizodamus tagatzi*, *Tintinnopsis tocantinensis*, *Tintinnopsis mortensenii* [230].

Представители следующих экологических групп были отмечены в регионе: по отношению к температуре - 9 эвритермных (*Favella ehrenbergii*, *Proplectella columbiana*, *Salpingella decurtata*, *Stenosemella nivalis*, *Tintinnopsis campanula*, *T. kofoidi*, *T. lobiancoi*, *T. minuta*, *T. tubulosa*) и 4 теплолюбивых (*Eutintinnus lususundae*, *E. tubulosus*, *Metacylis mereschkowskii*, *M. jorgensenii*), по отношению к солености - 2 эвригалинных (*Stenosemella nivalis*, *T. kofoidi*) и 11 стеногалинных, приуроченных к миксогалинным водам (*P. columbiana*, *S. decurtata*, *T. campanula*, *T. lobiancoi*, *T.*

minuta, *T. tubulosa*, *E. lususundae*, *E. tubulosus*, *F. ehrenbergii*, *M. mereschkowskii*, *M. jorgensenii*).

Таблица 4.5 - Видовой состав, плотность, биомасса и встречаемость тинтиннид в прибрежье Кавказа

	Вид	Н _{ср} , экз./м ³	В _{ср} , мг/м ³	Встречаемость R, %
1	<i>Eutintinnus lususundae</i>	15905	3,8931	33,3
2	<i>Eutintinnus tubulosus</i>	30740	1,9351	15,2
3	<i>Favella ehrenbergii</i>	24010	25,2805	12,1
4	<i>Metacylis jorgensenii</i>	28750	0,3387	6,1
5	<i>Metacylis mereschkowskii</i>	9075	0,2298	15,2
6	<i>Proplectella columbiana</i>	24583	0,1244	6,1
7	<i>Salpingella decurtata</i>	14167	0,0417	3,0
8	<i>Stenosemella nivalis</i>	28333	0,3567	9,1
9	<i>Tintinnopsis cylindrica</i>	14375	0,2508	3,0
10	<i>Tintinnopsis kofoidi</i>	4188	0,7175	6,1
11	<i>Tintinnopsis lobiancoi</i>	11250	0,2667	3,0
12	<i>Tintinnopsis minuta</i>	13125	0,0086	12,1
13	<i>Tintinnopsis tubulosa</i>	1382753	84,1267	45,5

Медиана плотности тинтиннид в регионе составила 20000 экз./м³, биомасса - 1,68 мг/м³ (рисунки 4.19, 4.20).

Константных и регулярных видов в данном регионе мы не зарегистрировали. Нерегулярных видов два – *T. tubulosa* (R=45,5 %) и *E. lususundae* (R=33,3 %). Остальные 11 видов были случайными: *E. tubulosus* (15,2%), *M. mereschkowskii* (15,2 %), а также *T. minuta* и *F. ehrenbergii* (по 12,1 %) Встречаемость остальных 7 видов невысока и не превышает 10 %.

Максимальные значения плотности демонстрировал *Tintinnopsis tubulosa* ($N_{\text{макс}} = 13,8 \cdot 10^6$ экз./м³), встречаемость которого также была наивысшей ($R = 45,5$ %) (таблица 4.5), а доля данного вида составила 86 % от общей плотности тинтиннид (рисунок 4.11). Усредненные показатели плотности данного вида на 3 порядка превысили аналогичные показатели следующих по значимости видов ($N_{\text{ср}} = 1,4 \cdot 10^6$ экз./м³) (таблица 4.5). Так, *E. tubulosus*, следующий по обилию вид в данном регионе, имел максимальную плотность $4,8 \cdot 10^4$ экз./м³ и коэффициент встречаемости $R = 15,2$ %. При этом, его доля в таксономической структуре составила лишь 2 % от общей плотности (рисунок 4.11).

Доля *M. jorgensenii* и *S. nivalis* также, составила 2 %, при том, что их средняя плотность была соизмеримой с *E. tubulosus* ($N_{\text{ср}} = 2,9 \cdot 10^4$ экз./м³ и $2,8 \cdot 10^4$ экз./м³ соответственно). Коэффициент встречаемости *M. jorgensenii* ($R = 6,1$ %) при этом немного ниже, чем у *S. nivalis* ($R = 9,1$ %) (таблица 4.5).

F. ehrenbergii достигала сравнительно высокой плотности ($N_{\text{макс}} = 5 \cdot 10^4$ экз./м³), но среднее значение ее плотности оказалось незначительным ($N_{\text{ср}} = 2,4 \cdot 10^4$ экз./м³). При этом, встречаемость вида составила 12,1 %, а доля в таксономической структуре около 1 %.

Максимальные значения плотности *P. columbiana* были зафиксированы на отметке $3,3 \cdot 10^4$ экз./м³, а средняя плотность составила $2,5 \cdot 10^4$ экз./м³. Доля этого вида в данном регионе составила 1 %, а встречаемость 6,1 %.

Вклад остальных видов был незначительным. Средние показатели плотности варьировали от $4,2 \cdot 10^3$ экз./м³ до $15,9 \cdot 10^3$ экз./м³, а их доля в таксономической структуре по плотности не превысила 1 % (рисунок 4.11). Тем не менее, здесь можно отметить несколько видов, встречаемость которых была выше 10 %: *E. lususundae* ($R = 33,3$ %), *M. mereschkowskii* ($R = 15,2$ %), *T. minuta* ($R = 12,1$ %) (таблица 4.5).

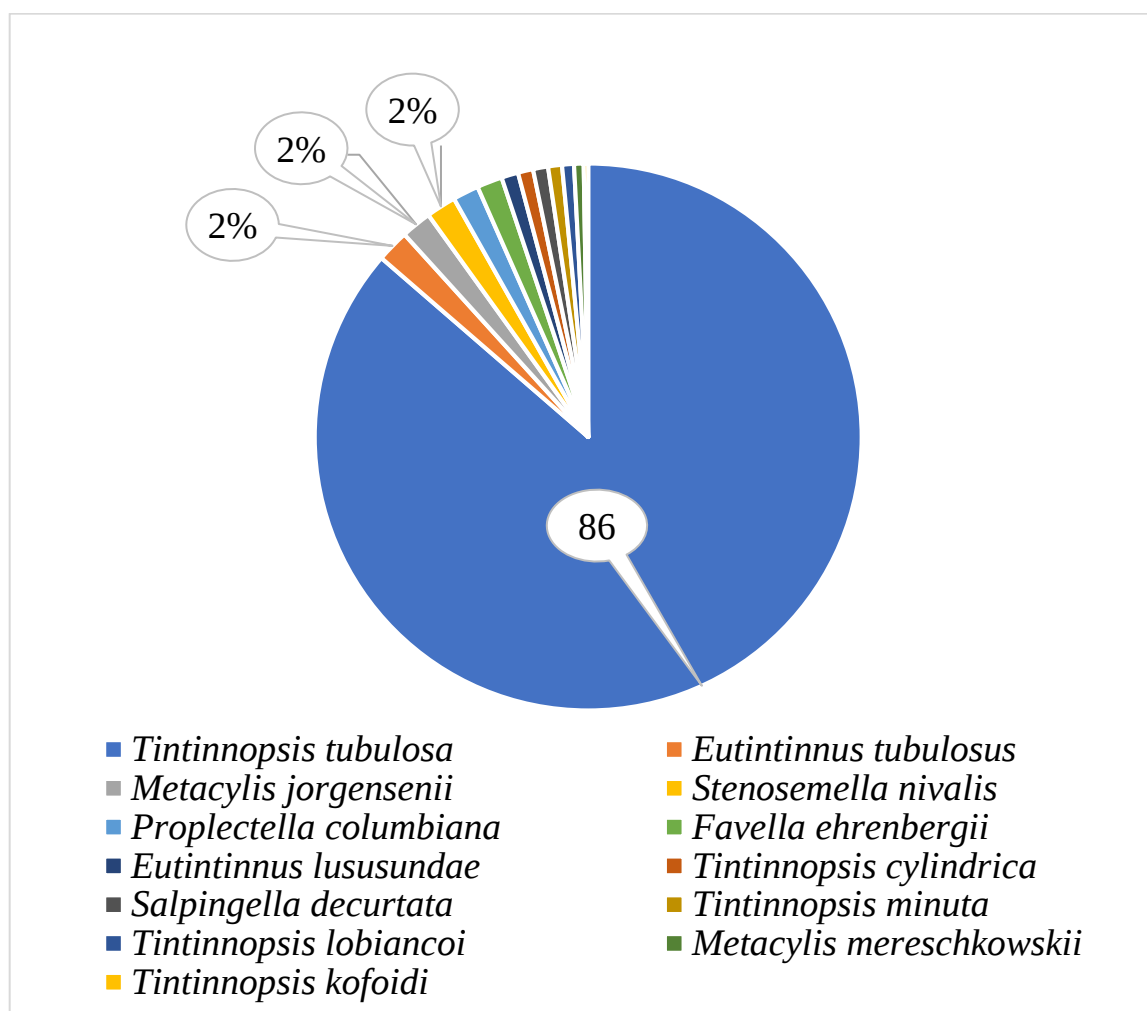


Рисунок 4.11 - Таксономическая структура по плотности тинтиннид побережья Кавказа

Основной вклад в общую биомассу вносят 4 вида: *T. tubulosa* ($B_{cp} = 84,1267$ мг/м³), *F. ehrenbergii* ($B_{cp} = 25,2804$ мг/м³), *E. lususundae* ($B_{cp} = 3,8931$ мг/м³) и *E. tubulosus* ($B_{cp} = 1,9351$ мг/м³) (таблица 4.5). При этом вклад отдельных видов по биомассе отличается от такового по плотности за счет крупных размеров отдельных видов (рисунок 4.12). Так, доля *T. tubulosa* по биомассе составила 72 %, а доля *F. ehrenbergii* увеличилась до 22 %. Еще один крупный вид *E. lususundae* составил 2 % от общей биомассы. Доля остальных видов не превысила 1 %.

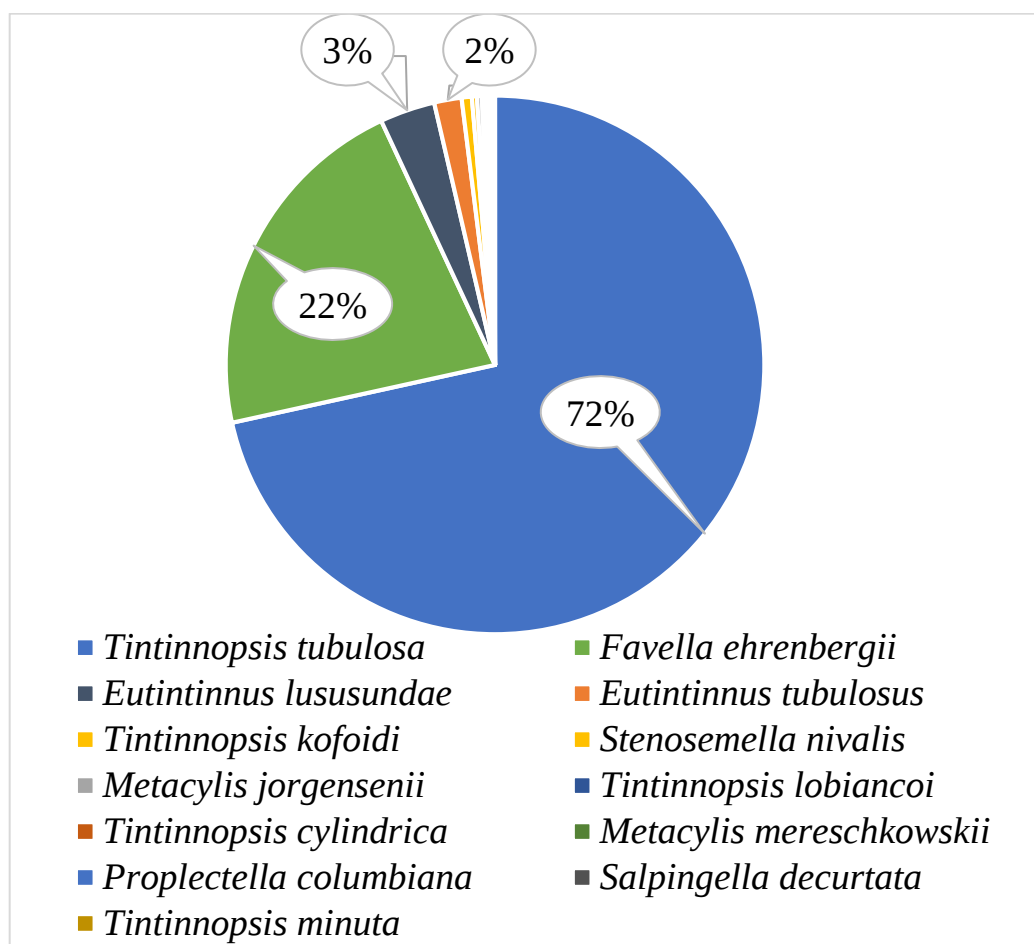


Рисунок 4.12 - Таксономическая структура по биомассе тинтиннид в прибрежье Кавказа

Таким образом, по совокупности исследуемых нами показателей, основу таксономической структуры прибрежья Кавказа составили следующие 8 видов: *Eutintinnus lususundae*, *E. tubulosus*, *Favella ehrenbergii*, *Metacylis mereschkowskii*, *M. jorgensenii*, *S. nivalis*, *Tintinnopsis minuta*, *T. tubulosa*. Из них 2 вида, новых для региона (*E. lususundae*, *E. tubulosus*).

По отношению к температуре были отмечены 4 эвритермных вида (*F. ehrenbergii*, *M. mereschkowskii*, *M. jorgensenii*, *S. nivalis*, *T. minuta*, *T. tubulosa*) и 4 теплолюбивых (*E. lususundae*, *E. tubulosus*, *M. mereschkowskii*, *T. tubulosa*), а по отношению к солености - 1 эвригалинный (*S. nivalis*) и 7 стеногалинных,

приуроченных к миксогалинным водам (*E. lususundae*, *E. tubulosus*, *F. ehrenbergii*, *M. mereschkowskii*, *M. jorgensenii*, *T. minuta*, *T. tubulosa*).

Глубоководная часть Черного моря. Данный регион характеризуется более высокой и постоянной соленостью, что обусловлено поступлением сюда глубинных средиземноморских вод из Босфорского пролива, которые, будучи более плотными, закономерно опускаются ниже распресненных поверхностных вод, и устремляются в центральную глубоководную часть, а оттуда, в результате вертикального водообмена, поднимаются к поверхности. Годовые колебания концентрации солености в поверхностных слоях происходят в пределах от 17,5 до 18,6 ‰. На более глубоких горизонтах (100 м) соленость может достигать 20,5 ‰. Температурный режим морской воды на поверхности в центральной части имеет меньшие диапазоны колебания, чем в других регионах и меняется от плюс 6 °С зимой до плюс 26 °С в летнее время [18; 23; 24].

Глубоководный район включал в себя станции, ограниченные изобатами 500 - 2200 м. В него вошли также Западная и Восточная халистазы и центральная часть моря.

Средняя температура в данном регионе в период сбора проб составила $16,89 \pm 1,5$ °С, а средняя соленость - $18,27 \pm 0,32$ ‰.

Всего нами были исследованы пробы с 36 станций в глубоководном районе. Мы зафиксировали в данном регионе 13 видов (таблица 4.6).

По отношению к солености это представители 2 экологических групп: - 1 эвригалинный вид (*S. nivalis*) и 12 стеногалинных, приуроченных к миксогалинным водам (*Amphorellopsis acuta*, *Codonella lagenula*, *Eutintinnus apertus*, *E. lususundae*, *E. tubulosus*, *F. ehrenbergii*, *Metacylis jorgensenii*, *M. mereschkowskii*, *Proplectella columbiana*, *Salpingella decurtata*, *Stenosemella ventricosa*, *Tintinnopsis rossolimi*).

По отношению к температуре обнаружены представители 3 экологических групп: 5 эвритермных видов (*Amphorellopsis acuta*, *Favella ehrenbergii*, *Proplectella*

columbiana, *Salpingella decurtata*, *Stenosemella nivalis*), 2 холодолюбивых вида (*Codonella lagenula*, *Stenosemella ventricosa*) и 6 теплолюбивых видов (*Eutintinnus apertus*, *E. lususundae*, *E. tubulosus*, *Metacylis jorgensenii*, *M. mereschkowskii*, *Tintinnopsis rossolimi*).

Таблица 4.6 - Видовой состав, плотность, биомасса и встречаемость тинтиннид в глубоководном районе Черного моря

	Вид	Н _{ср} , экз./м ³	В _{ср} , мг/м ³	Встречаемость R, %
1	<i>Amphorellopsis acuta</i>	585	0,023	16,7
2	<i>Codonella lagenula</i>	246	0,004	11,1
3	<i>Eutintinnus apertus</i>	273	0,006	5,6
4	<i>Eutintinnus lususundae</i>	1259	0,211	5,6
5	<i>Eutintinnus tubulosus</i>	102	0,004	2,8
6	<i>Favella ehrenbergii</i>	2043	3,847	8,3
7	<i>Metacylis jorgensenii</i>	18667	0,299	8,3
8	<i>Metacylis mereschkowskii</i>	2256	0,037	30,6
9	<i>Proplectella columbiana</i>	3424	0,014	36,1
10	<i>Salpingella decurtata</i>	1810	0,004	47,2
11	<i>Stenosemella nivalis</i>	202	0,002	19,4
12	<i>Stenosemella ventricosa</i>	99	0,001	8,3
13	<i>Tintinnopsis rossolimi</i>	107	0,0004	2,8

Медиана плотности тинтиннид в регионе составляла 573 экз./м³, биомасса – 0,01 мг/м³ (рисунки 4.19, 4.20).

Константных и регулярных видов в глубоководном регионе мы не обнаружили. Наибольший коэффициент встречаемости имели нерегулярные виды *S. decurtata* (R = 47,2 %), *P. columbiana* (R = 36,1 %) и *M. mereschkowskii* (R = 30,6 %). Остальные виды в глубоководной части Черного моря оказались случайными – коэффициент встречаемости R варьировал от 2,8 до 19,4 % (таблица 4.6).

Наибольшая плотность в данном регионе была зафиксирована у *M. jorgensenii* (N_{макс.} = 1,8 · 10⁴ экз./м³, R = 8,3 %) а также *P. columbiana* (N_{макс.} = 1,7 · 10⁴ экз./м³, R =

36,1 %), ($N_{cp} = 3,4 \cdot 10^3$ экз./м³). Их доля в таксономической структуре по плотности составила 60 % и 11 % соответственно (рисунок 4.13).

Доля остальных видов не превышала 10 %: *M. mereschkowskii* ($N_{макс.} = 5,9 \cdot 10^3$ экз./м³, R = 30,6 %, доля 7 %), ($N_{cp} = 2,3 \cdot 10^3$ экз./м³), *F. ehrenbergii* ($N_{макс.} = 5,03 \cdot 10^3$ экз./м³, R = 8,3 %, доля 7 %) ($N_{cp} = 2,04 \cdot 10^3$ экз./м³), *S. decurtata* ($N_{макс.} = 3,9 \cdot 10^3$ экз./м³, R = 47,2 %, доля 6 %) ($N_{cp} = 1,8 \cdot 10^3$ экз./м³), *E. lususundae* ($N_{макс.} = 2,3 \cdot 10^3$ экз./м³, R = 5,6 %, доля 4 %) ($N_{cp} = 1,3 \cdot 10^3$ экз./м³), *A. acuta* ($N_{макс.} = 1,9 \cdot 10^3$ экз./м³, R = 16,7 %, доля 2 %) ($N_{cp} = 585$ экз./м³).

Видами с долей 1 % и ниже были: *E. apertus* ($N_{макс.} = 434$ экз./м³, R = 5,6 %, $N_{cp} = 273$ экз./м³), *C. lagenula* ($N_{макс.} = 306$ экз./м³, R = 11,1 %, $N_{cp} = 246$ экз./м³), *S. nivalis* ($N_{макс.} = 607$ экз./м³, R = 19,4 %, $N_{cp} = 202$ экз./м³), *T. rossolimi* ($N_{макс.} = 107$ экз./м³, R = 2,8 %, $N_{cp} = 107$ экз./м³), *E. tubulosus* ($N_{макс.} = 102$ экз./м³, R = 2,8 %, $N_{cp} = 102$ экз./м³), *S. ventricosa* ($N_{макс.} = 102$ экз./м³, R = 8,3 %, $N_{cp} = 99$ экз./м³).

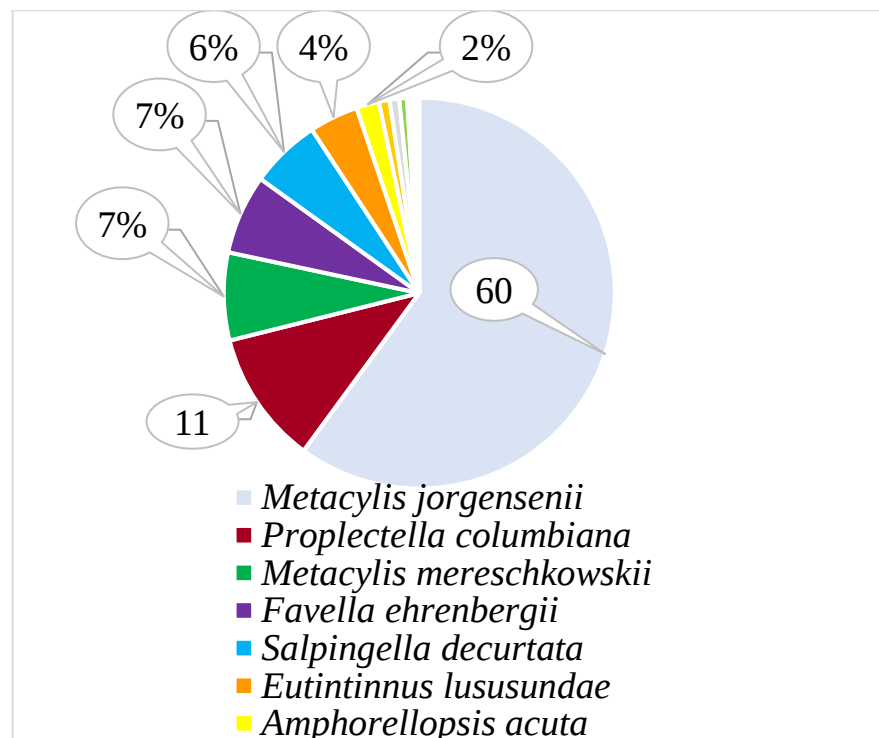


Рисунок 4.13 - Таксономическая структура по плотности тинтиннид глубоководной части Черного моря

Наибольшую биомассу в данном регионе продемонстрировали такие крупные виды как *F. ehrenbergii* ($B_{\max} = 10,067 \text{ мг/м}^3$, $B_{\text{cp}} = 3,847 \text{ мг/м}^3$) и *E. lususundae* ($B_{\max} = 0,388 \text{ мг/м}^3$, $B_{\text{cp}} = 0,211 \text{ мг/м}^3$), а также *M. jorgensenii* ($B_{\max} = 0,299 \text{ мг/м}^3$, $B_{\text{cp}} = 0,299 \text{ мг/м}^3$). В таксономической структуре по биомассе их доля самая значительная: 86 %, 5 % и 7 % соответственно и составляет в сумме 98 % (рисунок 4.14). На оставшиеся 10 видов приходится всего 2 % от общей биомассы.

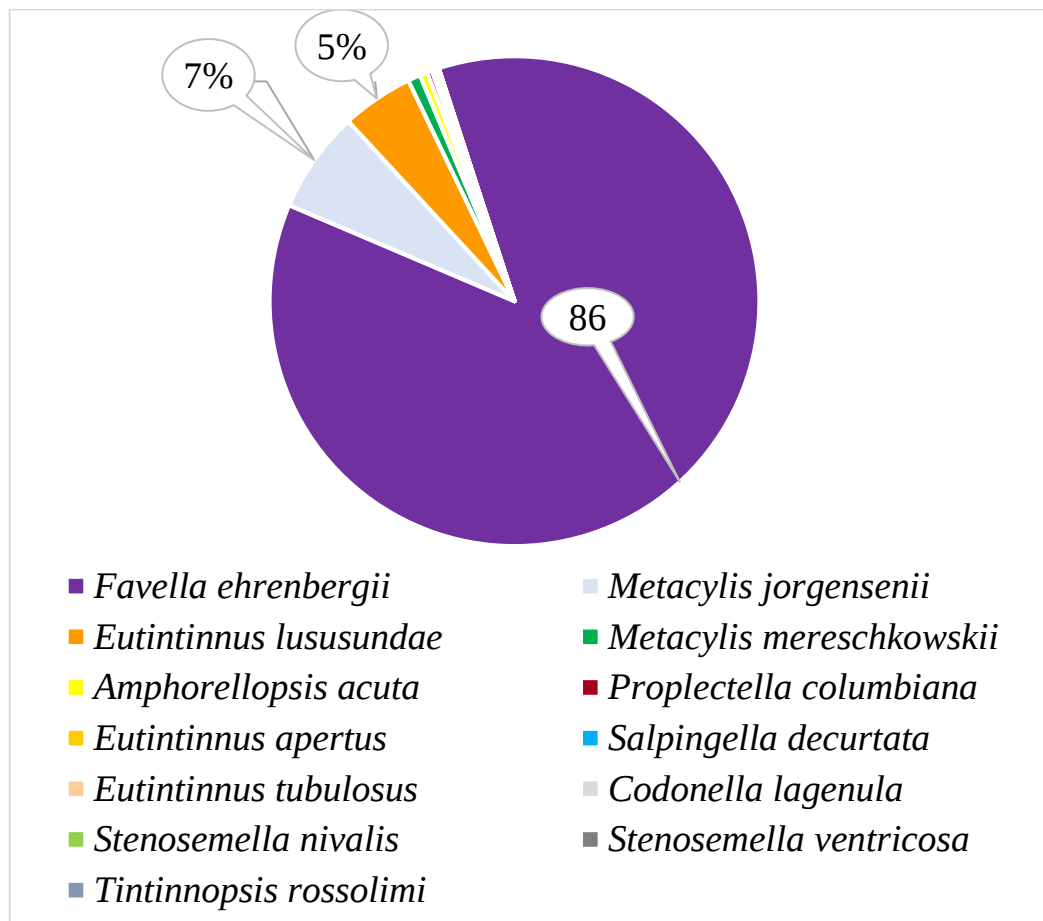


Рисунок 4.14 - Таксономическая структура по биомассе тинтиннид глубоководной части Черного моря

Таким образом, мы можем выделить виды, составляющие основу таксономического списка глубоководной части Черного моря, опираясь на четыре исследуемых параметра: плотность, биомасса, встречаемость и доля. Таких видов

оказалось 10: *Metacylis jorgensenii*, *M. mereschkowskii*, *Proplectella columbiana*, *F. ehrenbergii*, *Salpingella decurtata*, *Eutintinnus lususundae*, *E. apertus*, *Amphorellopsis acuta*, *Stenosemella nivalis*, *Codonella lagenula*. Из них 4 вида – новые для региона (*P. columbiana*, *S. decurtata*, *E. lususundae*, *E. apertus*, *A. acuta*).

По отношению к температуре 5 видов относятся к эвритермным (*A. acuta*, *F. ehrenbergii*, *P. columbiana*, *S. decurtata*, *Stenosemella nivalis*), 4 к теплолюбивым (*M. jorgensenii*, *M. mereschkowskii*, *E. lususundae*, *E. apertus*) и 1 вид - холодолюбивый (*C. lagenula*).

По отношению к солености 1 вид эвригалинный (*S. nivalis*) и 9 стеногалинных, приуроченных к миксогалинным водам (*M. jorgensenii*, *M. mereschkowskii*, *P. columbiana*, *F. ehrenbergii*, *S. decurtata*, *E. lususundae*, *E. apertus*, *A. acuta*, *C. lagenula*).

Азовское море. В связи с относительной равномерностью характеристик (за исключением Таганрогского залива, по которому у нас нет собственных данных), Азовское море целиком рассматривается нами как отдельный регион.

Данный регион является обособленным опресненным водоемом с особыми гидрологическими характеристиками. В Азовское море впадает две большие реки (Дон, Кубань) и много средних и мелких (Кагальник, Егорлык, Бейсуг, Челбас, Ея), воды которых заметно влияют на его гидрологический режим. Дон входит в обширный и мелководный Таганрогский залив, в Темрюкский залив впадает Кубань. Соленость воды увеличивается от устья Дона в юго-западном направлении с 0 до 15 ‰. На границе Таганрогского залива средняя годовая соленость составляет около 9 ‰, в центральных частях моря от 11 до 13 ‰, у Керченского пролива соленость достигает 15 ‰. Глубина Азовского моря не превышает 13 м, в результате чего море летом прогревается до самого дна, а зимой остывает по всей глубине. Температура колеблется от - 0,3 °С зимой до 32,5 °С в самые теплые летние дни [18].

Средняя температура в данном регионе в период сбора проб составила $21,26 \pm 2,38$ °С, а средняя соленость - $10,83 \pm 3,47$ ‰.

Мы обработали пробы, собранные с 23 станций. Из 21 вида, известного для Азовского моря, мы зарегистрировали 14 видов тинтиннид (таблица 4.7). Новых для Азовского моря видов мы не зафиксировали.

Таблица 4.7 - Видовой состав, плотность, биомасса и встречаемость тинтиннид в Азовском море

	Вид	Н _{ср} , экз./м ³	В _{ср} , мг/м ³	Встречаемость R, %
1	<i>Leprotintinnus pellucidus</i>	7207661	19,106	4,4
2	<i>Metacylis jorgensenii</i>	15000	0,874	4,4
3	<i>Stenosemella nivalis</i>	10000	0,160	4,3
4	<i>Stenosemella ventricosa</i>	3102	0,043	13,0
5	<i>Tintinnopsis beroidea</i>	987	0,012	4,3
6	<i>Tintinnopsis cylindrica</i>	49816	0,897	91,3
7	<i>Tintinnopsis fimbriata</i>	138626	2,344	87,0
8	<i>Tintinnopsis kofoidi</i>	155427	2,355	21,7
9	<i>Tintinnopsis lobiancoi</i>	3333	0,063	4,4
10	<i>Tintinnopsis minuta</i>	73647	0,130	65,2
11	<i>Tintinnopsis parvula</i>	81418	0,388	30,4
12	<i>Tintinnopsis subacuta</i>	15000	0,230	17,4
13	<i>Tintinnopsis tubulosa</i>	5000	0,550	13,0
14	<i>Tintinnopsis urnula</i>	10833	0,071	4,3

Медиана плотности тинтиннид в регионе составляла 9730 экз./м³, а биомассы 0,12 г/м³ (рисунки 4.19, 4.20).

Тинтинниды Азовского моря распределились по экологическим группам следующим образом: по отношению к температуре – 3 группы: 1 холодолюбивый вид (*S. ventricosa*), 6 эвритермных видов (*S. nivalis*, *T. fimbriata*, *T. kofoidi*, *T. lobiancoi*, *T. minuta*, *T. parvula*), 9 теплолюбивых видов (*Leprotintinnus pellucidus*, *Metacylis jorgensenii*, *T. beroidea*, *T. cylindrica*, *T. subacuta*, *T. tubulosa*, *T. urnula*). По отношению к солености найденные здесь виды относятся к 2 экологическим группам: 5 эвригалинных видов (*S. nivalis*, *T. cylindrica*, *T. fimbriata*, *T. kofoidi*, *T. urnula*), и 9

стеногалинных, приуроченных к миксогалинным водам (*L. pellucidus*, *M. jorgensenii*, *S. ventricosa*, *T. beroidea*, *T. lobiancoi*, *T. minuta*, *T. parvula*, *T. subacuta*, *T. tubulosa*).

В Азовском море мы зарегистрировали два константных вида: *T. cylindrica* ($R = 91,3 \%$), *T. fimbriata* ($R = 87,0 \%$), один регулярный вид - *T. minuta* ($R = 65,2 \%$), один нерегулярный вид *T. parvula* ($R=30,4 \%$), Остальные виды случайные, коэффициент R варьирует от 4,3 до 21,7 % (таблица 4.7).

Наиболее высокая плотность в данном регионе отмечена у *Leptotintinnus pellucidus* ($N_{\text{макс.}} = 7,2 \cdot 10^6$ экз./м³), а его доля в таксономической структуре составила 93 % (рисунок 4.15). Но при этом встречаемость была низкой ($R = 4,3 \%$) (таблица 4.7). Плотность следующих 5 видов была на порядок ниже, и доля их в таксономической структуре не превышала 2 % (рисунок 4.15): *T. kofoidi* ($N_{\text{макс.}} = 4,2 \cdot 10^5$ экз./м³, $R = 17,4\%$ доля 2 %) ($N_{\text{ср}} = 1,6 \cdot 10^5$ экз./м³), у *T. fimbriata* ($N_{\text{макс.}} = 1,1 \cdot 10^6$ экз./м³, $R = 87,0 \%$ доля 2 %). ($N_{\text{ср}} = 1,4 \cdot 10^5$ экз./м³), *T. parvula* ($N_{\text{макс.}} = 1,1 \cdot 10^6$ экз./м³, $R = 30,4 \%$ доля 2 %) ($N_{\text{ср}} = 8,1 \cdot 10^4$ экз./м³), *T. minuta* ($N_{\text{макс.}} = 3 \cdot 10^5$ экз./м³, $R = 65,2 \%$ доля 1%) ($N_{\text{ср}} = 7 \cdot 10^4$ экз./м³) и *T. cylindrica* ($N_{\text{макс.}} = 1,5 \cdot 10^5$ экз./м³, $R = 91,3 \%$ доля 1 %) ($N_{\text{ср}} = 4,98 \cdot 10^4$ экз./м³). При этом, встречаемость (R) данных видов существенно варьирует от 17,4 % у *T. kofoidi* до 91,3 % у *T. cylindrica* (таблица 4.7).

В диапазоне от 10000 до 50000 экз./м³ и с долей менее 1 % было зафиксировано 5 видов (рисунок 4.15): *T. subacuta* ($N_{\text{макс.}} = 3,3 \cdot 10^4$ экз./м³, $R = 17,4 \%$ доля 0,3 %), *M. jorgensenii* ($N_{\text{макс.}} = 1,5 \cdot 10^4$ экз./м³, $R = 4,4 \%$ доля 0,2 %) ($N_{\text{ср}} = 1,5 \cdot 10^4$ экз./м³), *T. urnula* ($N_{\text{макс.}} = 1,1 \cdot 10^4$ экз./м³, $R = 4,3 \%$ доля 0,02 %) ($N_{\text{ср}} = 1,1 \cdot 10^4$ экз./м³), *S. nivalis* ($N_{\text{макс.}} = 1,01 \cdot 10^4$ экз./м³, $R = 4,3 \%$ доля 0,013 %) ($N_{\text{ср}} = 1,0 \cdot 10^4$ экз./м³), *Tintinnopsis tubulosa* ($N_{\text{макс.}} = 1,0 \cdot 10^4$ экз./м³, $R = 13,0 \%$ доля 0,012 %) ($N_{\text{ср}} = 5,0 \cdot 10^3$ экз./м³).

Плотность еще 3 видов не превышала 10^4 экз./м³, а доля не превышала 0,01 % (рисунок 4.15): *T. lobiancoi* ($N_{\text{макс.}} = 3333$ экз./м³, $R = 4,3 \%$, доля 0,01 %) *S. ventricosa* ($N_{\text{макс.}} = 6578$ экз./м³, $R = 4,3 \%$, доля 0,011 %), *T. beroidea* ($N_{\text{макс.}} = 987$ экз./м³, $R = 4,3$

%, доля 0,007 %). Их встречаемость также была наименьшей и составила 4,3 % (таблица 4.7).

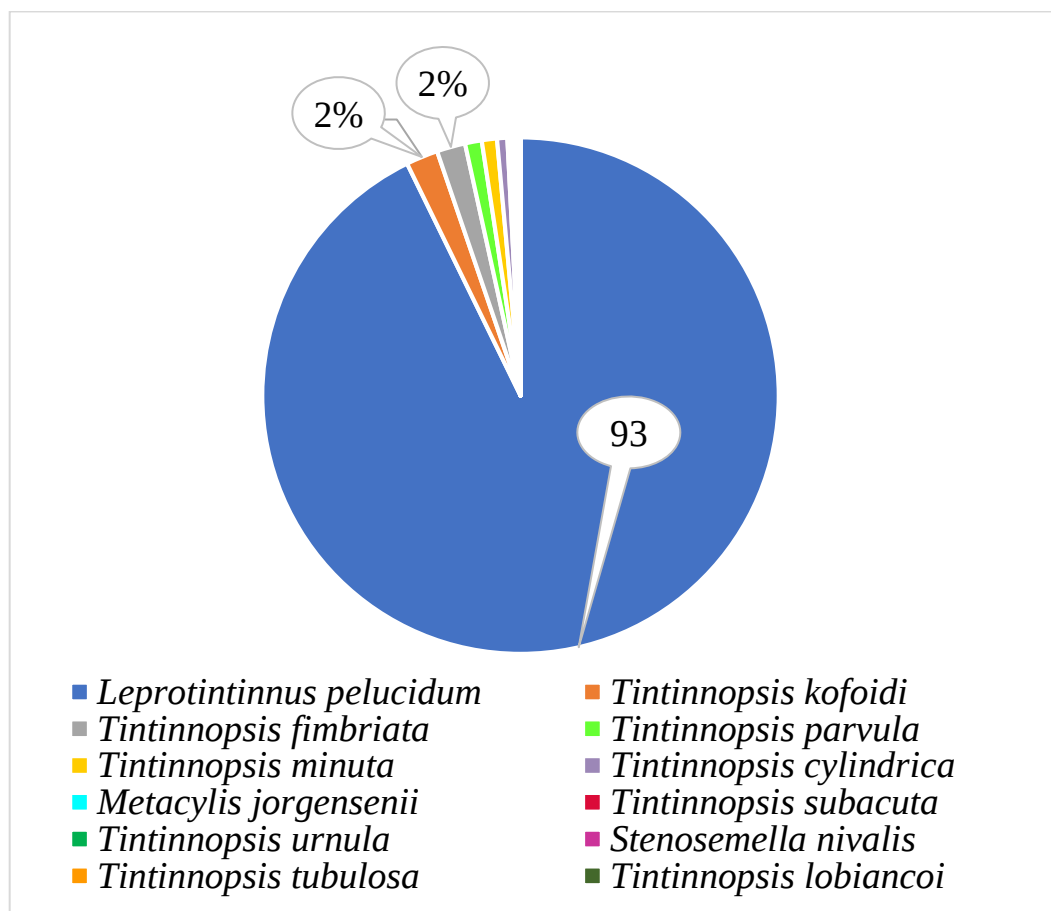


Рисунок 4.15 - Таксономическая структура по плотности тинтиннид в Азовском море

Наибольшие показатели биомассы в Азовском регионе также зарегистрированы у *L. pellucidus* ($B_{cp} = 19,105 \text{ мг/м}^3$) (таблица 4.7), а его доля составила 70 % (рисунок 4.16). Значительно уступают, но остаются высокими биомассы *T. kofoidi* ($B_{cp} = 2,355 \text{ мг/м}^3$) и *T. fimbriata* ($B_{cp} = 2,344 \text{ мг/м}^3$) (таблица 4.7) с долей около 9 % для каждого вида (рисунок 4.16).

Биомасса остальных видов не превышала 1 мг/м^3 (таблица 4.7), а доля их в таксономической структуре по данному показателю не превышала 3 % (рисунок 4.15). Так, долю в 3 % имели *T. cylindrica* ($B_{cp} = 0,898 \text{ мг/м}^3$) и *M. jorgensenii* ($B_{cp} = 0,874 \text{ мг/м}^3$). Долю в 2 % имела *T. tubulosa* ($B_{cp} = 0,550 \text{ мг/м}^3$). Долю в 1 % имели *T.*

parvula ($B_{cp} = 0,3879 \text{ мг/м}^3$), *T. subacuta* ($B_{cp} = 0,230 \text{ мг/м}^3$), *S. nivalis* ($B_{cp} = 0,160 \text{ мг/м}^3$) и *T. minuta* ($B_{cp} = 0,130 \text{ мг/м}^3$). Еще 4 вида имели минимальную долю (0,1 %) в таксономической структуре по биомассе: *T. urnula* ($B_{cp} = 0,071 \text{ мг/м}^3$), *T. lobiancoi* ($B_{cp} = 0,063 \text{ мг/м}^3$), *S. ventricosa* ($B_{cp} = 0,043 \text{ мг/м}^3$), *T. beroidea* ($B_{cp} = 0,012 \text{ мг/м}^3$).

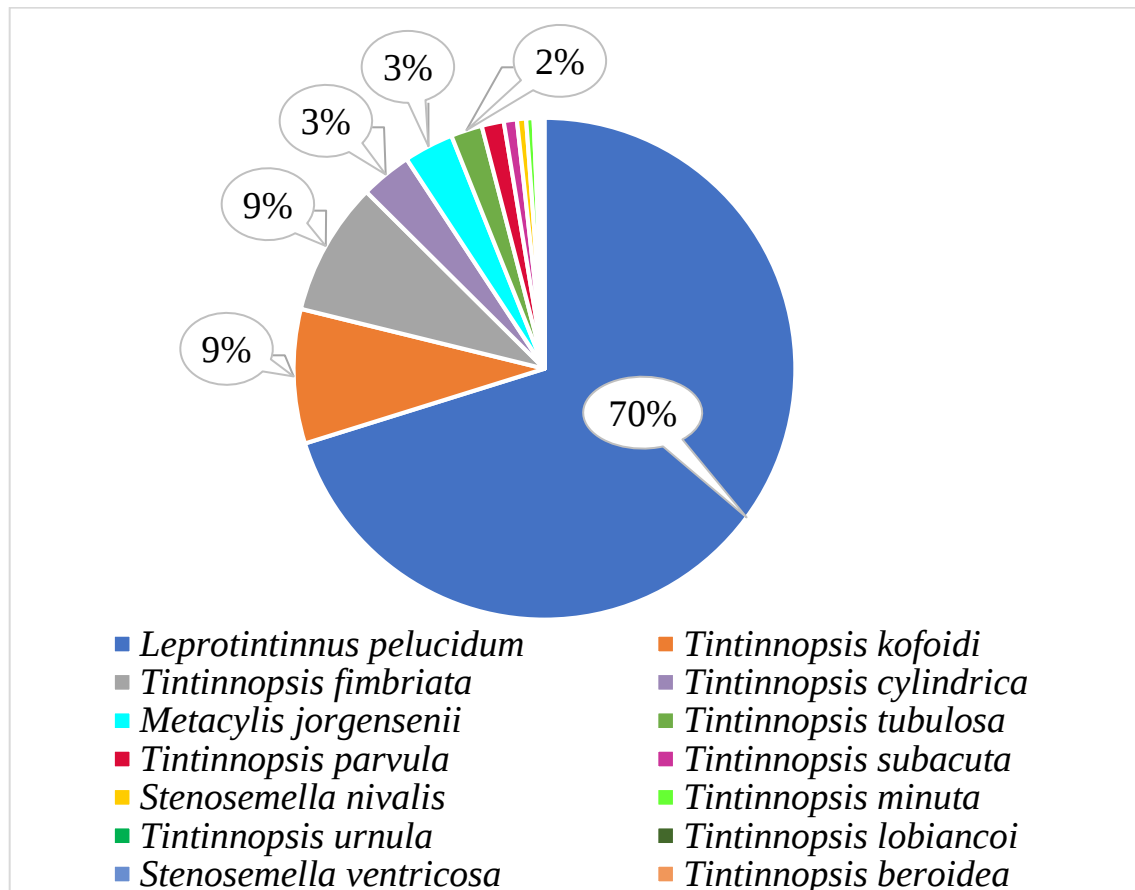


Рисунок 4.16 - Таксономическая структура по биомассе тинтиннид в Азовском море

Таким образом, 9 видов тинтиннид составляли основу таксономического состава Азовского моря по совокупности исследуемых параметров: *L. pellucidus*, *M. jorgensenii*, *T. kofoidi*, *T. fimbriata*, *T. cylindrica*, *T. tubulosa*, *T. parvula*, *T. minuta*, *T. subacuta*.

Данные виды относятся к 4 экологическим группам. По отношению к температуре: 5 эвритермных (*T. kofoidi*, *T. fimbriata*, *T. parvula*, *T. minuta*, *T. tubulosa*)

и 4 теплолюбивых (*L. pellucidus*, *M. jorgensenii*, *T. cylindrica*, *T. subacuta*), а по отношению к солености 3 эвригалинных (*T. kofoidi*, *T. fimbriata*, *T. cylindrica*,) и 6 стеногалинных, приуроченных к миксогалинным водам (*L. pellucidus*, *M. jorgensenii*, *T. tubulosa*, *T. parvula*, *T. minuta*, *T. subacuta*).

Как отмечалось выше, для характеристики видовых комплексов тинтиннид следующих регионов использовались большей частью литературные данные [106; 175; 202; 210; 221; 247].

Синопский залив. В районе Босфора, где сильно влияние вод Мраморного моря, соленость может повышаться до 24 ‰. Очевидно, что с этими водами в Черное море поступают и мраморноморские организмы.

27 видов тинтиннид зарегистрировано в данном регионе [175; 202; 221; 247]. По отношению к температуре отмечены представители 2 экологических групп: эвритермные – 11 видов (*A. acuta*, *F. ehrenbergii*, *Helicostomella subulata*, *Salpingella decurtata*, *Stenosemella nivalis*, *Tintinnopsis beroidea*, *T. campanula*, *T. cylindrica*, *T. davidovi*, *T. lobiancoi*, *T. tubulosa*); теплолюбивые – 16 видов (*E. lususundae*, *F. azorica*, *F. campanula*, *F. serrata*, *M. jorgensenii*, *M. mereschkowskii*, *M. mediterranea*, *T. nucula*, *T. compressa*, *T. radix*, *T. strigosa*, *C. aspera*, *Codonellopsis morchella*, *Cyttarocyclus ampulla*, *Dictyocysta mitra*, *Xystonella lohmanni*).

По отношению к солености это представители 3 экологических групп: эвригалинных - 3 вида (*Stenosemella nivalis*, *Tintinnopsis davidovi*, *T. cylindrica*); 13 стеногалинных, приуроченных к миксогалинным водам видов (*Amphorellopsis acuta*, *Eutintinnus lususundae*, *Helicostomella subulata*, *Favella ehrenbergii*, *Metacyclis jorgensenii*, *M. mereschkowskii*, *M. mediterranea*, *Salpingella decurtata*, *Tintinnopsis beroidea*, *T. campanula*, *T. compressa*, *T. lobiancoi*, *T. tubulosa*) и 11 стеногалинных, приуроченных к эугалинным водам (*Favella azorica*, *F. campanula*, *Tintinnopsis nucula*, *T. radix*, *T. strigosa*, *Codonella aspera*, *Codonellopsis morchella*, *Cyttarocyclus ampulla*, *Dictyocysta mitra*, *F. serrata*, *Xystonella lohmanni*).

В Синопском заливе преобладают теплолюбивые виды. Кроме того, стеногалинные, приуроченные к эугалинным водам виды зарегистрированы только в этом регионе.

Прибрежье Болгарии и Румынии. Данный регион входит в состав северо-западного шельфа, где огромную роль играет материковый сток двух крупных европейских рек Дуная и Днестра, оказывая на него непосредственное опресняющее влияние. В этом районе соленость может снижаться с 16 до 13 ‰ и даже ниже в приустьевых районах. Температурный режим характерен для умеренного климата. Зимой вода остывает до 2-4 °С, а летом прогревается до 25-27 °С. [2].

21 вид был зафиксирован в данном регионе [106; 210]. Деление на экологические группы следующее. По отношению к температуре отмечены представители 3 экологических групп: 13 эвритермных видов (*Favella ehrenbergii*, *Helicostomella subulata*, *Tintinnidium mucicola*, *Tintinnopsis baltica*, *Tintinnopsis davidovi*, *T. campanula*, *T. cylindrica*, *T. lobiancoi*, *T. minuta*, *T. parvula*, *T. tubulosa*, *Tintinnopsis karajacensis*, *Tintinnopsis meuniery*), 2 холодолюбивых вида (*Stenosemella ventricosa*, *C. lagenula*) и 6 теплолюбивых видов (*Leprotintinnus bottnicus*, *L. pellucidus*, *Metacylis mediterranea*, *Stenosemella nivalis*, *Tintinnopsis beroidea* *T. subacuta*). По отношению к солености: 6 эвригалинных (*Stenosemella nivalis*, *Tintinnopsis baltica*, *T. davidovi*, *T. karajacensis*, *T. meuniery* *T. cylindrica*) и 15 стеногалинных, приуроченных к миксогалинным водам видов (*Codonella lagenula*, *Helicostomella subulata*, *Favella ehrenbergii*, *Leprotintinnus bottnicus*, *L. pellucidus*, *Metacylis mediterranea*, *S. ventricosa*, *Tintinnidium mucicola*, *Tintinnopsis beroidea*, *T. campanula*, *T. lobiancoi*, *T. minuta*, *T. parvula*, *T. subacuta*, *T. tubulosa*).

С целью выявления особенностей распространения тинтиннид, нами был проведен анализ видовых списков тинтиннид из перечисленных регионов Черного и Азовского морей (полученных по литературным и собственным данным) с помощью

индекса фаунистического сходства Чекановского-Сёренсена (таблица 4.8, рисунок 4.17).

Анализ индекса фаунистического сходства Чекановского-Сёренсена (I_{cs}) показывает максимальный уровень сходства между С-З частью и побережьем Крыма ($I_{cs} = 0,76$), Кавказа ($I_{cs} = 0,65$), а также глубоководной частью Черного моря ($I_{cs} = 0,65$).

Побережье Крыма имеет достаточно высокий уровень сходства со всеми исследуемыми регионами – значение I_{cs} варьирует от 0,51 в паре с Азовским морем и глубоководной частью до 0,76 в паре с северо-западной частью Черного моря.

Побережье Кавказа имеет высокие индексы фаунистического сходства с северо-западной частью ($I_{cs} = 0,65$) и побережьем Крыма ($I_{cs} = 0,60$). С остальными регионами сходство среднее: I_{cs} варьирует от 0,43 в паре с Синопским заливом до 0,54 в паре с побережьем Болгарии и Румынии.

Глубоководная часть имеет максимальное сходство с северо-западной частью ($I_{cs} = 0,65$). Немного ниже оно в парах с Крымом ($I_{cs} = 0,51$) и Кавказом ($I_{cs} = 0,48$). С остальными регионами сходство низкое – от 0,24 в парах с Азовским морем и побережьем Болгарии до 0,38 в паре с Синопом.

Видовой список Синопского залива сходен практически со всеми регионами. При этом сравнительно высокие показатели его сходства с побережьем Крыма ($I_{cs} = 0,53$) и северо-западной частью Черного моря ($I_{cs} = 0,51$).

Побережье Болгарии и Румынии демонстрирует низкий уровень сходства с глубоководной частью Черного моря ($I_{cs} = 0,24$) и Синопским заливом ($I_{cs} = 0,38$), а максимальный – с Азовским морем ($I_{cs} = 0,71$).

У Азовского моря наиболее высокий уровень сходства с побережьем Болгарии и Румынии ($I_{cs} = 0,71$), а наиболее низкий с глубоководной частью Черного моря ($I_{cs}=0,24$) и Синопским заливом ($I_{cs} = 0,26$). С Побережьем Крыма, Кавказа и северо-западной частью Черного моря I_{cs} варьирует от 0,38 до 0,51 (таблица 4.8).

Как видно из рисунка 4.17, выделенные нами регионы объединяются в четыре кластера с достаточно высокой бутстреп поддержкой (43-100 %):

Таблица 4.8 - Индексы фаунистического сходства (Чекановского-Сёренсена) между разными регионами Черного и Азовского морей (по литературным и собственным данным)

	Прибрежье Крыма	Прибрежье Кавказа	С-З часть	Глубоко- водная часть	Синопский залив	Болгария/ Румыния	Азовское море
Прибрежье Крыма	1	0,6	0,76	0,51	0,53	0,55	0,51
Прибрежье Кавказа	0,6	1	0,65	0,48	0,43	0,54	0,49
Северо- Западная часть	0,76	0,65	1	0,65	0,51	0,52	0,38
Глубоководная часть	0,51	0,48	0,65	1	0,36	0,24	0,24
Синопский залив	0,53	0,43	0,51	0,36	1	0,38	0,26
Болгария/ Румыния	0,55	0,54	0,52	0,24	0,38	1	0,71
Азовское море	0,51	0,49	0,38	0,24	0,26	0,71	1

Так, в два отдельных кластера выделились видовые комплексы тинтиннид Синопского залива и Глубоководной части Черного моря. Следующий кластер объединяет видовые списки Северо-западной части, Прибрежья Крыма и Прибрежья Кавказа и в отдельный кластер попали видовые комплексы тинтиннид Азовского моря и Прибрежья Болгарии и Румынии.

Как оказалось, такая кластеризация хорошо согласуется с особенностями температурного и соленостного режимов регионов.

Это подтверждают и результаты непараметрического многомерного шкалирования (рисунок 4.18), проведенного с использованием наших собственных данных по температуре и солености воды в разных регионах (прямая ординация).

На рисунке 4.18 заметна выраженная вертикальная ординация региональных видовых комплексов тинтиннид, связанная с температурой, и горизонтальная ординация, которая связана с соленостью.

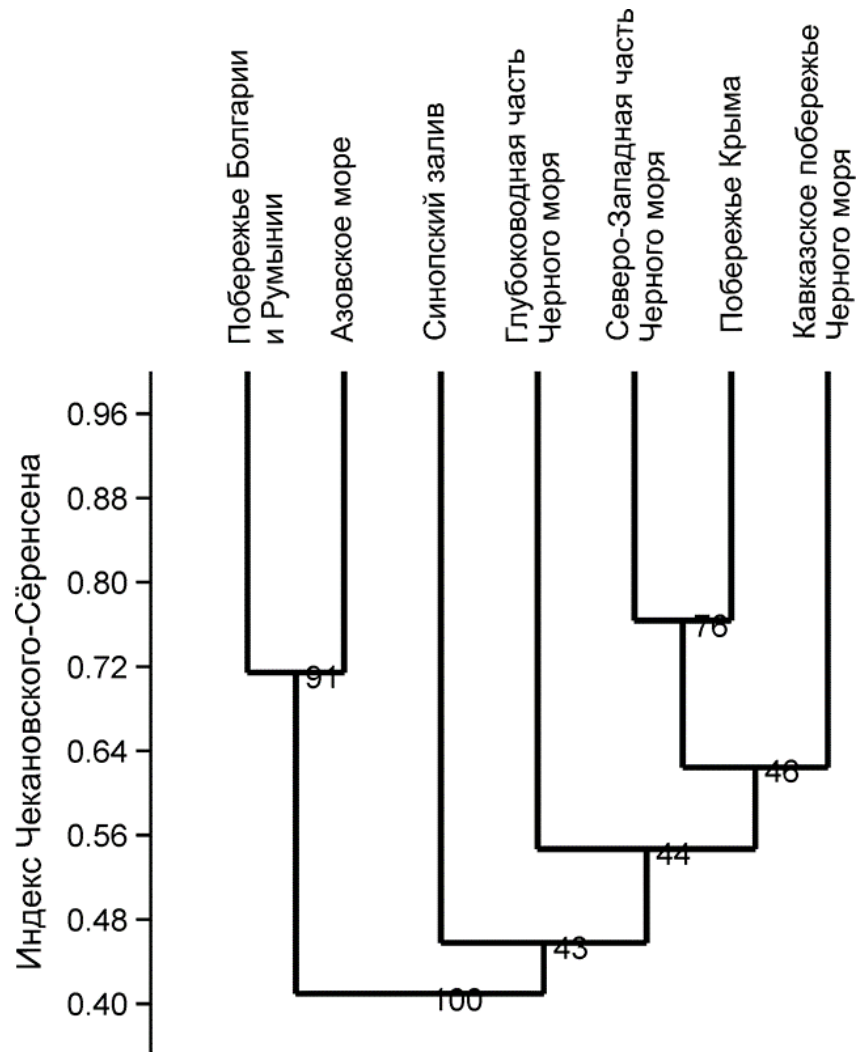


Рисунок 4.17 - Дендрограмма фаунистического сходства (индекс Чекановского-Сёренсена) между разными регионами Черного и Азовского морей (по литературным и собственным данным). В узлах дендрограммы приведены результаты Bootstrap-анализа

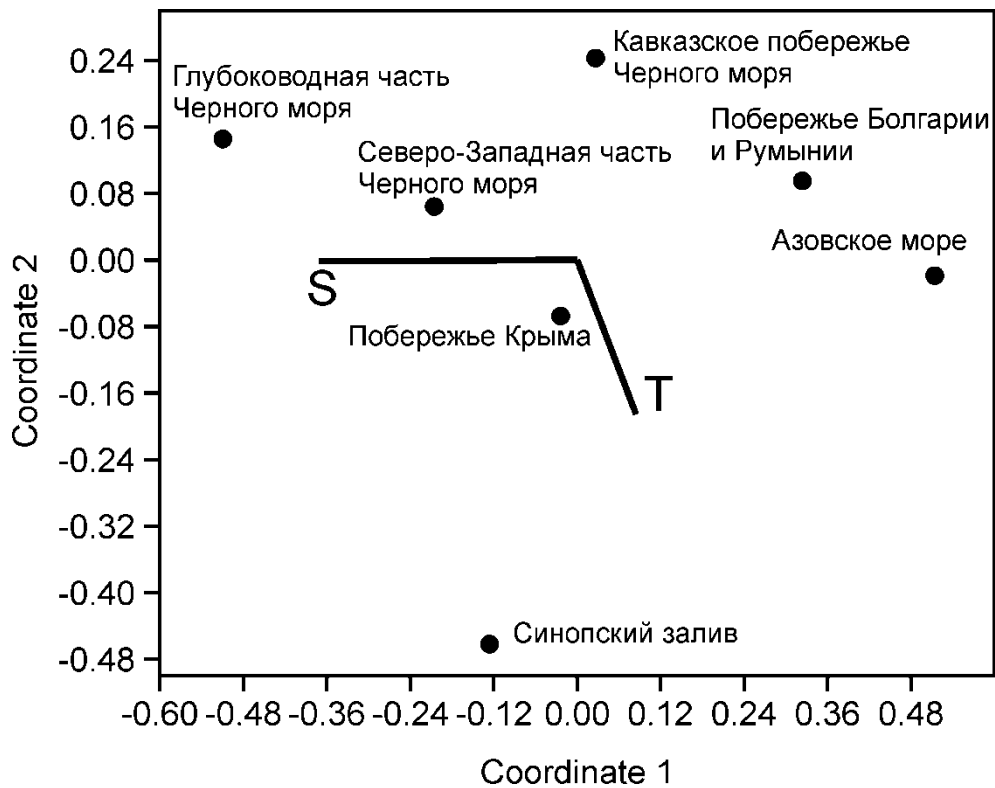


Рисунок 4.18 - Ординация видовых комплексов регионов Черного моря (по индексу Чекановского-Сёренсена). Т – линия тренда по температуре воды, S – линия тренда по солености (результаты непараметрического многомерного шкалирования)

Отсюда видно, что объединение в один кластер Прибрежья Румынии и Болгарии и Азовского моря на рисунке 4.17 связано с более низкой соленостью в этих регионах. С более высокой соленостью связано обособление Глубоководной части. В то же время, обособленность видового комплекса тинтинид Синопского залива, по всей видимости, связана с температурой.

Объединение в один кластер видовых списков Прибрежья Кавказа, Прибрежья Крыма и Северо-Западной части Черного моря, объясняется, по-видимому, сходством показателей солености (от 16,91 ‰ в Северо-Западной части до 17,98 ‰ в Прибрежье Кавказа по нашим данным) и температуры (от 16,05 °C в Прибрежье Крыма до 20,4 °C в прибрежье Кавказа по нашим данным).

Как видно из рисунков 4.19 и 4.20, наибольшие медианы плотности (20000 экз./м³) и биомассы (1,69 мг/м³) отмечены в Прибрежье Кавказа. В Северо-западной

части медиана плотности $1,1 \cdot 10^3$ экз./м³, биомассы – 0,26 мг/м³, в Азовском море – $9,7 \cdot 10^3$ экз./м³ и 0,12 мг/м³ соответственно. В Прибрежье Крыма медиана плотности – 1896 экз./м³, а биомассы – 0,06 мг/м³. Наименьшие медианы плотности (573 экз./м³) и биомассы (0,01 мг/м³) были отмечены в Глубоководной части Черного моря.

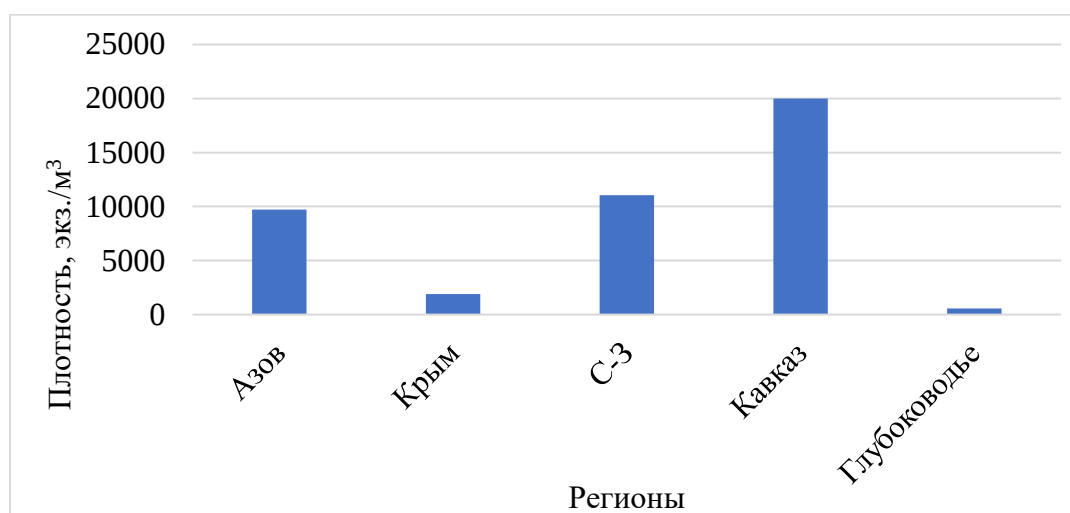


Рисунок 4.19 - Распределение медиан плотности тинтиннид по изученным регионам Черного и Азовского морей

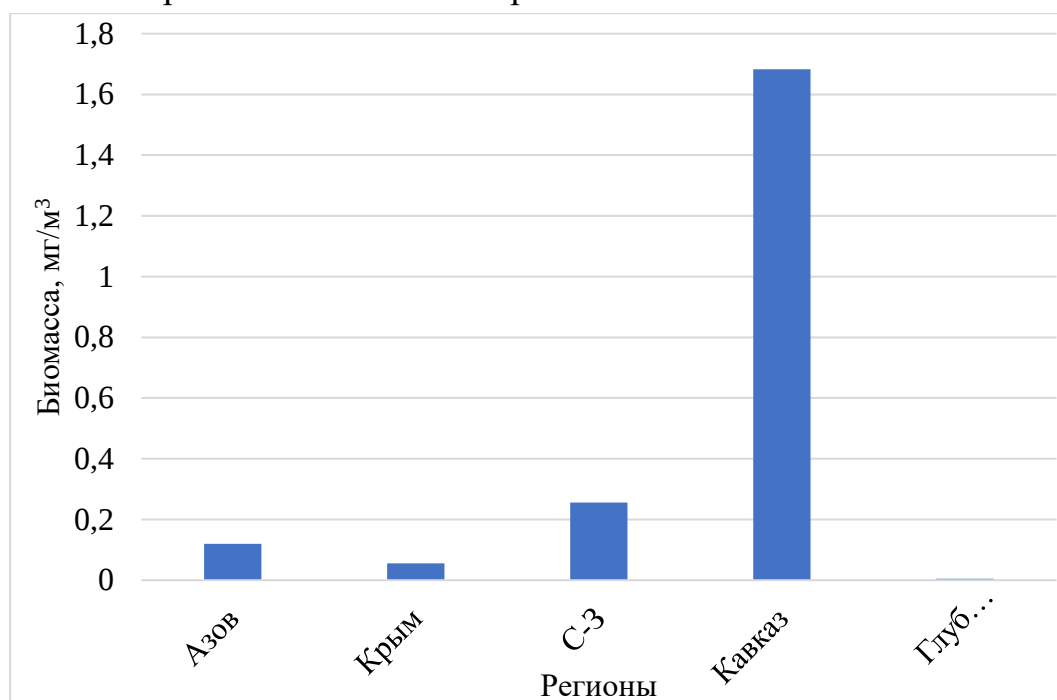


Рисунок 4.20 - Распределение медиан биомассы тинтиннид по изученным регионам Черного и Азовского морей

По нашему мнению, на основании сходства видовых составов тинтиннид в Черном и Азовском морях могут быть выделены четыре видовых комплекса этих инфузорий.

1. Видовой комплекс Азовского моря и побережья Румынии и Болгарии, состав которого определяется пониженной соленостью в этих регионах. В таксономической структуре этого комплекса доминируют стеногалинные, приуроченные к миксогалинным водам и эвритермные по отношению к температуре виды: *L. pelucidus*, *T. tubulosa*, *T. parvula*, *T. minuta*, *T. subacuta*.

2. Видовой комплекс Прибрежья Кавказа, Прибрежья Крыма и Северо-Западной части Черного моря. Сходство видовых списков тинтиннид этих регионов связано со сходством показателей солености и температуры в этих регионах. В таксономической структуре доминируют 8 стеногалинных, приуроченных к миксогалинным водам видов: *E. lususundae*, *E. tubulosus*, *F. ehrenbergii*, *Metacylis mereschkowskii*, *M. jorgensenii*, *T. minuta*, *T. tubulosa*, *S. ventricosa*.

3. Видовой комплекс Глубоководной части Черного моря, состав которого определяется наибольшей соленостью. Основу таксономической структуры в этом комплексе составили 10 видов, из которых 9 стеногалинных, приуроченных к миксогалинным водам и один эвригалинный: *M. jorgensenii*, *M. mereschkowskii*, *P. columbiana*, *F. ehrenbergii*, *S. decurtata*, *E. lususundae*, *E. apertus*, *A. acuta*, *C. lagenula*, *S. nivalis*.

4. Видовой комплекс Синопского залива, состав которого связан с самой высокой температурой воды (до 29 °C). Холодолобивые виды в этом комплексе отсутствуют, эвритермных видов 11, а больше всего в списке данного региона теплолюбивых стенотермных видов (16): *E. lususundae*, *F. azorica*, *F. campanula*, *M. jorgensenii*, *M. mereschkowskii*, *M. mediterranea*, *T. nucula*, *T. compressa*, *T. radix*, *T. strigosa*, *C. aspera*, *C. s. morchella*, *C. ampulla*, *D. mitra*, *F. serrata*, *X. lohmanni*.

РАЗДЕЛ 5 ДОЛГОВРЕМЕННАЯ И СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ОБИЛИЯ И ТАКСОНОМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ТИНТИННИД В СЕВАСТОПОЛЬСКОЙ БУХТЕ ЧЕРНОГО МОРЯ

Приведенные в предыдущей главе сведения по структуре видовых комплексов тинтиннид в разных акваториях Черного и Азовского морей основаны на усредненных данных, собранных в разные сезоны и в разные по климатическим условиям годы. Соответственно, они не отражают изменений, которые происходят в данных видовых комплексах во времени.

Для оценки таких изменений был выбран видовой комплекс тинтиннид Севастопольской бухты Черного моря, где нами в период с 1998 по 2011 гг. проводился систематический круглогодичный отбор проб планктона с одновременной регистрацией температуры и солености воды.

Известно [67], что сезонные изменения в планктонных сообществах обычно не вполне соответствуют календарным сезонам. В связи с этим, часто используют не календарные, а биологические сезоны, выделенные на основании фенологических наблюдений в данной акватории. В частности, для планктона Черного моря рассматривают три биологических сезона: биологическая весна (с января по май), биологическое лето (с июня по сентябрь) и биологическая осень (с октября по декабрь) [67].

Как оказалось, сезонные явления у тинтиннид Севастопольской бухты лучше согласуются с биологическими, а не календарными сезонами. В связи с этим, нами в дальнейшем будут рассматриваться перечисленные выше биологические сезоны, выделенные П.И. Усачевым.

Как видно на рисунке 5.1, флуктуации температуры в Севастопольской бухте характерны для таковых в водах умеренных широт с минимальными показателями в весенний сезон, устойчивым летним пиком и постепенным снижением осенью [144, 159, 249].

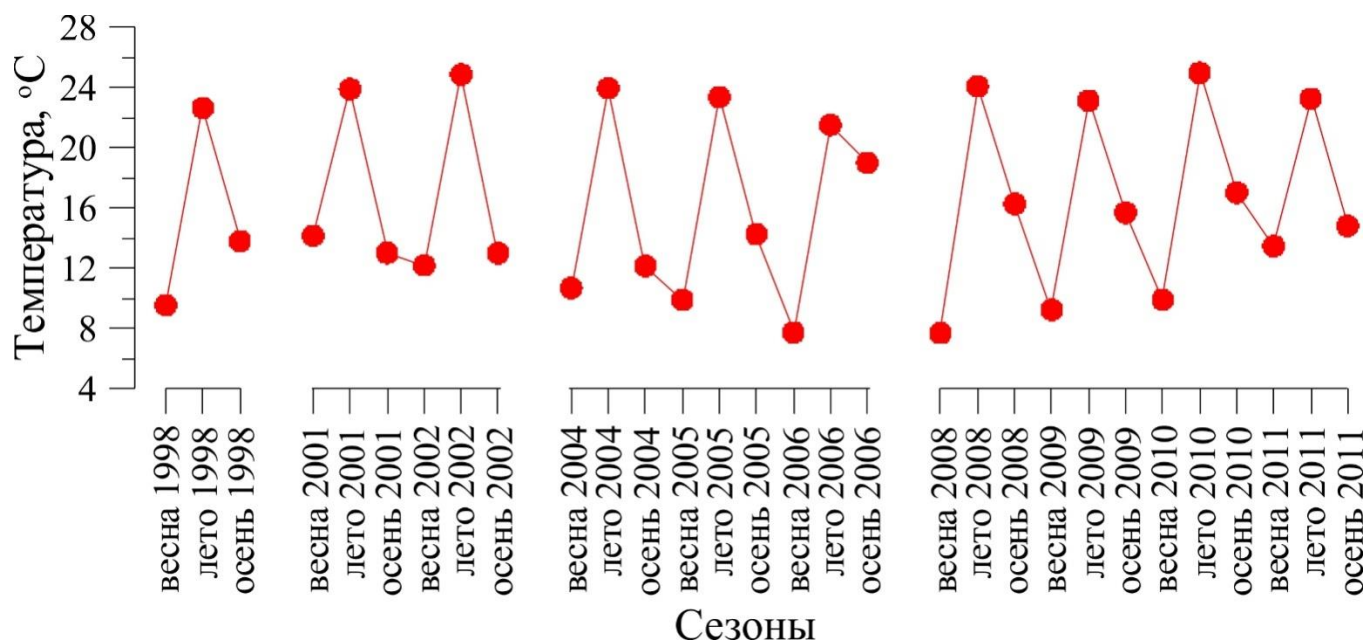


Рисунок 5.1 - Изменения температуры в Севастопольской бухте в период с 1998 по 2011 гг

При этом минимальная зафиксированная нами температура была отмечена в весенний и осенний сезоны (5,0 °C), а максимальная – летом (28 °C) (таблица 5.1).

Таблица 5.1 - Размах вариабельности, средние значения абиотических факторов и показателей обилия тинтиннид в Севастопольской бухте в разные биологические сезоны 1998-2011 гг

Биологический сезон	Температура, °C	Соленость, ‰	Плотность, экз./м ³	Биомасса, мг/м ³
весна	5,0-20,5	17,43-17,93	7322-569515	0,100-12,879
	10,0±3,3	17,66±0,12	89549±97642	2,675±3,159
лето	18,2-28,0	16,50-18,00	11837-13137790	2,583-98,672
	23,6±1,7	17,60±0,20	2163442±2497389	27,924±24,440
осень	5,0-20,9	17,20-17,88	814-428688	0,189-6,070
	14,1±3,0	17,63±0,11	107200±118680	1,750±1,413

За период наблюдений соленость в Севастопольской бухте менялась в пределах от 16,50 ‰ до 18,00 ‰ (табл.5.1). На рисунок 5.2 показаны средне-сезонные изменения солености за исследуемый период с 1998 по 2011 гг.

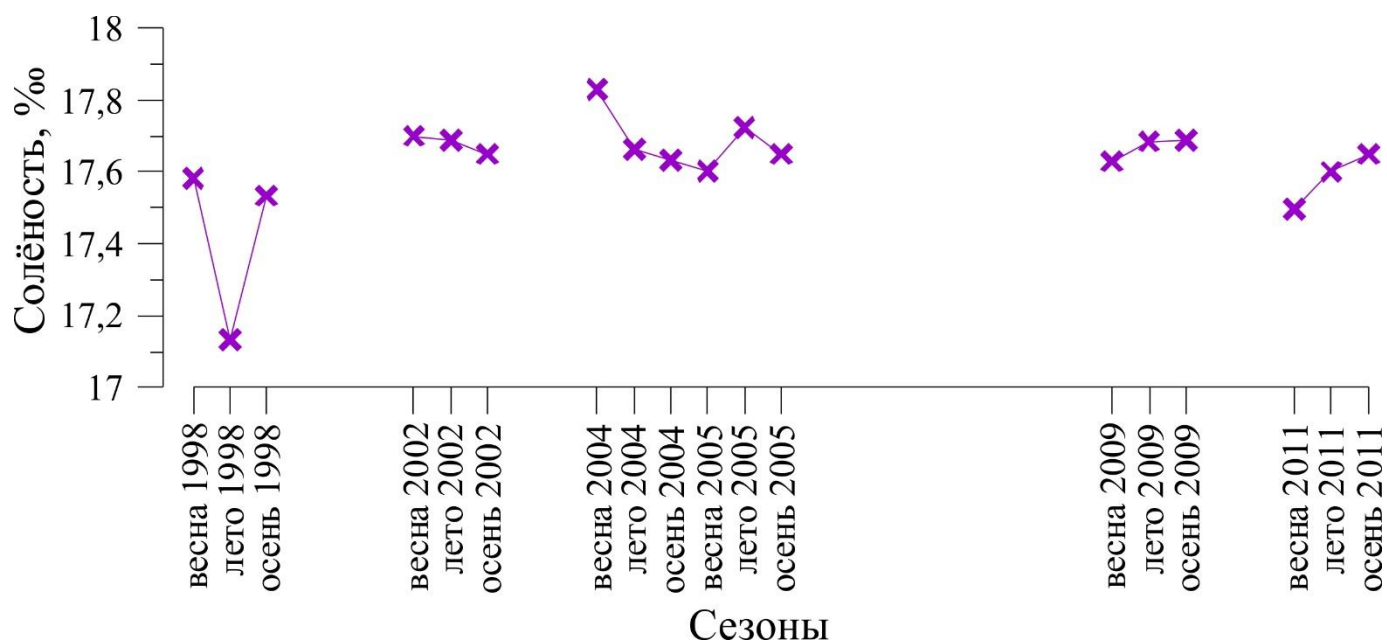


Рисунок 5.2 - Изменения солености в Севастопольской бухте в период с 1998 по 2011 гг

Как показал корреляционный анализ, имеется слабая, но статистически значимая ($p < 0,05$) достоверная положительная корреляция между обилием и температурой воды. Так, для плотности $r = 0,21$, а для биомассы $r = 0,19$.

В то же время, корреляция между показателями обилия инфузорий и соленостью слабая ($r = -0,07$ и $r = 0,11$, соответственно) и недостоверная, что, вероятно, связано с небольшим диапазоном изменения солености в бухте, от 16,50 до 18,00 ‰. В связи с этим, в дальнейшем будет анализироваться только связь показателей обилия тинтиннид с температурой.

Долговременные изменения обилия тинтиннид (плотность и биомасса) в Севастопольской бухте показаны на рисунках 5.3 и 5.4. В целом, для тинтиннид

отмечены характерные для планктонных организмов сезонные колебания обилия с максимумами в теплый период и минимумами в холодный период года.

Но, при этом, как видно из рисунка 5.3, плотность инфузорий подвержена существенным колебаниям. Так, минимальные значения плотности, изменялись в диапазоне от 814 экз./м³ в осенний сезон 2006 г до $3,8 \cdot 10^4$ экз./м³ осенью 2004 г, а максимальные значения плотности менялись от $1,2 \cdot 10^4$ экз./м³ в летний биологический сезон 2006 г до $1,3 \cdot 10^7$ экз./м³ в летний сезон 2008 г.

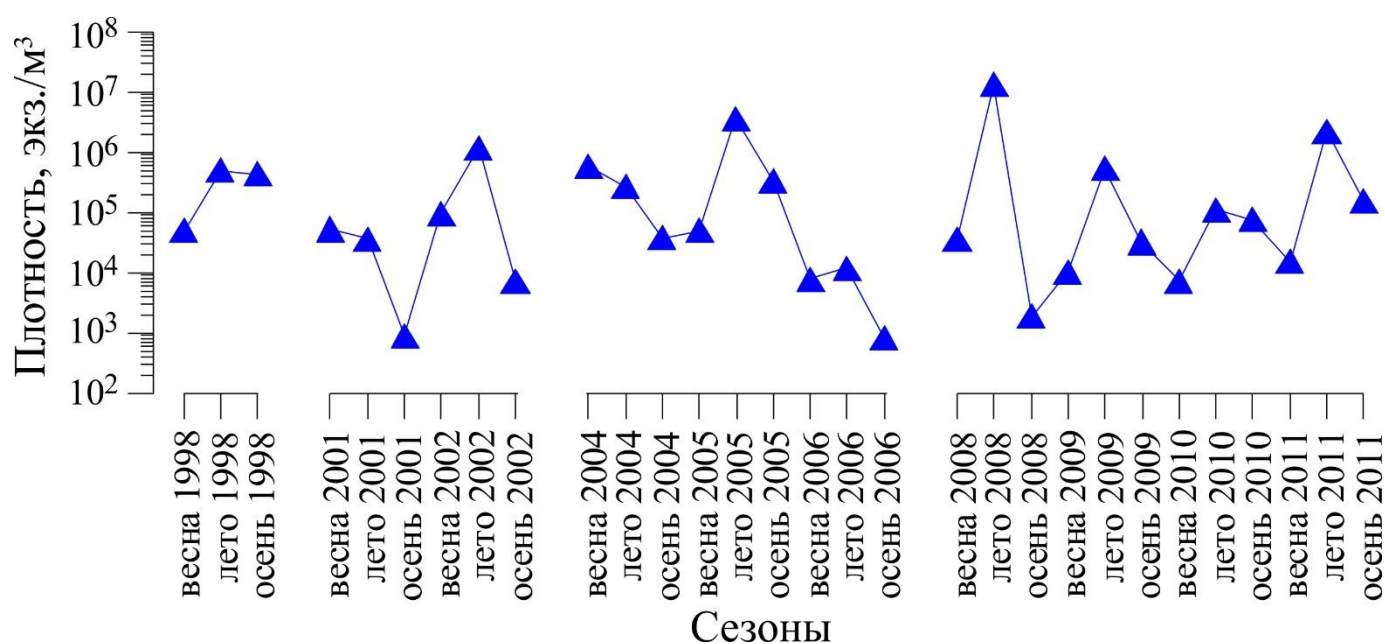


Рисунок 5.3 - Изменения плотности тинтиннид (в экз./м³) в Севастопольской бухте в период с 1998 по 2011 гг

Сходная динамика наблюдалась и для биомассы (рисунок 5.4). Так, минимальные значения биомассы изменялись в диапазоне от 0,100 мг/м³ весной 2010 г до 1,648 мг/м³ весной 2001 г, а максимальные значения биомассы менялись от 2,968 мг/м³ летом 2005 г до 98,672 мг/м³ летом 2008 г.

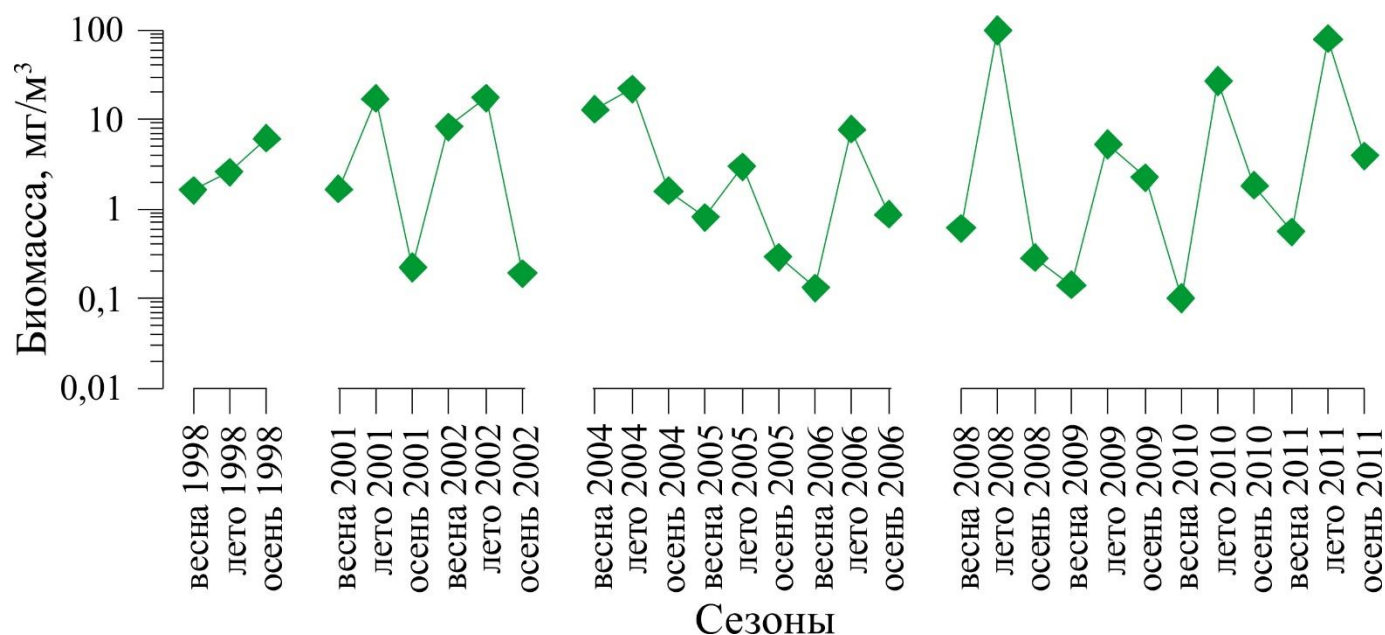


Рисунок 5.4 - Изменения биомассы тинтиннид (в мг/м³) в Севастопольской бухте в период с 1998 по 2011 гг

Следует отметить, что пики плотности и биомассы не всегда совпадают, вероятно за счет того, что в отдельные годы вспышки плотности давали мелкие виды и это не приводило к заметному увеличению биомассы. Так, летом 2008 г *D. alderae* достигал плотности $1,1 \cdot 10^7$ экз./м³, на порядок превысив показатели другого доминирующего в этот период вида *E. tubulosus* ($1,4 \cdot 10^6$ экз./м³) и на 2-3 порядка остальные виды. При этом, средняя биомасса тинтиннид в данный период, хотя и была сравнительно высокой), но из-за мелких размеров клеток видов-доминантов (20x15мкм у *D. alderae* и 50x15 мкм у *E. tubulosus*), ее показатели составили 98,672 мг/м³, что сопоставимо со средними значениями для летнего биологического сезона (27,92 мг/м³) (таблица 5.1).

Отдельные пики обилия, возможно, могут быть связаны с изменениями температуры воды. Так, упомянутая выше вспышка плотности *D. alderae* летом 2002 и 2008 годов приходилась на август, когда температура в бухте достигала 27 °С и 27,3

°C соответственно. Тогда как в 2004 году максимальная плотность тинтиннид наблюдалась в весенний биологический сезон, при средней температуре сезона $10,66 \pm 3,1$ °C, за счет массового развития ($2,5 \cdot 10^6$ экз./м³) stenothermного холодолюбивого вида *S. ventricosa* в мае.

Однако, наблюдались отдельные подъемы и спады обилия тинтиннид, которые сложно связать с влиянием температуры.

Так, летом 2004 года мы наблюдали резкий спад обилия, когда при средне-летней температуре $23,9 \pm 1,1$ °C, плотность тинтиннид составила всего $2,7 \cdot 10^5$ экз./м³. Еще более показателен 2006 год, в котором, при сохраненной тенденции сезонных изменений, летний максимум обилия составлял всего $1,2 \cdot 10^4$ экз./м³ при средне-летней температуре этого года $21,5 \pm 2,5$ °C.

Возможно, в таких случаях сказывалось влияние биотических факторов.

Например, спад обилия тинтиннид в 2006 году (рисунок 5.3 и 5.4) совпадает по времени с массовым развитием в бухте копеподы-вселенца *Oithona davisae* Ferrari F.D. et Orsi, 1984, [153]. Кроме того, нами также отмечались вспышки развития *D. alderae*, *E. tubulosus*, *R. tagatzi*, *A. acuta*, *T. tocantinensis*, *S. decurtata*, которые впервые регистрировались в Черном море и, возможно, являются вселенцами.

Так, *A. acuta*, впервые обнаруженная в августе 2011 г, имела плотность $4,01 \cdot 10^4$ экз./м³ и биомассу 1,547 мг/м³, а уже в сентябре доминировала с показателями плотности $3,8 \cdot 10^6$ экз./м³ и биомассы 145,159 мг/м³ соответственно.

Некоторые виды достигали максимального развития на следующий год после их первой регистрации.

Например, *S. decurtata*, впервые обнаруженная в августе 2008 г с плотностью $2,4 \cdot 10^4$ экз./м³, в августе 2009 г дала вспышку и достигла $9,4 \cdot 10^5$ экз./м³.

Считается, что подобный значительный рост обилия после вселения характерен для видов-вселенцев [58].

В целом, как видно из рисунков 5.3, 5.4 и таблицы 5.1, изменения обилия тинтиннид в Севастопольской бухте имеют выраженный сезонный характер, связанный с циклическими изменениями температуры. В большинстве случаев сезонные минимумы приходятся на весенний биологический сезон, а максимумы – на летний.

Однако, как видно из таблицы 5.2, динамика таксономического состава видового комплекса тинтиннид не демонстрирует четко выраженных сезонных особенностей, что, вероятно, связано с преобладанием эвритермных видов. Как видно из таблицы, из 32 отмеченных в бухте видов тинтиннид, 18 видов относится к эвритермам, 12 видов к теплолюбивым stenotherмам и 2 вида к холодолюбивым stenotherмам.

При этом, не все эвритермные виды были обнаружены во все сезоны, и не все теплолюбивые stenotherмы встречались только в теплый период.

Так, 12 видов тинтиннид представлены в планктоне весь год. Десять из них (*T. fimbriata*, *S. nivalis*, *T. beroidea*, *T. lobiancoi*, *T. kofoidi* и *F. ehrenbergii*, *T. campanula*, *T. minuta*, *T. tubulosa*, *T. mucicola*) относятся к эвритермной экологической группе, а два (*M. mereschkowskii*, *E. apertus*) к теплолюбивым stenotherмам.

В весенне-летний период встречались эвритермные виды *T. cylindrica*, *P. columbiana* и *T. urnula*, летом и осенью эвритермы *A. acuta*, *S. decurtata* и *Tintinnopsis tocantinensis*. Также в летне-осенний период встречались теплолюбивые stenotherмные виды *E. lususundae*, *E. tubulosus*, *R. tagatzi*.

Холодолюбивый stenotherмный вид *S. ventricosa* встречался в осенне-весенний период.

Исключение составляет теплолюбивый вид *D. alderae*, который был неоднократно (в 2002 и 2008 гг.) массово встречен нами в бухте в рамках одного, летнего, биологического сезона (рисунок 5.5).

При подобном преобладании круглогодичных видов, полезным является анализ встречаемости видов в определенные сезоны (таблица 5.2).

Таблица 5.2 - Сезонные изменения таксономического состава и встречаемости (%) тинтиннид в Севастопольской бухте (1998 -2011 гг.) (разработана автором)

Виды	весна	лето	осень
<i>Tintinnopsis fimbriata</i>	40 %	20 %	10 %
<i>Stenosemella nivalis</i>	80 %	30 %	50 %
<i>Tintinnopsis kofoidi</i>	50 %	50 %	20 %
<i>Tintinnopsis beroidea</i>	90 %	40 %	20 %
<i>Tintinnopsis lobiancoi</i>	40 %	40 %	30 %
<i>Favella ehrenbergii</i>	10 %	70 %	50 %
<i>Tintinnopsis campanula</i>	30 %	30 %	20 %
<i>Tintinnopsis minuta</i>	30 %	100 %	30 %
<i>Tintinnopsis tubulosa</i>	30 %	50 %	20 %
<i>Tintinnidium mucicola</i>	30 %	40 %	50 %
<i>Amphorellopsis acuta</i>		10 %	10 %
<i>Salpingella decurtata</i>		40 %	20 %
<i>Tintinnopsis tocaninensis</i>		10 %	10 %
<i>Proplectella columbiana</i>	30 %	20 %	
<i>Tintinnopsis urnula</i>	10 %	70 %	
<i>Tintinnopsis cylindrica</i>	30 %	40 %	
<i>Tintinnopsis parvula</i>	10 %		
<i>Dartintinnus alderae</i>		30 %	
<i>Metacylis mereschkowskii</i>	10 %	70 %	30 %
<i>Eutintinnus apertus</i>	10 %	30 %	10 %
<i>Eutintinnus lususundae</i>		90 %	60 %
<i>Rhizodomus tagatzi</i>		20 %	20 %
<i>Eutintinnus tubulosus</i>		60 %	10 %
<i>Metacylis jorgensenii</i>		10 %	
<i>Favella azorica</i>		10 %	
<i>Favella brevis</i>		20 %	
<i>Tintinnopsis mortensenii</i>		10 %	

Продолжение таблицы 5.2

Виды	весна	лето 20 %	осень
<i>Tintinnopsis compressa</i>			
<i>Tintinnopsis lacustris</i>			10 %
<i>Tintinnopsis</i> sp.			10 %
<i>Stenosemella ventricosa</i>	80 %		10 %
<i>Codonella lagenula</i>	10 %		

Примечание: разными цветами отмечена принадлежность к экологической группе:

желтый – эвритермные; **красный** – теплолюбивые; **синий** – холодолюбивые виды.

Как видно из таблицы 5.2, константными для весеннего биологического сезона оказались 3 вида: *S. nivalis* (80 %), *S. ventricosa* (80 %), *T. beroidea* (90 %).

Регулярных для весеннего биологического сезона видов выявлено не было.

Весенними нерегулярными являются 9 видов: *T. fimbriata* (40 %), *T. kofoidi* (50 %), *T. lobiancoi* (40 %), *T. campanula* (30 %), *T. minuta* (30 %), *T. tubulosa* (30 %), *T. mucicola* (30 %), *T. cylindrica* (30 %), *P. columbiana* (30 %).

К весенним случайным относятся 6 видов: *C. lagenula* (10 %), *F. ehrenbergii* (10 %), *T. urnula* (10 %), *T. parvula* (10 %), *M. mereschkowskii* (10 %), *E. apertus* (10 %).

Во время летнего биологического сезона константными были 2 вида - *T. minuta* (100 %), *E. lusundae* (90 %). К регулярным относятся 4 вида: *F. ehrenbergii* (70 %), *T. urnula* (70 %), *M. mereschkowskii* (70 %), *E. tubulosus* (60 %).

Летними нерегулярными являются 11 видов: *S. nivalis* (30 %), *T. kofoidi* (50 %), *T. beroidea* (40 %), *T. lobiancoi* (40 %), *T. campanula* (30 %), *T. tubulosa* (50 %), *T. mucicola* (40 %), *S. decurtata* (40 %), *T. cylindrica* (40 %), *D. alderae* (30 %), *E. apertus* (30 %).

Летние случайные виды (10 видов): *T. fimbriata* (20 %), *A. acuta* (10 %), *T. tocaninensis* (10 %), *P. columbiana* (20 %), *R. tagatzi* (20 %), *M. jorgensenii* (10 %), *F. azorica* (10 %), *F. brevis* (20 %), *T. mortensenii* (10 %), *T. compressa* (20 %).

В осеннем сезоне константных видов не обнаружено. Регулярный вид один - *E. lususundae* (60 %). Осенних нерегулярных видов 6: *S. nivalis* (50 %), *F. ehrenbergii* (50 %), *T. mucicola* (50 %), *T. lobiancoi* (30 %), *T. minuta* (30 %), *M. mereschkowskii* (30 %). Случайных осенних видов 14: *T. fimbriata* (10 %), *T. kofoidi* (20 %), *T. beroidea* (20 %), *T. campanula* (20 %), *T. tubulosa* (20 %), *A. acuta* (10 %), *S. decurtata* (20 %), *T. tocaninensis* (10 %), *E. apertus* (10 %), *R. tagatzi* (20 %), *E. tubulosus* (10 %), *T. lacustris* (10 %), *Tintinnopsis* sp. (10 %), *S. ventricosa* (10 %).

Соответственно, нет четких границ между сезонными видовыми комплексами тинтинид и по таксономической структуре, что связано с наличием эвритермных видов, а также со сменой доминантов (рисунок 5.5).

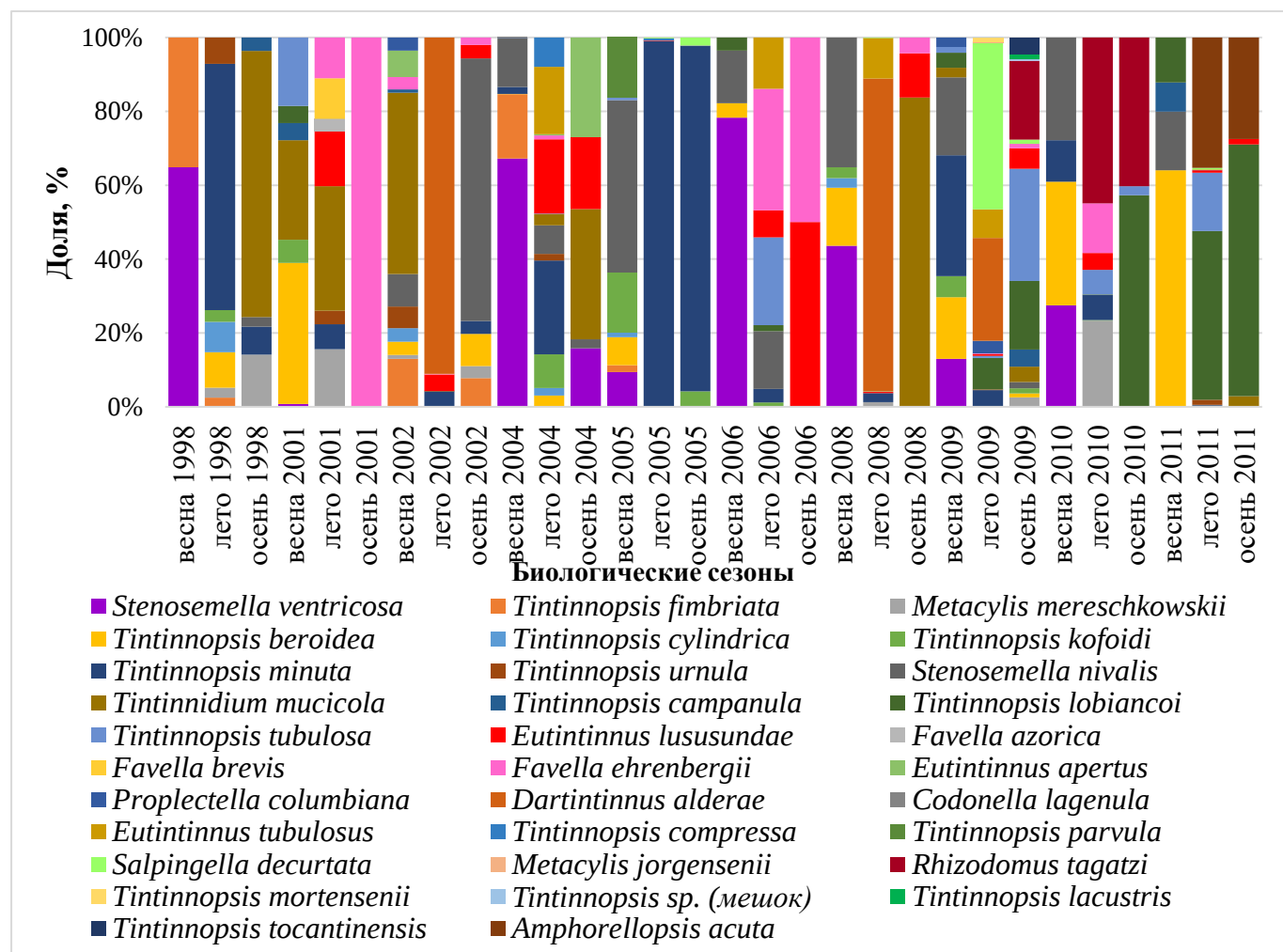


Рисунок 5.5 - Долговременная динамика таксономической структуры в разные биологические сезоны в Севастопольской бухте (1998 - 2011 гг.)

Как видно из рисунка 5.5, в разные годы и в разные биологические сезоны доминировали 13 видов тинтиннид. При этом чаще всего в планктоне преобладали эвритермные виды. Так *S. nivalis* доминировал осенью 2002-го (70 %) и весной 2005-го (45 %) годов. *T. beroidea* был массовым в весенний биологический сезон 2001-го (39 %), 2010-го (33 %) и 2011-го (63 %) годов. *D. alderae* доминировал в летние сезоны 2002-го (90 %) и 2008-го годов (85 %). *T. minuta* доминировал летом 1998-го (65 %), 2004-го 25 %) и 2005-го (99 %) годов, осенью 2005 г (95 %) и весной 2009 г (32 %). *S. decurtata* доминировала летом 2009 года (46 %). *A. acuta* (эвритермный вид) доминировала летом 2011 года (36 %). *T. mucicola* (эвритермный вид) доминировал весной 2002 г (50 %), летом 2001 г (34 %) и осенью 1998-го (72 %), 2004-го (35 %) и 2008-го (83 %) годов. *T. tubulosa* (эвритермный вид) доминировал осенью 2009 года (31 %). *F. ehrenbergii* (эвритермный вид) доминировала осенью 2001-го (100 %), летом (33 %) и осенью 2006-го (50 %) года. *T. lobiancoi* (эвритермный вид) доминировал осенью 2010-го (58 %), летом 2011-го (40 %) и осенью 2011-го (68 %) годов.

Из теплолюбивых stenothermic видов в качестве доминантов отмечались *R. tagatzi* летом 2010 года (45 %) и *E. lususundae* осенью 2006 года (50 %)

Из числа холодолюбивых видов в качестве доминанта отмечался только *S. ventricosa*, а именно, в весенние сезоны 1998-го (63 %); 2004-го (66%), 2006-го (78 %) и 2008-го (42 %) годов.

Таким образом, за время наших наблюдений в Севастопольской бухте не наблюдались виды тинтиннид, строго приуроченные к одному биологическому сезону. Виды, которые наблюдались только в один сезон (*C. lagenula*, *T. parvula* – весной, *T. mortensenii*, *M. jorgensenii*, *F. azorica*, *F. brevis*, *T. compressa* – летом и *T. lacustris*, *Tintinnopsis* sp. – осенью) были малочисленными и случайными по встречаемости. Соответственно, отнесение их к какому-либо сезонному комплексу затруднено.

При этом, 12 из 32 видов тинтиннид, зарегистрированных в Севастопольской бухте, являются круглогодичными: *Stenosemella nivalis*, *Tintinnopsis fimbriata*, *T. kofoidi*, *T. beroidea*, *T. lobiancoi*, *Favella ehrenbergii*, *T. campanula*, *T. minuta*, *T. tubulosa*, *Tintinnidium mucicola*, *Metacylis mereschkowskii* и *Eutintinnus apertus*. Они относятся к группам эвритермов и теплолюбивых stenотермов и могут доминировать в любой из биологических сезонов.

7 видов (*Salpingella decurtata*, *Eutintinnus lususundae*, *E. tubulosus*, *Rhizodomus tagatzi*, *Amphorellopsis acuta*, *Tintinnopsis tocantinensis*, *Dartintinnus alderae*) в массе развиваются только летом и осенью и образуют совместно с представителями круглогодичной группы летне-осенний сезонный комплекс видов, тогда как холодолюбивый stenотерм *Stenosemella ventricosa* входит в состав доминантов только осенью и весной, формируя с круглогодичными видами осенне-весенний комплекс.

Таким образом, установлено наличие положительной зависимости между плотностью ($r = 0,21$) и биомассой ($r = 0,19$) тинтиннид и температурой воды. Невысокие значения коэффициента корреляции свидетельствуют о том, что на показатели обилия тинтиннид помимо температуры воды влияют другие факторы.

В свою очередь соленость воды не оказывает существенного влияния на сезонные изменения обилия тинтиннид в Севастопольской бухте ($r = -0,01$ с плотностью и $r = 0,1$ с биомассой).

При этом, на фоне обычных сезонных изменений в отдельные годы наблюдались пики и спады обилия инфузорий.

Так резкий рост плотности тинтиннид совпадал по времени с аномально высокой температурой воды, а также с вероятным вселением чужеродных видов инфузорий, которые доминировали в планктоне и обеспечивали высокое обилие. В свою очередь, спад обилия совпал по времени с вселением в Севастопольскую бухту копеподы *Oithona davisae*.

В Севастопольской бухте в течение года не наблюдались виды тинтиннид, приуроченные к определенному биологическому сезону, что связано с тем, что большинство видов (12) относится к круглогодичному видовому комплексу. Также по встречаемости и доминированию 7 видов могут быть отнесены к летне-осеннему и 1 осенне-весеннему сезонным комплексам.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты настоящей работы позволили уточнить таксономический состав тинтиннид Черного и Азовского морей, который, с учетом современной системы типа Ciliophora, насчитывает 57 видов тинтиннид, относящихся к 19 родам и 11 семействам. В том числе нами впервые обнаружены в Черном море представители 2-х семейств (Undellidae, Eutintinnidae), 5-ти родов (*Eutintinnus*, *Salpingella*, *Rhizodomus*, *Proplectella*, *Dartintinnus*) и 10 видов тинтиннид (*Tintinnopsis mortensenii*, *Rhizodomus tagatzi*, *Salpingella decurtata*, *Eutintinnus lususundae*, *E. tubulosus*, *E. apertus*, *Proplectella columbiana*, *Favella brevis*, *Tintinnopsis* sp., *D. alderae*). Один вид, *Dartintinnus alderae* описан нами как новый для науки [236].

Эндемичных видов в Черном и Азовском морях не выявлено - видовые списки тинтиннид Черного и Азовского морей являются частью списков более крупных бассейнов Мирового океана.

При этом, проведенный нами анализ видовых составов тинтиннид Черного, Азовского морей и ряда других регионов Мирового океана показал, что распространение тинтиннид не является равномерным, даже при сравнительно небольших контрастах в значениях факторов среды могут быть выделены локальные видовые комплексы этих цилиат.

К числу наиболее важных из абиотических факторов следует отнести температуру и соленость, по отношению к которым изученные нами тинтинниды могут быть отнесены к шести экологическим группам: эвритермные, стенотермные теплолюбивые, стенотермные холодолюбивые, эвригалинные, стеногалинные, приуроченные к миксогалинным водам и стеногалинные, приуроченные к эугалинным водам [114].

Соответственно, могут быть выделены региональные видовые комплексы тинтиннид, состав которых определяется комбинациями температуры и солености воды в регионах. Географические факторы не влияют на распространение тинтиннид.

На основании анализа видового состава, обилия и таксономической структуры тинтиннид в разных акваториях Черного и Азовского морей нами выделены четыре видовых комплекса:

1. Видовой комплекс Азовского моря и Прибрежья Румынии и Болгарии, состав которого определяется пониженной соленостью в этих регионах (от 0 до 15 ‰ и от 13 до 16 ‰ соответственно). В таксономической структуре комплекса доминируют стеногалинные, приуроченные к миксогалинным водам и эвритермные по отношению к температуре виды (*L. pelucidus*, *T. tubulosa*, *T. parvula*, *T. minuta*, *T. subacuta*).

2. Видовой комплекс Прибрежья Кавказа, Прибрежья Крыма и Северо-Западной части Черного моря. Сходство видовых списков тинтиннид этих регионов связано со сходством показателей солености (от 17 до 18 ‰) и температуры (от 5 до 26 °C). В таксономической структуре доминируют 8 стеногалинных, приуроченных к миксогалинным водам видов: *E. lususundae*, *E. tubulosus*, *F. ehrenbergii*, *Metacylis mereschkowskii*, *M. jorgensenii*, *T. minuta*, *T. tubulosa*, *S. ventricosa*.

3. Видовой комплекс Глубоководной части Черного моря, состав которого определяется наибольшей соленостью воды (до 20,5 ‰ в поверхностных горизонтах). Основу таксономической структуры в этом комплексе составляют 10 видов, из которых 9 стеногалинных, приуроченных к миксогалинным водам и один эвригалинный: *M. jorgensenii*, *M. mereschkowskii*, *P. columbiana*, *F. ehrenbergii*, *S. decurtata*, *E. lususundae*, *E. apertus*, *A. acuta*, *C. lagenula*, *S. nivalis*.

4. Видовой комплекс Синопского залива, состав которого связан с самой высокой температурой воды (до 29 °C). Холодолобивые виды в данном комплексе отсутствуют, эвритермных видов 11, а преобладают в списке данного региона теплолюбивые стенотермные виды (16): *E. lususundae*, *F. azorica*, *F. campanula*, *F.*

serrata, *M. jorgensenii*, *M. mereschkowskii*, *M. mediterranea*, *T. nucula*, *T. compressa*, *T. radix*, *T. strigosa*, *C. aspera*, *C. morchella*, *C. ampulla*, *D. mitra*, *X. lohmanni*.

Наибольшие медианы плотности ($2 \cdot 10^4$ экз./м³) и биомассы (1,69 мг/м³) были отмечены у побережья Кавказа. В Северо-Западной части они составили $1,1 \cdot 10^4$ экз./м³, и 0,26 мг/м³ соответственно, в Азовском море медиана плотности – $9,7 \cdot 10^3$ экз./м³, биомассы – 0,12 мг/м³. В Прибрежье Крыма медиана плотности – $1,9 \cdot 10^3$ экз./м³, биомассы – 0,06 мг/м³. Наименьшие медианы плотности (573 экз./м³) и биомассы (0,01 мг/м³) были отмечены в Глубоководной части Черного моря.

Исследования долговременной и сезонной динамики обилия и таксономической структуры тинтиннид в Севастопольской бухте Черного моря показали, что в целом, для тинтиннид отмечены характерные для планктонных организмов сезонные колебания обилия с максимумами в теплый период и минимумами в холодный период года.

При этом, плотность и биомасса тинтиннид связаны с температурой воды ($r = 0,21$ и $r = 0,19$, соответственно). В свою очередь, соленость воды не оказывает существенного влияния на сезонные изменения обилия тинтиннид в Севастопольской бухте.

Однако, на фоне обычных циклических сезонных изменений, в отдельные годы наблюдались резкие пики и спады обилия инфузорий.

Эти изменения могут быть связаны с абиотическими факторам. Так, вспышка плотности *D. alderae* летом 2002 и 2008 годов приходилась на август, когда температура воды в бухте достигала 27 °C. В мае 2004 года максимальная плотность тинтиннид наблюдалась в весенний биологический сезон, при температуре воды около 11 °C, за счет массового развития стенотермного холодолюбивого вида *S. ventricosa*.

В других случаях такие изменения могут быть связаны с биотическими факторами.

Например, спад обилия тинтиннид в 2006 г совпадает по времени с массовым развитием в бухте копеподы-вселенца *Oithona davisae*, а вспышки численности в августе 2008, 2009 и 2011 гг обеспечиваются массовым развитием возможных вселенцев *A. acuta* и *S. decurtata*.

Из 32 видов тинтиннид, зарегистрированных в Севастопольской бухте, 12 являются круглогодичными: *S. nivalis*, *T. fimbriata*, *T. kofoidi*, *T. beroidea*, *T. lobiancoi*, *F. ehrenbergii*, *T. campanula*, *T. minuta*, *T. tubulosa*, *T. mucicola*, *M. mereschkowskii* и *E. apertus*. Они относятся к группам эвритермов и теплолюбивых stenotherмов и присутствуют во все биологические сезоны с попеременным доминированием.

7 видов (*S. decurtata*, *E. lususundae*, *E. tubulosus*, *R. tagatzi*, *A. acuta*, *T. tocantinensis*, *D. alderae*) в массе развиваются только летом и осенью и образуют совместно с представителями круглогодичной группы летне-осенний сезонный комплекс видов, тогда как холодолюбивый stenotherм *S. ventricosa* входит в состав доминантов только осенью и весной, формируя с круглогодичными видами осенне-весенний комплекс.

ВЫВОДЫ

1. В Черном и Азовском морях зарегистрировано 57 видов тинтиннид, которые относятся к 19 родам и 11 семействам. В том числе два семейства (*Undellidae* и *Eutintinnidae*), пять родов (*Eutintinnus*, *Salpingella*, *Rhizodomus*, *Proplectella*, *Dartintinnus*) и 10 видов впервые указаны для Черного моря. Один из видов, *Dartintinnus alderae* описан как новый для науки.

2. Распространение тинтиннид определяется сочетанием абиотических факторов, к числу важнейших из которых относятся температура и соленость. По отношению к этим факторам изученные тинтинниды отнесены к шести экологическим группам: эвритермные; stenотермные теплолюбивые; stenотермные холодолюбивые; эвригалинные; стеногалинные, приуроченные к миксогалинным водам; стеногалинные, приуроченные к эугалинным водам.

3. Тинтинниды постоянно присутствуют в планктоне Черного и Азовского морей, достигая высоких показателей обилия, однако неравномерно распределены по изученным акваториям. Наибольшие медианы плотности (20000 экз./м^3) и биомассы ($1,69 \text{ мг/м}^3$) тинтиннид отмечены у побережья Кавказа. Наименьшие медианы плотности (573 экз./м^3) и биомассы ($0,01 \text{ мг/м}^3$) зарегистрированы в глубоководной части Черного моря. В Северо-западной части Черного моря они составили $1,1 \cdot 10^4 \text{ экз./м}^3$, и $0,26 \text{ мг/м}^3$ соответственно, в Азовском море медиана плотности составила $9,7 \cdot 10^3 \text{ экз./м}^3$, биомассы - $0,12 \text{ мг/м}^3$. В Прибрежье Крыма медиана плотности тинтиннид составила $1,8 \cdot 10^3 \text{ экз./м}^3$, а биомассы - $0,06 \text{ мг/м}^3$.

4. В Черном и Азовском морях выделены четыре региональных видовых комплекса тинтиннид: видовой комплекс Азовского моря и Побережья Румынии и Болгарии, состав которого определяется пониженной соленостью в этих регионах; видовой комплекс Глубоководной части Черного моря, состав которого определяется наибольшей соленостью воды и видовой комплекс Синопского залива, состав которого связан с наиболее высокой температурой воды. Видовой комплекс

Прибрежья Кавказа, Прибрежья Крыма и Северо-западной части Черного моря характеризуется значительным сходством видовых списков тинтиннид указанных регионов, что связано со сходством показателей солености и температуры.

5. Сезонная изменчивость обилия тинтиннид Севастопольской бухты сходна с таковой у других планктонных организмов, с максимумами в теплый период и минимумами в холодный период года. При этом выявлена статистически значимая корреляция между плотностью и биомассой тинтиннид и температурой воды, тогда как соленость не влияет на эти показатели.

6. В Севастопольской бухте Черного моря на фоне обычных циклических сезонных изменений отмечались резкие пики и спады обилия тинтиннид, которые могут быть связаны с абиотическими факторами, такими, как аномально высокая или, наоборот, низкая температура воды, а также биотическими, такими как вселение в бухту планктонофагов, или массовым развитием вероятных чужеродных видов тинтиннид.

7. Из числа зарегистрированных в Севастопольской бухте тинтиннид, 12 видов являются круглогодичными, относящимися к эвритермной и теплолюбивой stenothermной экологическим группам. Представители этого комплекса доминируют во все биологические сезоны. 7 видов (*Salpingella decurtata*, *Eutintinnus lususundae*, *E. tubulosus*, *Rhizodomus tagatzi*, *Amphorellopsis acuta*, *Tintinnopsis tocantinensis*, *Dartintinnus alderae*) в массе развиваются только летом и осенью и образуют, совместно с представителями круглогодичной группы, летне-осенний сезонный комплекс видов, тогда как холодолюбивый stenotherm *Stenosemella ventricosa* входит в состав доминантов только осенью и весной, формируя с круглогодичными видами осенне-весенний комплекс.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Андрусова Ю.И. Инфузории Керченской бухты / Ю.И. Андрусова / Тр. С-Петербур. об-ва естествоисп. -1886. –Т.17, вып. 1. – 24 с.
2. Биология северо-западной части Чёрного моря / под ред. К. А. Виноградова. – К. : Наукова Думка, 1967. – 268 с.
3. Большаков В.С. Сравнительная гидрологическая характеристика Черного, Азовского и Каспийского морей // Экологическая биогеография контактных зон моря / под ред. К.А. Виноградова. К. : Наукова думка, 1968. - С. 5-21.
4. Брянцева Ю.В., Курилов А.В. Расчёт клеток микроводорослей и планктонных инфузорий Чёрного моря / Ю.В. Брянцева, А.В. Курилов. – Севастополь : ИнБЮМ, 2003. - 20 с.
5. Гаврилова Н.А. *Eutintinnus* (CILIOPHORA, OLIGOTRICHIDA, TINTINNINA, TINTINNIDAE) – новый для фауны Черного моря род раковинных инфузорий / Н.А. Гаврилова // Экология моря. -2001. –Вып. 58. –С. 29-31.
6. Гаврилова Н.А. Численность и биомасса тинтиннид (PROTOZOA, CILIOPHORA) в проливе Брансфилда в марте 2002 года / Н.А. Гаврилова // Український антарктичний журнал. Киев: Український антарктичний центр, - 2004. -№ 2. –С. 119-124.
7. Гаврилова Н.А. Новые виды тинтиннид в Черном море / Н.А. Гаврилова // Экология моря. - 2005. – Вып. 69. – С. 5-11.
8. Гаврилова Н.А. Существенное пополнение таксономического списка новыми видами и родами тинтиннид как следствие изменения экологической структуры планктонного сообщества Черного моря / Н.А. Гаврилова // ВОДНАЯ ЭКОЛОГИЯ НА ЗАРЕ XXI ВЕКА»: тез. докл. межд. науч. конф., 3-7 октября, 2005г, Санкт-Петербург, 2005. – С. 78.

9. Гаврилова. Н.А. Новые виды тинтиннид в Черном море / Н.А. Гаврилова // Экология моря. - 2005. – Вып. 69. – С.5-11.
10. Гаврилова Н.А. Векторы распространения новых видов тинтиннид в Севастопольской бухте / Н.А. Гаврилова // Понт Эвксинский – 2009: тез. Всеукр. науч.-практ. конф. молодых ученых по проблемам Черного и Азовского морей, 23-27 сентября 2009 г. - Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2009. – С. 2-8.
11. Гаврилова Н.А. Многолетние изменения таксономического состава раковинных инфузорий (тинтиннид) в планктоне Черного моря / Н.А. Гаврилова // Биоразнообразие и устойчивое развитие: тез. междунар. науч.-практич. Конф. 19-22 мая 2010 г. - Симферополь, 2010. – С. 30-32.
12. Гаврилова Н.А. Микрозоопланктон (Tintinnidae) // Роль вселенцев в формировании структуры, биоразнообразия и продуктивности эстуарных систем Азовского и Черного морей / под ред. Г.Г. Матишова, А.Р. Болтачева. Ростов-на-Дону : ЮНЦ РАН, 2010. -С. 63-69.
13. Гаврилова Н.А. Об обнаружении нового вида тинтиннид *Tintinnopsis mortensenii* Schmidt, 1902 (Spirotrichea, Choreotrichia, Tintinnida, Codonellididae) в планктоне б. Севастопольская (Черное море) / Н.А. Гаврилова // Морской биологический журнал. Севастополь, 2017 - Т. 2. - № 1. - С. 86-87.
14. Галаджиев М.А. Сравнительный состав, распределение и количественные соотношения зоопланктона Каркинитского залива и открытого района моря в районе берега Крыма / М.А. Галаджиев // Труды Севастопольской биол. станции. -1948. - № 6. - С. 173-223.
15. Гасовський, Г.Н. Практичне значення інфузорій та історія їх вивчення на Україні / Г.Н. Гасовський, // Збірник праць зоологічного музею. 1960. – Вип. 29. - С. 58-90.
16. Гейнеман Б. Некоторые данные о фитопланктоне Черного моря / Б. Гейнеман // Вест. рыбопромышленности. -1903. -12. - С. 661-665.

17. Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Т.4. Черное море. Вып.1. Гидрометеорологические условия / под ред. А.И. Симонова и Э.И. Альтмана. – Л. : Гидрометеоиздат, 1991. – 430 с.
18. Добровольский А.Д. Моря СССР / А.Д. Добровольский, Б.С. Залогин. М. : МГУ, 1982. - 192 с.
19. Долгопольска М.А. Зоопланктон Чорного моря в районі Карадага / М.А. Долгопольска // Труды Карадагської. биол. ст. 1940. –№6. – С. 57-110.
20. Долгопольская М.А., Паули В.Л. Планктон Азовского моря / М.А. Долгопольская, В.Л. Паули. // Тр. Севаст. биол. ст. 1964. – Т.15. – С. 118–151.
21. Загородняя Ю.А. Общая характеристика микрозоопланктона в Черном море в поздне-летний период / Ю.А. Загородняя. - Севастополь: ИнБЮМ НАН Украины, 1992. –19с. –Деп. в ВИНТИ 15.12.92. -№ 3539-В92.
22. Загородняя Ю.А. Гидробиологические исследования / Ю.А. Загородняя, Л.В. Кузьменко, И.Г. Поликарпов, Г.В. Шумакова, Н.А. Гаврилова // Природные условия взморья реки Дунай и острова Змеиный: Современное состояние экосистемы / под ред. В.А. Иванова, С.В. Гомовского. - Севастополь: МГИ, 1999. -С.177-183.
23. Зайцев Ю.П. Черное море: состояние экосистемы и пути его улучшения / Ю.П. Зайцев. - Одесса, 2000. - 47с.
24. Зайцев Ю.П. Введение в экологию Черного моря / Ю.П. Зайцев. - Одесса: «Эвен», 2006. – 224 с.
25. Зданович В.В. Встречаемость // Гидробиология и общая экология: словарь терминов / В.В. Зданович, Е.А. Криксунов. - М. : Дрофа, 2004. - С. 44-192 с.
26. Зернов С.А. К вопросу о годичной смене черноморского планктона у Севастополя / С.А. Зернов. // Изв. Имп. Акад. наук. 1904. -Т. 20, - № 4. - С. 119–134.

27. Игнатъев С.М. Мониторинг состояния планктонного сообщества у берегов Крыма в зимний период / С.М. Игнатъев, Т.Н. Климова, В.В. Мельников, И.В. Вдодович, Е.А. Галаговец, В.В. Губанов, Н.А.Дацык. // Системы контроля окружающей среды. Севастополь, 2016. – Вып. 4. - №. 24. - С. 100-111.
28. Киселёв И. А. Методы исследования планктона / И. А. Киселёв // Жизнь пресных вод СССР. - М. : - 1956. – Т. 4., № 1. – 234 с.
29. Копылов А.И., Туманцева Н.И. Анализ содержимого вакуолей тинтиннид и оценка их участия в потреблении продукции фитопланктона в прибрежном Перуанском районе / А.И. Копылов, // Океанология. 1987. - Т. 27. - №3. - С. 464-469.
30. Косарев А.Н. Гидрологическая структура вод северо-западной части Черного моря / А.Н. Косарев, В.С. Архипкин, М.В. Катыхева // Вестник Московского университета. - 2001. – 5. – С.50-55.
31. Косякина Е.Г. Сезонная смена зоопланктона Новороссийского залива / Е.Г. Косякина / Тр. Новорос. биол. ст. 1937. –№ 1. –Вып. 6. С. 45-57.
32. Кренёва К. В. *Eutintinnus lususundae* (Entz, 1885) – вид раковинных инфузорий, новый для фауны Азовского моря / К.В. Кренёва // Эволюция морских экосистем под влиянием вселенцев и искусственной смертности фауны: тез. докл. междунар. конф. (Азов, 15–18 июня 2003 г.). - Ростов н/Д : 2003. - С. 20–21.
33. Кренёва К. В. Экология массовых видов планктонных инфузорий Азовского моря: автореф. дисс. канд. биол. наук: 03.02.10 / К. В. Кренёва. - Мурманск, 2006. - 24 с.
34. Кренёва К.В. Современный состав тинтиннид Азовского моря / К.В. Кренёва // Морские биологические исследования: достижения и перспективы: в 3-х т.: сборник материалов Всероссийской научно-практической конференции с международным участием, приуроченной к 145-летию Севастопольской

- биологической станции (Севастополь, 19–24 сентября 2016 г.) / под общ. ред. А.В. Гаевской. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2016. – Т. 2. – С. 323-326.
35. Курилов А.В. Особенности развития планктонных инфузорий в причерноморских лиманах различного типа / А.В. Курилов // Экология моря. – 2003. – Вып. 64. – С. 7 – 12.
 36. Курилов А. В. Инфузории планктона прибрежной зоны северо-западной части Чёрного моря / А.В. Курилов // Экология моря. – 2004. – Вып. 65. – С. 35 – 40.
 37. Курилов А.В. Пространственно-временная изменчивость структуры прибрежного цилиатопланктона в Одесском заливе Чёрного моря / А.В. Курилов // Морской экологический журнал, 2011. – т. 10. - № 1. – С. 26 – 37.
 38. Лях А.М. Компьютерная программа для расчёта основных параметров фитопланктона / А. М Лях, Ю.И. Брянцева // Экология моря. – 2001. – Вып. 58. – С. 87 – 90.
 39. Мамаева Н. В. Микрозоопланктон открытой части Чёрного моря / Н. В. Мамаева // Экосистемы пелагиали Чёрного моря. – М. : Наука, 1980. – С. 168 – 174.
 40. Мережковский К. Материалы для фауны инфузорий Черного моря / К. Мережковский // Тр. СПб. о-ва естествоисп. - 1880. - № 7.
 41. Минкевич Р. Краткий отчет о поездке на Севастопольскую биологическую станцию летом 1899 года / Р. Минкевич // Тр. С-Петербур. об-ва естествоисп. – 1899. -№30. –1. Протоколы заседаний.
 42. Мордухай-Болтовской Ф.Д. К изучению планктона Азовского моря / Ф.Д. Мордухай-Болтовской // Тр. Ростов. обл. биол. об-ва. –1938. -№2. – С 173-180.
 43. Мордухай-Болтовской Ф.Д. Каталог фауны свободноживущих беспозвоночных Азовского моря / Ф.Д. Мордухай-Болтовской // Зоологический журнал. – 1960. -№ 39. –Вып.10. – С. 1454-1466.

44. Морозовская, О.И. Тинтинны (Tintinnoinea) слоя гипонейстона и нижележащих слоев пелагиали Черного и Азовского морей // Экологическая биогеография контактных зон моря. – К. : Наук. думка, 1968. - С. 46-59.
45. Морозовская О.И. Эколого-систематический очерк раковинных инфузорий Черного моря / О.И. Морозовская // Материалы Всесоюзного симпозиума по изучению Черного и Средиземного морей, использованию и охране их ресурсов. – К. : Наук. думка, 1973. -Ч. 3. - С. 122-126.
46. Мурзов С.А. Гетеротрофный нанопланктон и инфузории в Севастопольской бухте: состав, обилие, распределение и их изменчивость / С.А. Мурзов, Н.А. Гаврилова, Э.З. Самышев // Акватория и берега Севастополя: экосистемные процессы и услуги обществу. – Севастополь: Аквавита, 1999. – С. 121-130.
47. Общая гидробиология: учебник для студнтов биол. спец. вузов. -4-е изд., перераб. и доп. / А.С. Константинов. – М. : Высшая шк., 1986. -472 с.
48. Островская Н.А. Микрозоопланктон / Н.А. Островская, В.А. Скрыбин, Ю.А. Загородняя // Планктон Черного моря. - К. : Наук. думка, 1993. – С. 165-183.
49. Павловская Т. В. Экспериментальное исследование питания некоторых видов инфузорий Черного моря / Т. В. Павловская // Успехи протозоологии. - 1969. - N3. - С. 151-152.
50. Павловская Т.В. Инфузории как пища для некоторых массовых видов планктонных животных / Т.В. Павловская, Г.А. Печень // Зоологический журнал. - 1971. - Т. 50 - N5. - С. 633-641.
51. Павловская Т.В. Распределение микрозоопланктона в прибрежных водах Черного моря / Т.В. Павловская // Биология моря. - 1976. –Вып. 36. – С.75-83.
52. Павловская Т.В. Сезонная динамика микрозоопланктона в прибрежных районах Черного моря / Т.В. Павловская, И.Г. Поликарпов, М.А. Сабурова, А.Д.

- Губанова, Н.А. Гаврилова // Наукові записки Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. Біологія. Спец. Вип. Гідроекологія. - 2005. - 4(27). - С. 168-175.
53. Переяславцева С.М. Protozoa Чорного моря / С.М. Переяславцева // Зап. Новоросс о-ва естествоиспытателей. - 1886. - Т. 10. - С. 79-114.
54. Петран А. Класс инфузории – Infusoria // Определитель фауны Чорного и Азовского морей / под ред. В.А Водяницкого. –К. : Наук. думка, 1968. –Т.1. – С. 21-34.
55. Пицък Г.К. О динамике зоопланктона Азовского моря / Г.К. Пицък, А.Н. Новожилова // Тр. АзЧерНИРО. - 1951. – №15. –С. 281-297.
56. Поликарпов И.Г. Биологическое разнообразие микропланктона прибрежной зоны Чорного моря в районе Севастополя (2001-2003 гг) / И.Г. Поликарпов, М.А. Сабурова, Л.А. Манжос [и др.] // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (Черноморский сектор) / под ред. В.Н. Еремеева, А.В. Гаевской). – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. - С. 16-39.
57. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. / Ю.А. Песенко / - М. : Наука, 1982. – 288 с.
58. Ривьер И.К. Современное распределение бореально-арктических и понтотаспийских беспозвоночных в Волжском каскаде / И.К. Ривьер // Инвазии чужеродных видов в Голарктике: материалы российско-американского симпозиума по инвазийным видам, Борок, Россия, 27–31 авг. 2001 г. – Ярославль, 2003. – С. 193–199.
59. Россолимо Л.Л. Tintinnoidea планктона Чорного моря / Л.Л. Россолимо // Арх. Русск. протистологич. о-ва. - 1922. -№ 1. - С. 74-82.
60. Селифонова Ж.П. Новый вид инфузорий *Tintinnopsis tocantinensis* Kofoid and Campbell, 1929 (Ciliophora: Spirotrichea: Tintinnida) в Чорном море / Ж.П.

- Селифонова // Российский Журнал Биологических Инвазий - 2011 а. - № 4. - С. 72-76.
61. Селифонова Ж.П. *Amphorellopsis acuta* (Ciliophora: Spirotrichea: Tintinnida) – новый вид тинтиннид в Чёрном море / Ж.П. Селифонова // Морской экологический журнал. - 2011 б. - № 1. - Т.10. - С. 85.
 62. Серегин С.А. Микропланктон западной части пролива Брансфилда: структура численности и биомассы в марте 2002 года / С.А. Серегин, Л.В. Кузьменко, С.А. Сысоев, Н.А. Гаврилова // Морской экологический журнал. - 2005. - Т. 4. - № 2. - С. 68–81.
 63. Сорокин Ю.И. Чёрное море. Природа, ресурсы / Ю.И. Сорокин. - М.: Наука, 1982. - 216 с
 64. Туманцева Н.И. Количественная характеристика протозойного планктона в Чёрном море в весенний период 1984 г / Н.И. Туманцева // Современное состояние экосистем Чёрного моря. – М. : Наука, 1987. – С. 133–138.
 65. Ульянин В.Н. О пелагической фауне Черного моря / В.Н. Ульянин // Изв. Моск. об-ва любит. естествозн. антропологии и этнографии. - 1870. - Т. 8. – Вып. 2. – С. 79-132.
 66. Урманцев Ю.А. Симметрия природы и природа симметрии / Ю.А. Урманцев. - М. : Мысль, 1974. - 229 с.
 67. Усачёв П.И. Общая характеристика фитопланктона морей СССР / П.И. Усачёв // Успехи современной биологии. - 1947. - 13(2). –С. 265-288.
 68. Янковский А.В. Тип Ciliophora Doflein, 1901. Инфузории. Систематический обзор / А.В. Янковский // Протисты: Руководство по зоологии / под ред. А.Ф. Алимова. - Санкт-Петербург: Наука, 2007. – Ч. 2. – С. 415-993.
 69. Aagaard K., Woodgate R.A. Some thoughts on the freezing and melting of sea ice and their effects on the ocean / K. Aagaard, R.A. Woodgate // Ocean Modelling. - 2001. – 3. - P. 127-135.

70. Abboud-Abi Saab M. Tintinnids of the Lebanese Coastal Waters (Eastern Mediterranean) / M. Abboud-Abi Saab // CNRS - Lebanon/UNEP/MAP/RAC/SPA, - Lebanon, 2008. - 192 pp.
71. Agatha S., Strüder-Kypke M.C. Phylogeny of the order Choreotrichida (Ciliophora, Spirotricha, Oligotrichea) as inferred from morphology, ultrastructure, ontogenesis, and SSrRNA gene sequences / S. Agatha, M.C. Strüder-Kypke // European Journal of Protistology. – 2007. – 43. – P. 37–63.
72. Agatha S. Redescription of the tintinnid ciliate *Tintinnopsis fimbriata* Meunier, 1919 (Spirotricha, Choreotrichida) from coastal waters of Northern Germany / S. Agatha // Denisia. - 2008; - 23. P. 261–272.
73. Agatha S., Simon. P. On the nature of tintinnid loricae (Ciliophora: Spirotricha: Tintinnina): a histochemical, enzymatic, EDX, and high - resolution TEM study. 8 / S. Agatha, P. Simon // Acta Protozoologica. – 2012. – 51. – P. 1–19.
74. Agatha S., Strüder-Kypke M.C. Reconciling cladistics and genetic analyses in choreotrichid ciliates (Protists, Spirotricha, Oligotrichea) / S. Agatha, M.C. Strüder-Kypke // Journal of Eukaryotic Microbiology. – 2012. - 59. – P. 325–350.
75. Alder V.A. Tintinnoinea / V.A. Alder // South Atlantic Zooplankton / ed. D. Boltovskoy / Backhuys Publishers, Leiden, Holland, 1999. - P. 321–384.
76. Al-Yamani F.Y., Skryabin V.A. Coastal planktonic ciliates: 1. Tintinnids / F.Y. Al- Yamani, V.A. Skryabin // Identification guide for protozoans from Kuwait's wares / Kuwait Institute for Scientific Research. – Kuwait, 2006. - 109 pp.
77. Azovsky A.I. An Estimation of the Global Diversity and Distribution of the Smallest Eukaryotes: Biogeography of Marine Benthic Heterotrophic Flagellates / Azovsky A.I., Tikhonenkov D. V., Mazei Y.A. // Protist. – 2016. - Vol. 167. – P. 411–424.

78. Bachy Ch. Molecular Phylogeny of Tintinnid Ciliates (Tintinnida, Ciliophora) / Ch. Bachy, F. Gómez, P. López-García [et al.] // Protist. – 2012. - Vol. 163. - P. 873-887.
79. Balech E. Algunas especies nuevas o interesantes de Tintinnidos del Golfo de Mexico y Caribe / E. Balech // Rev. Museo Argentino de Ciencias Naturales, Hidrobiología. – 1968. – V. 2 (5). – P. 165–167.
80. Balkis N. Tintinnids (Protozoa: Ciliophora) of the Büyükçekmece Bay in the Sea of Marmara / N. Balkis // Scientia Marina. – 2004. – 68. - P. 33–44.
81. Balkis N., Wasik A. Species composition of the tintinnids found in the neritic water of Bozcaada Island, Aegean Sea, Turkey / N. Balkis, A. Wasik // Fresenius Environmental Bulletin. – 2005. – Vol. 14. - P. 327–333.
82. Balkis N., Toklu-Alich B. Tintinnid (Protozoa: Ciliophora) species in the Edremit Bay / N. Balkis, B. Toklu-Alich // IUFS Journal of Biology. – 2009. – Vol. 68. – P. 47–53.
83. Balkis N., Koray T. A Check-List of Tintinnids (Protozoa: Ciliophora) in the Coastal Zone of Turkey / N. Balkis, T. Koray // Pakistan J. Zool. - 2014. - Vol. 46. – iss. 4. – P. 1029-1038.
84. Banse K. Net zooplankton and total zooplankton / K. Banse // Rapports et Process - Verbaux Conseil Perm. Inter. pour Exploration de la Mer. – 1962. - Vol. 153. – P. 211–215.
85. Beers J. R. Dynamic of micro-zooplankton populations treated with copper: controlled ecocystem pollution experiment / J. R. Beers, S. L. Gene, K. D. Hoskins // Bulletin of marine science. - 1977. – Vol. 27 (1). - P. 66-79.
86. Benli H.A. Investigation of plankton distribution in the Southern Black Sea and its effects on particle flux / H.A. Benli // Mitt. Geol. Palaeontol. Inst. Univ. - Hamburg, 1987. – Vol. 62. – P. 77-87.

87. Brandt K. Die Tintinnodeen der Plankton - Expedition. Tafelerkl a rungen nebst kurzer Diagnose der neuen Arten / K. Brandt // *Ergebnisse der Plankton - Expedition der Humboldt – Stiftung 3 La* / ed. V. Hensen. - Lipsius and Tischer, Kiel, Leipzig, 1906. - P. 1 – 33 + Plates 1–70.
88. Brandt K. Die Tintinnodeen der Plankton - Expedition. Systematischer Teil / K. Brandt // *In Ergebnisse der Plankton – Expedition der Humboldt - Stiftung 3 La* / ed. V. Hensen. - Lipsius and Tischer, Kiel, Leipzig, 1907. - P. 1–488.
89. Brownlee D.C. The Significance of Cytological Characteristics as Revealed by Protargol Silver Staining in Evaluating the Systematics of the Ciliate Suborder Tintinnina / D.C. Brownlee // M.S. Thesis, University of Maryland, College Park MD, USA, 1977.
90. Burkill P.H. Ciliates and other microplankton components of a nearshore food-web: Standing stocks and production processes / P.H. Burkill // *Annales Institut Océanographique Paris*, 1982. – Vol. 58 (S). – P. 335–350.
91. Campbell A.S. The Oceanic Tintinnina of the Plankton Gathered during the Last Cruise of the Carnegie. Scientific Results of Cruise VII of the Carnegie during 1928– 1929 under Command of Captain J. P. Ault / A.S Campbell // *Biology II. Publication 537*, Carnegie Institution of Washington, Washington, 1942.
92. Capriulo G.M., Carpenter E.J. Grazing by 35 to 202 μ m micro- zooplankton in Long Island Sound / G.M. Capriulo, E.J. Carpenter // *Marine Biology*. – 1980. – Vol. 56. – P. 319 – 326.
93. Capriulo G.M. The Feeding Ecology of Temperate Zone Coastal Water Tintinnids. / Capriulo G.M. // Ph.D. Thesis, State University of New York at Stony Brook, Stony Brook, NY, 1982.
94. Capriulo G.M., Carpenter E.J. Abundance, species composition and feeding impact of tintinnid microzooplankton in Central Long Island Sound / G.M. Capriulo, E.J. Carpenter // *Marine Ecology Progress Series*. – 1983. – Vol. 10. – P. 277 – 288.

95. Cariou J.B. A preliminary study of tintinnid diversity in the NW Mediterranean Sea / J.B. Cariou, J.R. Dolan, S. Dallot // J. Plankton Res. – 1999. – Vol. 21. – iss. 6. – P. 1065-1075.
96. Caron D.A., Be A.W.H. Predicted and observed feeding rates of the spinose planktonic foraminifer *Globigerinoides sacculifer* / D.A. Caron, A.W.H. Be // Bulletin of Marine Science. – 1984. – Vol. 35. – P. 1–10.
97. Caron D.A., Swanberg N.R. The ecology of planktonic sarcodines / D.A. Caron, N.R. Swanberg // Reviews in Aquatic Sciences. – 1990. – Vol. 3. - P. 147–180.
98. Chester A.J. Microzooplankton in the surface waters of the Strait of Juan de Fuca / A.J. Chester // NOAA Technical Report ERL 403 - PMEL 30, 1978.
99. Claparède E., Lachmann J. Etudes sur les infusoires et les rhizopodes / E. Claparède, J. Lachmann // Memoires de l'Institut National Genevois. – 1859. – Vol. 6. - P. 261—482.
100. Coats D.W., Clamp J.C. Ciliated Protists (Ciliophora) of the Gulf of Mexico / D.W. Coats, J.C. Clamp // Gulf of Mexico—Origins, Waters, and Biota. Biodiversity / eds D.L. Felder and Dd.K. Clamp. Texas A&M University Press, College Station. – Texas, 2009. – P. 57-79.
101. Corliss J.O. The Ciliated Protozoa. Characterization, Classification and Guide to the Literature, 2nd edition. Pergamon Press. – Oxford, 1979. – 455 pp.
102. Daday E. Kenntnis der Infusorien - Fauna des Golfes von Neapel / E. Daday // Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel. - 1886. – Vol. 6. – P. 33–498.
103. Daday E. Monographie der Familie der Tintinnodeenn / E. Daday // Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel. – 1887. – Vol. 7. – P. 473–591.
104. Davis C.C. *Acanthostomella norvegica* (Daday) in Insular Newfoundland waters, Canada (Protozoa: Tintinnina) / C.C. Davis // Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie. – 1985. – Vol. 70. – P. 21–26.

105. Dennett M.R. Abundance and biomass of nano- and microplankton during the 1995 Northeast Monsoon and Spring Intermonsoon in the Arabian Sea / M.R Dennett, D.A. Caron, S.A. Murzov [et al.] // *Deep-Sea Research II*. – 1999. – Vol. 46. – P. 1691–1717.
106. Detcheva R.B. *Catalogi faunae Bulgaricae* / R.B. Detcheva // 1: Protozoa, Ciliophora. - 1992. - 134pp.
107. Di Poi E. Microzooplankton grazing impact along a trophic gradient from the Atlantic Ocean to the Western Mediterranean Sea Anno Accademico 2008-2009 / E. Di Poi // dottoranda Dott.ssa, 2009.
108. Dolan J. R. Tintinnid ciliate diversity in the Mediterranean Sea: longitudinal patterns related to water column structure in late spring-early summer / J. R. Dolan // *Aquat. Microb. Ecol.* – 2000. - Vol. 22. – P. 69–78.
109. Dolan J. R., Gallegos C. L. Estuarine diversity of tintinnids (planktonic ciliates) / J. R. Dolan, C. L. Gallegos // *Journal of Plankton Research*. - 2001. -Vol. 23. – iss. 9. - P. 1009-1027.
110. Dolan J.R. Microzooplankton diversity: relationships of tintinnid ciliates with resources, competitors and predators from the Atlantic Coast of Morocco to the Eastern Mediterranean / J.R. Dolan, H. Claustre, F. Carlotti [et al.] // *Deep - Sea Research*. – 2002. – Vol. 1. – iss. 49. - P. 1217–1232.
111. Dolan J.R. Southern Ocean biogeography of tintinnid ciliates of the marine plankton / J.R. Dolan R.W. Pierce, E.J. Yang [et.al.] // *Journal of Eukaryotic Microbiology*. – 2012 – Vol. 56. – iss.9. - P. 511-519.
112. Dolan J.R., Pierce R.W. Diversity and Distributions of Tintinnid Ciliates / J.R. Dolan, R.W. Pierce // *The Biology and Ecology of Tintinnid Ciliates: Models for Marine Plankton* / eds. J.R. Dolan, S. Agatha, D.W. Coats, D.J.S. Montagnes, D.K. Stocker. - Wiley-Blackwell, Oxford, UK, 2013. - P. 214-243.

113. Dolan J. R. Tintinnid ciliates of the marine microzooplankton in Arctic Seas: a compilation and analysis of species records / J. R. Dolan, R. W. Pierce, E. J. Yang // *Polar. Biol.* – 2017. - Vol. 40. – P. 1247–1260.
114. Dovgal I.V., Gavrilova N.A. Diversity and functions of loricae in ciliates (CILIOPHORA) / I.V. Dovgal, N.A. Gavrilova // *Marine Biological Journal.* – 2018. - Vol. 3. - iss. 3. - P. 1–9.
115. Dujardin F. Histoire Naturelle des Zoophytes. Infusoires, comprenant la Physiologie et la Classification de ces Animaux et La Maniere des les Etudier a l'Aide du Microscope / F. Dujardin // *Librarie Encyclopedique de Roret.* – Paris, 1841.
116. Ehrenberg C.G. Über die Entwicklung und Lebensdauer der Infusionsthier, nebst ferneren Beltragen zueiner Vergleichung ihrer organischen Systeme / C.G. Ehrenberg // *Königliche Akademie der Wissenschaften zu Berlin Physikalische. - Abandlungen*, 1832. - P. 1–154.
117. El-Shabrawy G.M. Ecological study on zooplankton community in Bardawill lagoon, Egypt / G.M. El-Shabrawy // *Thalassia Salentina.* - 2006. - Vol. 29. - P. 3-19.
118. El-Shabrawy G.M., Gohar M.E. Physical, chemical, and biotic influences on zooplankton composition in Zaranik Lagoon, Egypt. / G.M. El-Shabrawy, M.E. Gohar // *Thalassia Salentina.* – 2008. – Vol. 31. - P. 163-182.
119. El-Shabrawy G. M. Tintinnina (Ciliophora) and Foraminifera in plankton of hypersaline Lagoon Bardawil (Egypt): spatial and temporal variability / G. M. El-Shabrawy, E. V. Anufrieva, N.V. Shadrin // *Turkish Journal of Zoology.* - 2018. – Vol. 42. - P. 218-229.
120. Entz G. Sr. Über Infusorien des Golfes von Neapel / G. Sr. Entz // *Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel.* – 1884. –Vol. 5. - P. 289–444. + Plates 20 – 25.

121. Entz G. Sr. Zurnaheren Kenntnis der Tintinnoden / G. Sr. Entz // Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel. – 1885. – Vol.6. – P. 185–216. + Plates 13–14.
122. Entz G. Sr. Studien über Organisation und Biologie der Tintinniden / G. Sr. Entz // Archiv für Protistenkunde. – 1909. – Vol. 15. – P. 93–226. + Plates 8–21.
123. Faure-Fremiet E. Le *Tintinnidium inquilinum* / E. Faure-Fremiet // Archiv für Protistenkunde, (1908) 11, 225 – 251 + Plate 12.
124. Fenchel T. Suspension feeding ciliated protozoa: structure and function of feeding organelles / T. Fenchel // Archiv für Protistenkunde. - 1980a. – Vol. 123. – P. 239–260.
125. Fenchel T. Suspension feeding ciliated protozoa: functional response and particle selection / T. Fenchel // Microbial Ecology. - 1980b. – Vol. 6. – P. 1–11.
126. Fenchel T. Suspension feeding ciliated protozoa: feeding rates and thier ecological significance / T. Fenchel // Microbial Ecology. - 1980c. - Vol. 6. – P. 13–25.
127. Fenchel T. Suspension feeding ciliated protozoa: relation between particle size and clearance in suspension feeding ciliates / T. Fenchel // Limnology and Oceanography. - 1980d. - Vol. 25. – P. 733–738.
128. Fenchel T., Finlay B.J. The ubiquity of small species: patterns of local and global diversity / T. Fenchel, B.J. Finlay // Bioscience. - 2004. – Vol. 54. – P. 777–784.
129. Fernandes L.F. Tintininos (Protozoa-Ciliophora-Subordem Tintinnina) de águas subantárticas e antárticas entre a Argentina e a Península Antártica (35°S-62°S) (Novembro de 1992) / L.F. Fernandes // Revista Brasileira de Oceanografia, São Paulo. - 1999. –Vol. 47. – iss. 2. – P. 155-171.
130. Fernandes L.F. Tintininos (Ciliophora, Tintinnina) de águas subtropicais na região Sueste-Sul do Brasil. I. Famílias Codonellidae, Codonellopsidae, Coxliellidae,

- Cytarocyllidae, Epiplocyllidae, Petalotrichidae, Ptychocyllidae, Tintinnididae e Undellidae / L.F. Fernandes // Revista Brasileira de Zoologia, Curitiba. - 2004a. – Vol. 21. – iss. 3. – P. 551-576.
131. Fernandes L.F. Tintininos (Ciliophora Tintinnina) de águas subtropicais região Sueste-Sul do Brasil. II. Famílias Dictyocystidae, Rhabdonellidae, e Xystonellidae / L.F. Fernandes // Revista Brasileira de Zoologia. - 2004b. – Vol. 21. - iss. 3. – P. 605–628.
132. Fernandez-Galiano D. Silver impregnation of ciliated protozoa: procedure yielding good results with the pyridinated silver carbonate method / D Fernandez-Galiano // Trans. Am. Microsc. Soc. – 1976. – Vol. 95 - P. 557–560.
133. Fernandez-Galiano D. The ammoniacal silver carbonate method as a general procedure in the study of protozoa from sewage (and other) waters / D Fernandez-Galiano // Wat. Res. – 1994. – Vol. 28. - P. 495–548.
134. Foissner W. Ubiquity and cosmopolitanism of protists questioned / W. Foissner // SILnews. – 2004. - Vol. 43. – P. 6–7.
135. Foissner W. Protist diversity and distribution: some basic considerations / W. Foissner // Biodivers. Conserv. – 2008. – Vol. 17. - P. - 235–242.
136. Foissner W. Diversity and geographic distribution of ciliates (Protista: Ciliophora) / W. Foissner, A. Chao, L.A. Katz // Biodivers. Conserv. - 2008. – Vol. 17. – P. 345–363.
137. Fol H. Contribution a la connaissance de la famille des Tintinnodea / H. Fol // Archives des Sciences Physiques et Naturelles. – 1881. – Vol. 5. – P. 5–24.
138. Fol H. Nouvelle contribution á la connaissance de la famille des Tintinnodea / H. Fol // Archives des Sciences Physiques et Naturelles. – 1883. – Vol. 9. – P. 554 – 578. + Plate 18.
139. Fol H. Sur la famille des Tintinnodea / H. Fol // Recueil Zoologique Suisse. – 1884. – Vol. 1. - P. 27– 64.

140. Fonda Umani S. *Noctiluca scintillans* McCartney in the Northern Adriatic Sea: longterm dynamics, relationships with temperature and eutrophication, and role in the food web / S. Fonda Umani, A. Beran, S. Parlato [et al.] // Journal of Plankton Research. – 2004. - Vol. 26. - P. 545 – 561.
141. Fonda Umani S. Tintinnid distributions in the Strait of Magellan (Chile) / S. Fonda Umani, M. Monti, B. Cataletto [et.al.] // Polar Biology. – 2011. - Vol. 34. – P. 1285–1299.
142. Gavrilova N.A., Dolan J.R. A Note on Species List and Ecosystem Shifts: Black Sea Tintinnids, Ciliates of the Microzooplankton / N.A Gavrilova, J.R. Dolan // Acta Protozoologica. - 2007. – Vol. 46. – P. 279-288.
143. Gavrilova N.A., Dovgal I.V. Tintinnid ciliates (Spirotrichea, Choreotrichia, Tintinnida) of the Black Sea: recent invasions / N.A. Gavrilova, I.V. Dovgal // Protistology. – 2016. – Vol. 10. – iss. 3. - P. 91–96.
144. Godhantaraman N., Uye S. Geographical and seasonal variations in taxonomic composition, abundance and biomass of microzooplankton across a brackish-water lagoonal system of Japan / N. Godhantaraman, S. Uye // Journal of Plankton Research. - 2003. – V. 25. – iss. 5. - P. 465-482.
145. Gold K. Some observations on the biology of *Tintinnopsis* sp. / K Gold // Journal of Protozoology. – 1968. – Vol. 15 – P. 193–194.
146. Gold K. Cultivation of marine ciliates (Tintinida) and heterotrophic flagellates / K. Gold // Helgolander Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen. – 1970. – Vol. 20. – P. 264–271.
147. Gold K. Methods for growing tintinnids in continuous culture / K. Gold // American Zoologist. – 1973. – Vol. 13. – P. 203–208.
148. Gold K. Morales E.A. Effects of temperature on 2 strains of *Tintinnopsis tubulosa* / K. Gold, E.A Morales // Journal of Protozoology. – 1974. – Vol. 21. – P. 442.

149. Gold K., Morales E.A. Seasonal changes in lorica sizes and the species of Tintinnida in the New York Bight / K. Gold, E.A Morales // Journal of Protozoology. - 1975c. – Vol. 22. – P. 520–528.
150. Gold K., Morales E.A. Observations on the nature and significance of the particles used by Tintinnida during lorica-building / K. Gold, E.A. Morales // Transactions of the American Microscopical Society. - 1976a. – Vol. 95. - P. 69–72.
151. Gold K., Morales E.A. Studies on the sizes, shapes and the development of the lorica of agglutinated Tintinnida / K. Gold, E.A. Morales // Biological Bulletin. - 1976b. – Vol. 150. – P. 377–392.
152. Gold K., Morales E.A. Studies on the Tintinnida of Enewetak Atoll / K. Gold, E.A. Morales // Journal of Protozoology. – 1977. – Vol. 24. – P. 580–587.
153. Gubanova A., Altukhov D. Establishment of *Oithona brevicornis* Giesbrecht, 1892 (Copepoda: Cyclopoida) in the Black Sea / A. Gubanova, D. Altukhov // Aquatic Invasions. – 2007. – Vol. 2. – Iss. 4. – P. 407-410.
154. Hada Y. The fauna of Akkeshi Bay IV. The pelagic Ciliata / Y. Hada // Journal of the Faculty of Science Hokkaido Imperial University. – 1937. – Vol. 5. – P. 143–216.
155. Hada Y. Studies on the Tintinninea from the Western Tropical Pacific / Y. Hada // Journal of the Faculty of Science Hokkaido Imperial University, Series 6, Zoology. – 1938. – Vol. 6. – P. 87–190.
156. Haeckel E. Ueber einige neue pelagische Infusorien / E. Haeckel // Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft 7 (year 1871). – 1873. – P. 561–568. + Plates 27, 28.
157. Hammer Ø. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis / Ø. Hammer, D.A. Harper, R.D. Ryan // Paleontologia Electronica. - 2001. – Vol. 4. – iss. 1. – P. 1-9.

158. Hansen V.K., Andersen K.P. Sampling the smaller zooplankton / V.K. Hansen, K.P. Andersen // *Rapports Proces-verbaux Réunion Conseil International Exploration Mer.* – 1962. – Vol. 153. – P. 39–47.
159. Hargraves P. E. Seasonal variations of tintinnids (Ciliophora: Oligotrichida) in Narragansett Bay, Rhode Island, U.S.A / P. E. Hargraves // *Journal of Plankton Research.* – 1981. – Vol. 37. – iss. 1. – P. 81-91.
160. Heinbokel J.F. Studies on the functional role of tintinnids in the southern California Bight. I. Grazing and growth rates in laboratory cultures / J.F. Heinbokel // *Marine Biology.* – 1978a. – Vol. 47. - -P. 177–189.
161. Heinbokel J.F. Studies on the functional role of tintinnids in the southern California Bight. II. Grazing rates of field populations / J.F. Heinbokel // *Marine Biology.* – 1978b. – Vol. 47. – P. 191–197.
162. Heinbokel J.F., Beers J.R. Studies on the functional role of tintinnids in the southern California Bight. III. Grazing impact of natural assemblages / J.F. Heinbokel, J.R. Beers // *Marine Biology.* – 1979. – Vol. 52. – P. 23–32.
163. Hernroth L. Marine pelagic rotifers and tintinnids – important trophic links in the spring plankton community of the Gullmar Fjord, Sweden / L. Hernroth // *Journal of Plankton Research.* – 1983. – Vol. 7. – iss. 6. – P. 835-846.
164. Joint I. Will ocean acidification affect marine microbes? / I. Joint, S.C. Doney, D.M. Karl // *ISME Journal.* – 2011. – Vol. 5. – P. 1–7.
165. Jonsson P.R. Vertical distribution of planktonic ciliates – an experimental analysis of swimming behavior / P.R. Jonsson // *Marine Ecology Progress Series.* – 1989. – Vol. 52. – P. 39 – 53.
166. Jörgensen E. Mediterranean Tintinnids. Report on the Danish Oceanographical Expeditions 1908 – 10 2 J.3 / E. Jörgensen // *Biology.* – 1924. – P. 1–110.
167. Kahl, A. Urtiere oder Protozoa I: Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria) Eine Bearbeitung der freilebenden und ectocommensalen Infusorien der Erde, unter

- Ausschluss der marinen Tintinnidae. 3. Spirotricha / A. Kahl // Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile nach ihren Merkmalen und nach ihrer Lebensweise 25 /ed. F. Dahl. – 1932. – P. 399–650.
168. Kamiyama T. Effects of extracellular products from phytoplankton on the excystment of tintinnids from marine sediments / T. Kamiyama // Mar. Ecol. Prog. Ser. - 1994b. – V. 105. – P. 199-201.
 169. Kamiyama T. Life cycles and ecological roles of planktonic ciliates / T. Kamiyama // Bulletin of the Plankton Society of Japan. – 2011. – Vol. 58. – P. 81–86.
 170. Kamiyama T. Comparative Biology of Tintinnid Cysts, The Biology and Ecology of Tintinnid Ciliates: Models for Marine Plankton / T. Kamiyama, J. R. Dolan, D. J. S. Montagnes [et al.]. -Oxford, UK Wiley-Blackwell, - 2012. - P. 171-185.
 171. Kim S.Y. Redescription of *Favella ehrenbergii* (Claparede and Lachmann, 1858) Jörgensen, 1924 (Ciliophora: Choreotrichia), with phylogenetic analyses based on small subunit rRNA gene sequences / S.Y. Kim, E.J. Yang [et al.] // Journal of Eukaryotic Microbiology. – 2010. – Vol. 57. – P. 460–467.
 172. Klein B.M. The “dry” silver method and its proper uses / B.M. Klein // J. Protozool. – 1958. – Vol. 5. – P. 99–103.
 173. Kofoed C.A., Campbell A.S. A conspectus of the marine and fresh - water Ciliata belonging to the suborder Tintinnoinea, with descriptions of new species principally from the Agassiz Expedition to the Eastern Tropical Pacific 1904–1905 / C.A. Kofoed, A.S. Campbell // University of California Publications in Zoology. – 1929. – Vol. 34. – P. 1–403.
 174. Kofoed C.A., Campbell A.S. Reports on the scientific results of the expedition to the Eastern Tropical Pacific, in charge of Alexander Agassiz, by the U.S. Fish Commission Steamer “Albatross” from October, 1904, to March, 1905, Lieut.-Commander L.M. Garrett, U.S.N. commanding. 37. The Ciliata: The Tintinnoinea /

- C.A. Kofoed, A.S. Campbell // *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*. - Harvard, 1939. – Vol. 84. – P. 1–473. + Plates 1–36.
175. Koray T. Türkiye denizlerinin (Karadeniz, Ege Denizi ve Kuzeydoğu Akdeniz) mikrop plankton (bir hücreliler. topluluklarının kalitatif özelliklerinin karşılaştırılması) / T. Koray, Ş. Gökpinar, S. Polat [et al.] // *Ege Univ. Su Ürünleri Dergisi*. – 2000. – Vol. 17. – P. 231-247.
176. Kreneva K.V. Invasive species of tintinnids from the sea of Azov / K.V. Kreneva // *Invasion of alien species in holarctic: proc. of IV Int. Symp., September 22–27, 2013*). - Borok, 2013. – P. 95.
177. Kršinić F. On the Ecology of Tintinnines in the Bay of Mali Ston (Eastern Adriatic) / F. Kršinić // *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. – 1987. – Vol. 24. – P. 401–418.
178. Kršinić F. Tintinnids (Tintinnida, Choreotrichia, Ciliata) in the Adriatic Sea, Mediterranean / F. Kršinić // *Part I. Taxonomy* / ed. J. Dulčić. / *Institute of Oceanography and Fisheries Split*. – Croatia, 2010. – 186 pp.
179. Kršinić F. Tintinnids (Tintinnida, Choreotrichia, Ciliata) in the Adriatic Sea, Mediterranean / F. Kršinić // *Part II. Ecology* / ed. J. Dulčić. / *Institute of Oceanography and Fisheries Split*. – Croatia, 2010. – 113 pp.
180. Kršinić F. Fauna of tintinnids (Tintinnida, Ciliata) during an Arctic-Antarctic cruise, with the S/V “Croatian Tern” / F. Kršinić // *Zootaxa*. – 2018. – Vol. 4399. – iss. 3. – P. 301-314.
181. Kurilov A.V., Gavrilova N.A. Microzooplankton / A.V. Kurilov, N.A. Gavrilova // *Black Sea Monitoring Guidelines*. - 2015. - 34 p. Режим доступа: http://emblasproject.org/wpcontent/uploads/2013/12/1Microzooplankton_Manual_March2015_ED.pdf
182. Kurilov A. Improvement of Silver Impregnation Technique Using in Situ Synthesized Protargol / A. Kurilov // *Acta Protozool.* – 2017. – Vol. 56. – P. 109–118.

183. Laackmann H. Antarktische Tintinnen / H. Laackmann // Zoologischer Anzeiger. – 1907. – Vol. 31. – P. 235–239.
184. Laackmann H. Die Tintinnodean der Deutschen Südpolar-expedition 1901–1903 / H Laackmann // Deutsche Südpolar-Expedition. XI. Zoologie III, 1910. – Vol. 11. – P. 340 – 396.
185. Laval-Peuto M. The ultrastructure of *Tintinnopsis parva* / Laval-Peuto M., Gold K., Storm E.R. // Transactions of the American Microscopical Society. – 1979. - Vol. 98. – P. 204–212.
186. Laval-Peuto M. Construction of the lorica in Ciliata Tintinnina. In vivo study of *Favella ehrenbergi*: variability of the phenotypes during the cycle, biology, statistics, biometry / M. Laval-Peuto // Protistologica. – 1981. – Vol. 17. – P. 249-272.
187. Laval-Peuto M., Brownlee D.C. Identification and systematics of the Tintinnina (Ciliophora): evaluation and suggestions for improvement / M. Laval-Peuto, D.C. Brownlee // Ann. Inst. Oceanogr. – 1986. – V.62. – P. 69-84.
188. Leppakoski E., Mihnea P.E. Enclosed Seas under Man-induced change: a comparison between the Baltic and Black Seas / E. Leppakoski, P.E. Mihnea // Ambio. - 1996. - V. 25. – iss. 6. – P. 380-389.
189. Ling H.Y. Tintinnids: A Taxon - vertical Distributional Study of Settling Assemblages from the Panama Basin / H.Y Ling // Ocean Biocoenosis Series 4, Woods Hole Oceanographic Institution. - Woods Hole, USA, 1992.
190. Lynn D. The Ciliated Protozoa. Characterization, Classification and Guide to the Literature. 3rd edn. / Lynn D. // Springer, - Berlin, 2008. – 605 p.
191. Ma H. An improved silver carbonate impregnation for marine ciliated protozoa / H. Ma, J.K. Choi, W Song // Acta Protozool. – 2003. – Vol. 42. – P. 161–164.
192. Mageed A. Spatio-temporal variations of zooplankton community in the hypersaline lagoon of Bardawil, North Sinai, Egypt / A. Mageed // Egypt. J. Aquat. Res. – 2006. – Vol. 32. – P. 168-183.

193. Markoff M. Mitteilungen uber das Plankton deb Schwarzen Meeres in der Nahe von Sebastopol / M. Markoff // Zool. Anz. – 1908. – Vol. 22. – P. 663–666.
194. Meunier A. Campagne arctique de 1907. Microplankton des mers de Barents et de Kara / A. Meunier // Bulens, Belgium. - Bruxelles, 1910.
195. Middlebrook K. Distribution and abundance of tintinnids in the Quoddy Region of the Bay of Fundy / K. Middlebrook, C.W. Emerson, J.C. Roff [et al.] // Canadian Journal of Zoology. – 1987. – Vol. 65. – P. 594–601.
196. Modigh M., Castalado S. Variability and persistence in tintinid assemblages at a Mediterranean coastal site / M. Modigh, S. Castalado // Aquatic Microbial Ecology. – 2002. – Vol. 28. – P. 299–311.
197. Montagnes D.J.S., Lynn D.H. A quantitative protargol stain (QPS) for ciliates: Method description and test of its quantitative nature / D.J.S. Montagnes, D.H. Lynn // Marine Microbial Food Webs. – 1987. – Vol. 2. – P. 83–93.
198. Montagnes D.J.S. The protozooplankton–ichthyoplankton trophic link: an overlooked aspect of aquatic food webs / D.J.S. Montagnes, J.F. Dower, G.M. Figueiredo // Journal of Eukaryotic Microbiology. – 2010. – Vol. 57. – P. 223 – 228.
199. Müller O.F. Zoologiae Danicae prodromus, seu animalium Daniae et Norvegiae indigenarum characteres, nomina, et synonyma imprimis popularium / O.F. Müller // Hallageriis. - Havniae, 1776.
200. Nakamachi M., Iwasaki. List of tintinnids (Protozoa: Ciliata) in Uranouchi Inlet, Kochi, Japan / M. Nakamachi, N. Iwasaki // Bulletin of Marine Sciences and Fisheries, Kochi University. – 1998. – Vol. 18. – P. 65–76.
201. O'Malley M.A. Everything is everywhere: but the environment selects': ubiquitous distribution and ecological determinism in microbial biogeography / M.A. O'Malley // Stud. Hist. Phil. Biol. et Biomed. Sci. – 2008. – Vol. 39. – P. 314–325.
202. Öztük B. Black Sea biological diversity, Turkey / B. Öztük // Black Sea Environmental Series, 9, United Nations Publications. - New York, 1999. – 257 pp.

203. Paranjape M.A. Occurrence and significance of resting cysts in a hyaline tintinnid, *Helicostomella subulata* (Ehre.) Jorgensen / M.A. Paranjape // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. – 1980. – Vol. 48. – iss. 1. –P. 23-33.
204. Paranjape M.A. Micro- and macrozooplankton on the Nova Scotian Shelf in the prespring bloom period: A comparison of their potential resource utilization / M.A. Paranjape, R.J. Conover, G.C. Harding [et al.] // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science. – 1985. – Vol. 42. – P. 1484–1492.
205. Paranjape M.A. Grazing by microzooplankton in the eastern Canadian arctic in summer 1983 / M.A. Paranjape // Marine Ecology Progress Series. – 1987a. – Vol. 40. – P. 239–246.
206. Paranjape M.A. The seasonal cycles and vertical distribution of tintinnines in Bedford Basin, Nova Scotia, Canada / M.A. Paranjape // Canadian Journal of Zoology - 1987b. – Vol. 65. – P. 41–48.
207. Paulmier G. Tintinnides (Ciliophora, Oligotrichida, Tintinnina) de l'Atlantique Boréal, de l'Océan Indien et quelques mers adjacentes: Méditerranée, Mer Caraïbe, Mer Rouge. Inventaire et distribution. Observations basée sur les loricas / G. Paulmier // Rapport IFREMER DRV/RH/97 - 17, France. - Brest, 1997. – 126 pp. + 44 Plates.
208. Pedersen M.F, Hansen P.J. Effects of high pH on the growth and survival of six marine heterotrophic protists / M.F. Pedersen, P.J. Hansen // Marine Ecology Progress Series. – 2003. – Vol. 260. – P. 33–41.
209. Pelz W., Foissner W. Morphogenesis in Some Freshwater Tintinnids (Ciliophora, Oligotrichida) / W. Pelz, W. Foissner // Europ. J. Protistol. – 1993. – Vol. 29. – P. 106-120.
210. Petran A. Contributii la cunoasterea specilor de Tintinoidee din dreptul litoralului Rominensc al Marii. Negre / A. Petran // Hidrobiologia. – 1958. – Vol. 1. – P 75–88.

211. Pierce R.W., Turner J.T. Ecology of planktonic ciliates in marine food webs / R.W. Pierce, J.T. Turner // *Reviews in Aquatic Sciences*. – 1992. – Vol. 6. – P. 139–181.
212. Pierce R.W., Turner J.T. Global biogeography of marine tintinnids / R.W. Pierce, J.T. Turner // *Marine Ecology Progress Series*. – 1993. – Vol. 94. – P.11–26.
213. Pitelka D.R. Fibrillar Systems in Protozoa / D.R. Pitelka // *Research in Protozoa* (Tze-Tuan Chen edd). – 1969. – V. 3. – P. 279-388.
214. Rassoulzadegan F. Dimensions et taux d'ingestion des particules consommées par un tintinnide: *Favella ehrenbergii* (Clap. et Lach.) Jörg., cilié pelagique marine / F. Rassoulzadegan // *Annales de l'Institut Océanographique*, Paris. – 1978. – Vol. 54. – P. 17–24.
215. Rassoulzadegan F., Etienne M. Grazing rate of the tintinnid *Stenosemella ventricosa* (Clap. et Lach.) Jörg. on the spectrum of naturally occurring particulate matter from Mediterranean neritic area / F. Rassoulzadegan, M. Etienne // *Limnology and Oceanography*. – 1981. – Vol. 26. – P. 258–270.
216. Raunkiaer C. Formations Undersøgelse og Formations Statistik / C. Raunkiaer // *Investigations and statistics of plant formations*. – 1934. – P. 201-282.
217. Reid P.C., John A.W.G. Tintinnid cysts / P.C. Reid, A.W.G. John // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. – 1978. – Vol. 58. – P. 551–557. + Plate 1.
218. Reid P.C., John A.W.G. Resting cysts in the ciliate class Polyhymenophorea: phylogenetic implications / P.C. Reid, A.W.G. John // *Journal of Protozoology*. – 1983. – Vol. 30. – P. 710–713.
219. Robertson J. R. Predation by estuarine zooplankton on tintinnid ciliates / J. R. Robertson // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* – 1983. – Vol. 16. – iss. 1. – P. 27–36.
220. Ryther J.H. Photosynthesis and fish production in the sea / J.H. Ryther // *Science*. – 1969. – Vol. 166. – P. 72–76.

221. Sabancı F.Ç. (Ege Denizi) Mikroplankton'unun Vertikal ve Horizontal Dağılımına Kirliliğin Etkisi / F.Ç. Sabancı, T. Koray, İ. Körfezi // E.U. Journal of Fisheries et Aquatic Sciences. – 2001. – Vol. 18. – iss. 1-2. – P. 187-202.
222. Santoferrara L.F., Alder V.A. Abundance and diversity of tintinnids (planktonic ciliates) under contrasting levels of productivity in the Argentine Shelf and Drake Passage / L.F. Santoferrara, V.A. Alder // J. Sea Res. – 2012. – Vol. 71. – P. 25–30.
223. Santoferrara L.F. Utility of genetic markers and morphology for species discrimination within the order Tintinnida (Ciliophora, Spirotrichea) / L.F. Santoferrara, G.B. McManus, V. A. Alder // Protist. – 2013. – Vol. 164. – P. 24–36.
224. Santoferrara L.F. Updating biodiversity studies in loricate protists: the case of the tintinnids (Alveolata, Ciliophora, Spirotrichea) / L.F. Santoferrara, C. Bachy, V.A. Alder [et.al.] // J. Eukaryot. Microbiol. – 2016a. – Vol. 63. – P. 651–656.
225. Santoferrara L.F. Patterns and processes in microbial biogeography: do molecules and morphologies give the same answers? / L.F. Santoferrara, J.-D. Grattepanche, L.A. Katz [et al.] // ISME J. – 2016b. – Vol. 10. – P. 1779–1790.
226. Santoferrara L.F. Global and local DNA (meta)barcoding reveal new biogeography patterns in tintinnid ciliates / L.F. Santoferrara, E. Rubin, G.B. Mcmanus // Journal of Plankton Research. – 2018. – Vol. 40. – iss. 3. – P. 209–221.
227. Sato N.E. Feeding habits of *Noctiluca scintillans* in coastal waters off Buenos Aires Province, Argentina / N.E. Sato, D. Hernandez, M.D. Vinas // Latin American Journal of Aquatic Research. – 2010. – Vol. 38. – P. 403 – 412.
228. Schmidt J. Some Tintinnodea from the Gulf of Siam / J. Schmidt // Videnskabelige Meddelelser den naturhistoriske Forening i Kjobenhavn for 1901. – 1902. – P. 183–190.
229. Schrank F.P. Fauna Boica: durchgedachte Geschichte der in Baiern einheimschen und zahmen / F.P. Schrank // Band 3b: Arbtheilung 2, 1803.

230. Selifonova Z., Makarevich P. Invasive alien species of tintinnid ciliates from the northeastern Black Sea, Zhanna P. Russian and Abkhazian coast / Z. Selifonova, P. Makarevich // *Protistology*. – 2018. – Vol. 12. – iss. 4. – P. 185–190.
231. Silva-Neto I.D. da Improvement of silver impregnation technique (protargol) to obtain morphological features of protists ciliates, flagellates and opalينات / I.D. Silva-Neto // *Rev. Brasil. Biol.* – 2000. – Vol. 60. – iss. 3. – P. 451-459.
232. Sitran R. Microzooplankton (tintinnid ciliates) diversity: coastal community structure and driving mechanisms in the southern Tyrrhenian Sea (Western Mediterranean) / R. Sitran, A. Bergamasco, E. Decembrini [et al.] // *Journal of Plankton Research* – 2009. – Vol.31. – P. 153–170.
233. Skibbe O. An improved quantitative protargol stain for ciliates and other planktonic protists / O. Skibbe // *Arch. Hydrobiol.* – 1994. – Vol. 130. – P. 339–347.
234. Small E.B., Lynn D.H. Phylum Ciliophora Doflein, 1901 / E.B. Small, D.H. Lynn // *An Illustrated Guide to the Protozoa* / eds J.J. Lee, S.H. Hutner, E.C. Bovee // Society of Protozoologists, Allen Press, Lawrence. – Kansas, .1985. – P. 393–575.
235. Smalley G.W. A new method using fluorescent microspheres to determine grazing on ciliates by the mixotrophic dinoflagellate *Ceratium furca* / G.W. Smalley, D.W. Coat, E.J. Adam // *Aquatic Microbial Ecology*. – 1999. – Vol. 17. – P. 167–179.
236. Smith S.A. *Dartintinnus alderae* n. g., n. sp., a Brackish Water Tintinnid (Ciliophora, Spirotrichea) with Dual-ended Lorica Collapsibility / S.A. Smith, W. Song, N.A. Gavrilova [et al.] // *Journal of Eukaryotic Microbiology*. – 2018. – V. 65. – iss. 3. – P. 400-411.
237. Snoeyenbos-West O.L.O. Insights into the diversity of choreotrich and oligotrich ciliates (Class: Spirotrichea) based on genealogical analyses of multiple loci / O.L.O. Snoeyenbos-West, T. Salcedo, G.B. McManus [et al.] // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. – 2002. – Vol. 52. – P. 1901–1913.

238. Stoecker D.K. Fine scale spatial correlations between planktonic ciliates and dinoflagellates / D.K. Stoecker, H.L. Davis, D.M. Anderson // Journal of Plankton Research. – 1984. – Vol. 6. – P. 829–842.
239. Stoecker D.K. Selective predation by *Favella ehrenbergii* (Tintinnia) on and among dinoflagellates / D.K. Stoecker, R.R.L. Guillard, R.M. Kavee // Biological Bulletin. – 1981. – Vol. 160. P. 136–145.
240. Stoecker D.K., Guillard, R.R.L. Effects of temperature and light on the feeding rate of *Favella* sp. (ciliated Protozoa, Suborder Tintinnina) / D.K. Stoecker, R.R.L. Guillard, // Annales Institut Oceanographique. – Paris, 58 (Supplement), 1982. – P. 309–318
241. Stoecker D.K. Growth of *Favella* sp. (Ciliata: Tintinnina) and other microzooplankters in cages incubated in situ and comparison to growth in vitro / D.K. Stoecker, L.H. Davis, A. Provan // Marine Biology. – 1983. – Vol. 75. – P. 293–302.
242. Stoecker D.K. Particle production by planktonic ciliates / D.K. Stoecker // Limnology and Oceanography. – 1984. – V. 29. – P. 930–940.
243. Strom S.L. Light - aided digestion, grazing and growth in herbivorous protists / S.L. Strom // Aquatic Microbial Ecology. – 2001. – Vol. 23. – P. 253–261.
244. Swanberg N.R., Caron D.A. Patterns of sarcodine feeding in epipelagic oceanic plankton / N.R. Swanberg, D.A Caron // Journal of Plankton Research. – 1991. – Vol. 13. – P. 287–312.
245. Thompson G.A., Alder V.A. Patterns in tintinnid species composition and abundance in relation to hydrological conditions of the southwestern Atlantic during austral spring / G.A. Thompson, V.A. Alder // Aquatic Microbial Ecology. – 2005. – Vol. 40. – P. 85–101.
246. Tuffrau M. Perfectionements et pratique de la technique d'impregnation au protargol des infusoires ciliés / M. Tuffrau // Protistologica. – 1967. – Vol. 3. – P. 369–399.

247. Türkoğlu M., Koray T. Ecological and geographical distributions of the planktonic protista in the southern parts of the Black Sea: neritic waters of Sinop peninsula, Türkiye / M. Türkoğlu, T. Koray // Su Ürünleri Dergisi. – 2000. – Vol. 17. – P. 161-178.
248. Uchida T. Predation by a photosynthetic dinoflagellate *Gyrodinium instriatum* on loricated ciliates / T. Uchida, T. Kamiyama, Y. Matsuyama // Journal of Plankton Research. – 1997. – Vol. 19. – P. 603–608.
249. Urrutxurtu I. Seasonal succession of tintinnids in the Nervio'n River estuary, Basque Country, Spain / I. Urrutxurtu // Journal of Plankton Research. – 2004. – V. 26. – iss. 3. – P. 307–314.
250. Verity P.G. Grazing, respiration, excretion, and growth rates of tintinnids / P.G. Verity // Limnology and Oceanography. – 1985. – Vol. 30. – P. 1268 –1282.
251. Verity P.G., Villareal T.A. The relative food value of diatoms, dinoflagellates, flagellates and cyanobacteria for tintinnid cultures / P.G. Verity, T.A. Villareal // Archiv fur Protistenkunde. – 1986. – Vol. 131. – P. 71–84.
252. Verity P.G. Growth rates of natural tintinnid populations in Narragansett Bay / P.G. Verity // Marine Ecology Progress Series. – 1986a. – Vol. 29. – P. 117– 26.
253. Verity P.G. Grazing of phototrophic nanoplankton by microzooplankton in Narragansett Bay / P.G. Verity // Marine Ecology Progress Series. – 1986b. – Vol. 29. – P. 105–115.
254. Verity P.G. Abundance, community composition, size distribution, and production rates of tintinnids in Narragansett Bay, Rhode Island / P.G. Verity // Estuarine, Coastal and Shelf Science. – 1987. – Vol. 24. – P. 671–690.
255. Wailes G.H. Canadian Pacific fauna. 1. Protozoa. 1f. Ciliata. Tintinnoinea / G.H. Wailes // Fish. Res. Bd Canada et Univ. – Toronto Press, 1943. – P. 13-27.
256. Wilbert N. Eine verbesserte Technik der Protargolimpänation für Ciliaten / N. Wilbert // Mikrokosmos. – 1975. – Vol. 64. – P. 171-179.

257. Xu D. Species boundaries in tintinnid ciliates: a case study – morphometric variability, molecular characterisation, and temporal distribution of *Helicostomella* species (Ciliophora, Tintinnina) / D. Xu, P. Sun, M.K. Shin [et al.] // Journal of Eukaryotic Microbiology. – 2012. – Vol. 59. – iss. 4. – P. 351–358.
258. Zhang W. Species checklist of contemporary tintinnids (Ciliophora, Spirotrichea, Choreotrichia, Tintinnida) in the world / W. Zhang, M. Fengl, Y. Yu1 [et al.] // Biodiversity Science. – 2011. – Vol. 19. – iss. 6. – P. 655–660.