

Н. В. МОРОЗОВА-ВОДЯНИЦКАЯ | и Л. А. ЛАНСКАЯ

ТЕМП И УСЛОВИЯ ДЕЛЕНИЯ МОРСКИХ ДИАТОМОВЫХ
ВОДОРΟΣЛЕЙ В КУЛЬТУРАХ

Цель настоящей работы заключается в получении количественных характеристик продуктивности фитопланктона, особенно его массовых форм, путем определения годового хода темпа вегетативного размножения диатомовых водорослей в культурах и дальнейшего использования этих данных для истолкования количественных изменений фитопланктона в море.

Получение таких данных может способствовать значительному уточнению подсчетов скорости возобновления или отмирания фитопланктона, а косвенно также и определению его кормового использования.

Методика

Культуры диатомовых водорослей выращивались в питательном растворе, приготовленном на фильтрованной морской воде. В некоторых случаях для сравнения наблюдения также проводились на фильтрованной морской воде без подкормки.

В 1952—1953 гг. для культивирования водорослей применялся питательный раствор, в котором вместо дистиллированной воды употреблялся почвенный отвар-модификация Шрейберовской жидкости—среда Föyna «Egdschreiber» (Gross, 1937). Состав ее следующий: NaNO_3 —0,1 г, Na_2HPO_4 —0,02 г, почвенный экстракт—50 см³, морская вода—1000 см³. Почвенный экстракт готовился в строгом соответствии с прописью Grossa. В таком питательном растворе планктонные и бентопланктонные диатомеи развивались успешно и давали почти во всех культурах хороший рост.

С 1954 года диатомеи культивировались в несколько модифицированном питательном растворе Аллена и Нельсона (Allen and Nelson, 1910). К 1 литру профильтрованной (через стеклянный фильтр с впаивной пористой пластинкой (марка 26 G—2) морской воды прибавлялось 2 см³ раствора № 1 и 1 см³ раствора № 2. Вода нагревалась до 70°. После охлаждения раствор для удаления осадка фильтровался через стеклянный фильтр (марка 17 G—3).

Раствор № 1 KNO_3 —20,2 г

Дистиллированная вода — 100 см³.

Раствор № 2

$\text{Na}_2\text{HPO}_4 \cdot 12\text{H}_2\text{O}$ —4 г

$\text{CaCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ —4 г

FeCl_3 — 2 см³

HCl — 2 см³

Дистиллированная вода — 80 см³.

Рост диатомей в среде Allen—Nelson был не хуже, чем в питательном растворе «Erdschreiber», культуры долгое время оставались здоровыми и нормально развивались.

Для сравнения развития водорослей в обеих питательных средах ставился ряд опытов, в которых параллельно выращивались — *Skeletonema costatum* (Grev) Cl, *Chaetoceros socialis forma vernalis* Pr-Lavr., *Chaetoceros curvisetus* Cl, *Nitzschia closterium* (Ehr). W. Sm. *Bacillaria paradoxa* Gnel. (Таблица 1.)

Таблица 1

Развитие диатомовых водорослей в питательном растворе Allen and Nelson и „Erdschreiber“

Наименование организмов	Месяц опыта	Число делений в сутки (среднее 3-5 опытов)	
		„Erdschreiber“	Allen and Nelson
<i>Skeletonema costatum</i>	II—1954 г.	0,9	1,2
	III— "	1,1	1,4
	IV— "	1,8	2,0
<i>Chaetoceros socialis forma vernalis</i>	V— "	2,0	1,7
<i>Chaetoceros curvisetus</i>	IV— "	0,7	0,9
	V— "	1,0	1,0
<i>Nitzschia closterium</i>	V— "	1,2	1,0
	VI— "	1,5	1,2
<i>Bacillaria paradoxa</i>	V— "	1,0	0,8
	VI— "	0,9	0,7

Как следует из данных таблицы 1, в одних опытах в среде Allen—Nelson несколько лучше развивались планктонные диатомей, в других в среде «Erdschreiber» бентопланктонные. Однако эти различия практически не имеют значения, так как лежат в пределах отклонений для каждой из этих сред.

Как отмечалось уже выше, иногда для контроля при постановке опыта с питательным раствором параллельно ставились культуры в фильтрованной морской воде.

Морская вода для опытов всегда бралась вдали от загрязненных берегов, фильтровалась через обыкновенный бумажный складчатый фильтр № 588 Schreihner и Schull или через стеклянный фильтр с впаянной пористой пластинкой (марка 26G—2, d = 13 см). Стерилизация морской воды велась трехкратным последовательным нагреванием до 70°.

Диатомовые водоросли в стерильной или фильтрованной морской воде, как правило, развивались несколько медленнее, чем в питательных растворах, и в постоянных культурах рост их быстрее прекращался. Но в определенные периоды развития у некоторых исследуемых водорослей наблюдались исключения, что будет рассмотрено ниже.

Выращивались культуры в стеклянных конических чашечках с крышками объемом около 40—50 куб. см, в чашках Бовери, покрытых круглыми стеклянными пластинками, и в чашках Петри d = 9—10 см, h = 2—2,5 см. Перед употреблением вся стеклянная посуда стерилизовалась в сушильном шкафу в течение часа при температуре 175°. Обычно посуда не заворачивалась в бумагу, а стерилизовалась открытой, охлаждалась в сушильном шкафу и немедленно поступала в работу. Такой быстрый и

удобный метод стерилизации не вызывал заражения культуры посторонним ростом.

Отбор материала и пересадка клеток в культурах производились тонкими пастеровскими пипетками. Хорошо для этой цели пользоваться стеклянными рейсфедерами, которые имеют разный диаметр и очень удобны при кипячении и стерилизации, так как они менее хрупкие, чем пастеровские пипетки.

Водоросли для культивирования отбирались непосредственно из планктонной пробы. В одних случаях отбирались отдельные диатомеи и цепочки водорослей под бинокуляром, промывались в стерильной морской воде и вводились в приготовленную среду. В других случаях засеивались смешанные культуры, откуда через 1—2 дня отбирались отдельные колонии и клетки. Помимо этого выращивались «смешанные культуры» для количественного учета темпа деления клеток и выявления некоторых закономерностей роста диатомовых водорослей в таких культурах. Для этой цели посев производился определенным количеством морской воды из батометрических проб.

Объем раствора, в котором обычно выращивались отдельные клетки диатомей, не превышал 5—10 куб. см. Только иногда в смешанных культурах объем жидкости был несколько выше 20 см³.

Темп деления клеток отдельных видов планктонных водорослей обычно учитывался в культурах, выведенных из нескольких клеток. Исходное количество последних подсчитывалось путем учета каждой отдельной клетки. Смешанные культуры, как отмечалось выше, были получены посевом в питательный раствор или фильтрованную морскую воду некоторого определенного количества воды из батометрических проб. Обычно на 100 см³ питательного раствора бралось 10 см³ исследуемой пробы. После тщательного смешивания разливали в 5 чашек Петри по 22 см³ в каждую чашку. Таким образом, в каждой чашке содержалось 20 см³ питательного раствора и 2 см³ исследуемой пробы. Как будет следовать ниже, в смешанных культурах в наибольшей степени обычно развивалась та форма, которая в данное время находилась в море в состоянии расцвета. Через сутки имелась возможность учитывать в смешанных культурах суточный прирост числа клеток массовых форм фитопланктона.

Количественный учет продукции каждой культуры производился обычным методом подсчета клеток в 0,1 см³.

Скорость деления клеток определялась числом часов, разделяющих одно деление от другого, или числом делений в сутки.

В большинстве случаев для изучения скорости деления отдельных видов диатомей пользовались бинокуляром (МБС-1), а в некоторых случаях микроскопом (МБИ-1).

Даже для очень мелких диатомей увеличения бинокуляра достаточно не только для изучения скорости деления их, но и для контроля за общим состоянием этих клеток, появлением покоящихся спор и ауксоспор и заражением культуры посторонним ростом.

При наблюдении за развитием водорослей в культурах, выращиваемых в питательных растворах, исключается фактор годового колебания концентрации биогенных элементов, имеющий место в море. В культурах также до некоторой степени сглаживается годовое колебание температуры воды. Летом и осенью температура воды в сосудах с культурами обычно на 1—2°, а зимой и весной на 5—10° выше, чем в море. (рис. 1.).

Чашки с культурами обычно стояли между двумя рамами большого

окна, обращенного на север. Во время опыта чашки всегда выставлялись в ряд, с целью сохранения однородных физических условий.

Для получения материала по темпу деления водорослей в различные периоды времени опыты проводились 2—3 раза в месяц. Длительность опыта, особенно с массовыми формами, редко превышала 5—7 дней. При более продолжительном эксперименте в период интенсивного размножения водорослей, наступало перенаселение культуры, что заметно отражалось на темпе деления клеток. С медленно растущими формами, а также зимой в период замедленного темпа деления водорослей, опыты иногда продолжались 10 дней.

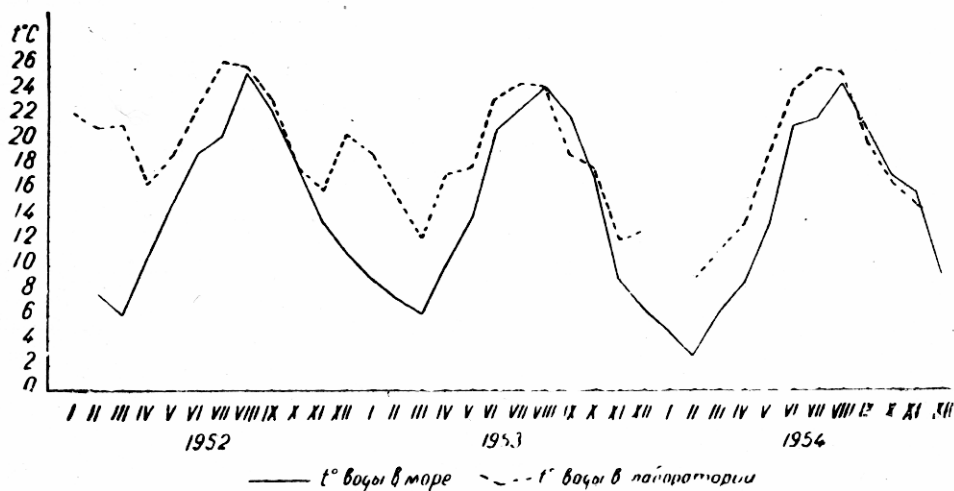


Рис. 1. Годовой ход температуры воды в море и в лаборатории.

Почти для всех опытов исходный материал брался непосредственно из моря и только в тех случаях, когда не удавалось получить материал из моря, использовались водоросли из постоянных культур. Следует оговорить, что в отдельных случаях темп деления водорослей из постоянных культур был несколько ниже, чем темп деления водорослей, взятых непосредственно из моря.

Во время опыта для контроля ставилось три, а иногда пять параллельных чашек. Средняя величина из параллельных опытов являлась показателем темпа развития в каждом эксперименте. Отклонения от этих средних величин чаще были относительно незначительны, но иногда достигали больших значений. По-видимому, кроме физических условий, примешивались и другие факторы, которые и являлись причиной этих неодинаковых результатов. Следует допустить, что в данном случае большую роль может играть физиологическое состояние клеток.

В целях сравнения одновременно с экспериментальными исследованиями велись непрерывные наблюдения за развитием водорослей в море. В этом случае просматривались многочисленные сборы проб сетями «большой» и «малой» Джеди, а также использовались данные просчетов ежедекадных батометрических проб, взятых в бухте, обработанных сотрудниками Севастопольской биологической станции Е. В. Белогорской и Т. М. Кондратьевой.

Кроме того, параллельно с основными были поставлены специальные опыты по темпу деления различных видов водорослей в условиях различ-

ного освещения, а также полного круглосуточного затенения. Во время опытов с добавочным освещением чашки с культурами отдельных видов водорослей, помимо дневного света с 8 до 17 часов, облучались электролампой в 150 w. Наблюдения над выживаемостью клеток в полной темноте проводились над культурами, наглухо закрытыми черными колпачками и помещенными в черную коробку.

Результаты наблюдений в большей своей части представлены в таблицах. Во всех таблицах приняты следующие условные обозначения: «—» наблюдения не проводились; «х» — отсутствует в планктоне бухты; «О» — отсутствие деления клеток; цифрами показано, через какой промежуток времени проходило одно деление в часах. Как в тексте, так и в таблицах под понятием средний темп деления подразумевается средняя величина из большого количества параллельных опытов. Приводимые в работе графики построены на основании средних величин. Обсуждение результатов основано также, главным образом, на средних величинах по той причине, что в отдельных опытах имели место широкие индивидуальные отклонения.

Культуры массовых форм диатомовых водорослей

К группе массовых диатомовых водорослей, развивающихся в Севастопольской бухте в больших количествах и вызывающих почти ежегодно в определенные сезоны «цветение» моря, относятся, главным образом: *Chaetoceros socialis forma vernalis* Pr-Lavr, *Chaetoceros socialis forma autumnalis* Pr-Lavr, *Skeletonema costatum* (Grev) Cl, *Leptocylindrus danicus* Cl, *Chaetoceros curvisetus* Cl, *Cerataulina Bergonii* Perag, *Thalassionema nitzschoides* Grun.

Помимо перечисленных водорослей, в последние годы наблюдались также вспышки развития *Chaetoceros scabrosus* Pr-Lavr, *Chaetoceros affinis* Laud, *Chaetoceros Lauderii* Ralfs, *Chaetoceros laciniosus* Schütt, *Chaetoceros densus* Cl и некоторых других видов. Приводим результаты наших наблюдений по отдельным видам.

CHAETOCEROS SOCIALIS forma VERNALIS и *CHAETOCEROS SOCIALIS forma AUTUMNALIS* относятся к числу диатомовых водорослей, периодическое массовое развитие которых, главным образом, и обуславливает «цветение моря» вблизи берегов и в бухтах. Обе формы развиваются настолько обильно, что подсчет их можно производить в течение большей части года, непосредственно в капле воды, т. е. в нефиксированной пробе.

Chaetoceros socialis forma vernalis в период «цветения», в мае, встречается в количестве до 30 миллионов клеток в литре морской воды *Chaetoceros socialis f. autumnalis*, развиваясь с августа по январь, достигает максимальной численности в ноябре — до 1,5 миллиона клеток в литре.

Эти формы по морфологическим признакам очень близки и относятся к мелкоклеточным хетцеросам, клетки которых собраны в спирально-изогнутые цепочки. Размер клеток колеблется в пределах 6—8 микрон.

Колонии *Chaetoceros socialis f. vernalis* в период своего массового развития весной встречаются в виде отдельных, спирально-изогнутых цепочек, тогда как *Chaetoceros socialis f. autumnalis* в период своего массового развития осенью имеют вид шаров из плотной студенистой слизи, в которую погружены такие же, как у *Chaetoceros socialis f. vernalis* спирально-изогнутые цепочки.

По нашим многолетним наблюдениям в Севастопольской бухте в 1938—1939 гг. и в 1946—1954 гг. цепочки очень мелких хетцеросов с характерными удлинненными щетинками, склеенными на наружных концах, встречаются в течение круглого года. Однако в первую половину года (с января по июнь) встречаются исключительно одиночные цепочки, а во вторую половину года (с июля по декабрь) эти цепочки бывают соединены в студенистые шаровидной формы колонии.

В периоды угасания в море одной формы и замены ее другой а именно — летом (в июне—июле), когда *Chaetoceros socialis* f. *vernalis* сменяется *Chaetoceros socialis* f. *autumnalis*, а также зимой (в январе—феврале), когда *Chaetoceros socialis* f. *autumnalis* уступает руководящее место в планктоне *Chaetoceros socialis* f. *vernalis*, обе формы морфологически различаются очень трудно. Последнее объясняется тем, что летом, наряду с отдельными цепочками, характерными для *Chaetoceros socialis* f. *vernalis*, в планктоне встречаются небольшие шарики из нескольких цепочек, заключенных в слабо различимую слизь, а зимой, наряду с резко выраженными шаровидными колониями *Chaetoceros socialis* f. *autumnalis* можно обнаружить и отдельные спирально-изогнутые цепочки, характерные для *Chaetoceros socialis* f. *vernalis*. Последнее приводит к мысли, что распадение колоний в холодное время года на отдельные цепочки, как и образование в теплое время года шаровидных колоний, обусловлено большей или меньшей интенсивностью выделений клетками слизистостуденистого вещества и представляет собою явление сезонного порядка.

Наше предположение подтвердилось экспериментами над культурами этих водорослей.

Образование шаровидных колоний из отдельных цепочек так же, как и распадение шаровидных колоний, неоднократно наблюдалось и в культурах весной и осенью в течение трех лет (1952—1954 гг.).

Обе формы *Chaetoceros socialis* (f. *vernalis* и f. *autumnalis*,) так же, как и все прочие диатомовые водоросли, в культурах обнаружили резко выраженные сезонные и годовые колебания темпа размножения, отражающие картину их годового развития в естественных условиях в море.

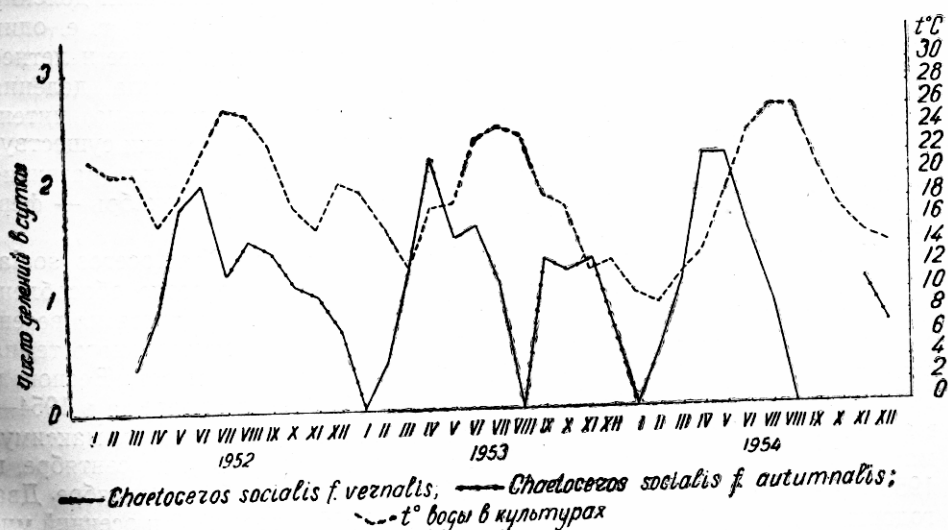


Рис. 2. Скорость деления *Chaetoceros socialis* f. *vernalis* и *Chaetoceros socialis* f. *autumnalis*. в культурах.

Для весенней формы *Chaetoceros socialis f. vernalis* максимальный темп деления клеток в культурах наблюдался в апреле—мае. Клетки в это время делились через 8—9 часов, т. е. 2,5—3 раза в сутки. Результаты наших наблюдений, приведенные на рис. 2 и в таблице 2, наглядно показывают, как постепенно на протяжении трех—четырёх весенних месяцев нарастает темп деления клеток весенней формы.

Таблица 2

Темп деления *Chaetoceros socialis f. vernalis* и *Chaetoceros socialis f. autumnalis* в питательном растворе*)

(в часах)

Месяцы	1952				1953				1954			
	Мак-сим.	Миним.	Средн.	Число набл.	Мак-сим.	Миним.	Средн.	Число набл.	Мак-сим.	Миним.	Средн.	Число набл.
Январь . .	—	—	—	—	0	0	0	15	0	0	0	15
Февраль . .	—	—	—	—	45	84	58	16	36	65	48	16
Март . . .	48	64	54	13	15	25	20	16	17	28	22	19
Апрель . .	24	32	28	12	10	12	11	16	8	12	11	13
Май . . .	9	21	13	19	13	29	16	13	8	14	11	16
Июнь . . .	9	18	12	16	12	16	15	19	12	19	16	19
Июль . . .	19	22	20	13	14	27	21	19	23	25	27	16
Август . .	14	19	16	13	0	0	0	12	0	0	0	10
Сентябрь .	10	21	17	12	12	30	19	19	—	—	—	—
Октябрь . .	20	24	22	13	17	22	20	19	—	—	—	—
Ноябрь . .	22	27	24	15	10	24	18	19	18	24	22	16
Декабрь . .	29	32	31	13	20	48	33	19	24	46	31	19

Летом период нарастания темпа деления клеток сменяется периодом постепенного его замедления. В августе—сентябре темп деления клеток вновь увеличивается, но уже за счет осенней формы.

Максимальный темп деления клеток осенней формы приходится на сентябрь—октябрь, а иногда и на ноябрь. Клетки в этот период делятся через 10 часов, т. е. 2,4 раза в сутки. Наиболее медленный темп деления отмечен в феврале, когда клетки делились через 65—84 часа, т. е. один раз за 3—3½ дня. Если сравнить темп деления клеток в зимнее и летнее время года, то летом даже в период самого медленного темпа деления (в июле) клетки делились через 20—27 часов, т. е. значительно интенсивнее, чем зимой. Можно поэтому предположить, что, вопреки существующему мнению, наименее благоприятные условия для развития *Chaetoceros socialis* в море имеются не летом, а зимой (декабрь — февраль).

Кривая годового изменения темпа деления клеток *Chaetoceros socialis* на протяжении всех лет наблюдений сохраняет две резко обособленные вершины. Как уже отмечалось, одна вершина приходится на весеннее время года, другая на осеннее. Однако период максимального темпа деления клеток не приходится точно на один и тот же месяц. Весною в 1952 году максимум отмечен в мае—июне, в 1953 — в апреле, а в 1954 — в апреле—мае. Также не совпадает полностью и время осеннего максимума: в 1952 году максимум наблюдался в конце августа и в сентябре, в 1953 г. — в сентябре—ноябре, а в 1954 г. он, видимо, был в октябре. Два годовых цикла наблюдений показали, что в 1952 г. весенний и осенний ми-

*) 1952—1953 гг. наблюдения велись на среде „Erdschreiber“, в 1954 г. Allen—Nelson.

нимумы были более сближены, чем в 1953 г. Сближение в 1952 году, по-видимому, вызвано тем, что в этом году период летнего замедленного темпа деления клеток продолжался всего 2 месяца, а в 1953 г. — 4 месяца. Период зимнего замедленного темпа деления клеток обычно более длителен, чем летний, и так же, как и летний, не всегда одинаков. Продолжительность их в различные годы различна.

Если сопоставить кривую годового хода темпа деления клеток с годовым изменением численности этих форм в море, то обнаруживается, что периоды максимального темпа деления клеток в культурах в большей или меньшей степени совпадают с периодом максимального развития этих форм в море. Однако отмечено, что в условиях культур период высокого темпа деления клеток всегда несколько более продолжителен, чем период массового развития их в море.

Весенняя форма *Chaetoceros socialis f. vernalis* в море обычно появляется в больших количествах (вспышкой) и развивается в течение короткого времени, как правило, в мае, до нескольких десятков миллионов в литре. Однако в конце мая или в начале июня также быстро исчезает. Длительность ее массового пребывания в планктоне исчисляется 2—3 неделями.

В условиях культур высокий темп деления клеток отмечен в течение более длительного времени — с апреля по июнь, т. е. в течение 3 месяцев. В 1952 г. в июне клетки в культурах делились еще более интенсивно, чем в мае, тогда как в море численность этого вида в июне уже значительно снизилась. В 1953—1954 гг. высокий темп деления в культурах был отмечен уже в апреле, т. е. за месяц до массового развития весенней формы *Chaetoceros socialis f. vernalis* в море.

Такое несовпадение во времени периодов максимального темпа деления клеток в культурах и в море, возможно, объясняется биотическими взаимоотношениями различных видов водорослей в планктоне.

Так, наблюдения, проведенные над смешанными культурами в ранние весенние месяцы (в феврале—в начале марта), показали, что в культурах, полученных при добавлении к питательному раствору в чашках Петри некоторого количества воды из моря (на 20 см³ питательного раствора 2 см³ морской воды из батометрической пробы), развивается в массовом количестве только *Skeletonema costatum*, которая вытесняет всех прочих представителей фитопланктона. В культурах, посеянных таким же образом в конце марта в чашках Петри, развивается наряду с *Skeletonema*-ой также в небольшом количестве и весенняя форма *Chaetoceros socialis f. vernalis*. На протяжении апреля оба эти вида существуют в культурах в различных меняющихся количественных соотношениях. Первоначально мелкоклеточный *Chaetoceros* примешивается к *Skeletonema* только в небольших количествах, но в дальнейшем *Chaetoceros* развивался все в большем и большем количестве, вытесняя постепенно *Skeletonema*. И, наконец, в мае в кратковременных смешанных культурах, полученных от засева водой из батометрических проб, развивалась почти однородная культура *Chaetoceros socialis f. vernalis* без примеси других представителей фитопланктона.

Аналогичное явление, по-видимому, происходит и в природе, в естественных условиях моря. Можно предполагать, что массовое ранневесеннее «цветение» в неритической области *Skeletonema costatum*, достигающее своего апогея в марте—апреле, каким-то образом препятствует одновременному массовому развитию весенней формы *Chaetoceros socialis*, не-

смотря на то, что и внешние экологические условия и внутреннее физиологическое состояние этой водоросли благоприятствует быстрому размножению ее в море. Темп деления ее клеток в апреле, как показали культуры, настолько интенсивен, что при иных, более благоприятных биотических взаимоотношениях, этот вид должен был развиваться в море в массовом количестве не в мае, а значительно раньше.

Также и быстрое исчезновение в море весенней формы *Chaetoceros socialis* не всегда сопровождается понижением ее потенциальных возможностей в отношении роста и размножения. В июне *Chaetoceros* в море уже исчезает или во всяком случае встречается в сильно уменьшенном количестве, тогда как в условиях культур он не обнаруживает в это время снижения темпа деления клеток. Наоборот, иногда в июне наблюдается даже продолжающееся нарастание темпа деления клеток (табл. 2). Таким образом, видимо, какие-то обстоятельства служат препятствием для более продолжительного развития *Chaetoceros socialis* f. *vernalis* в море, несмотря на потенциальные возможности, выявленные у него в культуре. Можно предполагать, что в данном случае имеют место какие-то ограничивающие факторы. Такими факторами могут быть: 1) обилие в море потребителей мелких клеток *Chaetoceros*; 2) истощение в морской воде питательных солей, вызванное предшествовавшим массовым развитием в течение марта—апреля *Skeletonema*, а позже *Chaetoceros*; 3) короткая, но очень сильная вспышка развития, когда количество клеток вследствие быстрого темпа их деления достигает десятков миллионов в литре.

Первое наше предположение в настоящее время подтверждается работами Т. С. Петипа (1957) по питанию веслоногих рачков *Acartia clausi* (Giesbr) и *Acartia latisetosa* Kritcz в Черном море и данными Е. П. Делало (1957), изучающей питание *Paracalanus parvus* Claus. По их материалам *Chaetoceros socialis* составляет большой процент пищи у *Acartia* и *Paracalanus*. Второе предположение подтверждается общеизвестным положением, что в период массового размножения фитопланктона содержание биогенных элементов резко снижается.

Несмотря на то, что в условиях культур скорость деления весенней и осенней формы *Chaetoceros socialis* в период максимума выражается близкими величинами, средняя скорость деления осенней формы несколько уступает весенней. Это, по-видимому, обусловлено более укороченным периодом максимума деления у осенней формы. Полученные результаты в культурах согласуются с количественным развитием этих видов в природе. При весеннем максимуме развития *Chaetoceros socialis* численность клеток в море превосходит обычно таковую при осеннем максимуме. Весной, после длительных штормов и периода интенсивного вертикального перемешивания водных масс, зона фотосинтеза оказывается обогащенной питательными солями за счет выноса их из глубин моря. Осенью же, как известно, количество питательных солей в верхних слоях моря относительно ниже.

Значительно отличаются также весной и осенью биотические взаимоотношения компонентов планктона: весной зоопланктон в море представлен в меньшем количестве, чем поздним летом и осенью, причем осенью в составе зоопланктона количество взрослых форм больше, чем весной. Поэтому осенью за счет взрослых форм зоопланктона фитопланктон уничтожается в большем количестве, чем за счет его молодежи (Петипа, 1957). Таким образом, зоопланктонные организмы, энергично уничтожая

осенью планктонные водоросли, тем самым уменьшают исходную величину популяции. Последнее возможно и является одной из основных причин низких количественных показателей развития фитопланктона осенью и высоких весной (апрель—май), тем более, что весной и осенью темп деления основных форм почти одинаков.

Не меньшую роль играют также биотические взаимоотношения между отдельными компонентами самого фитопланктона. Весной качественный (видовой) состав фитопланктона более беден, чем осенью; для весны характерно массовое количественное развитие одной или двух форм диатомовых водорослей, для осени же характерно большое разнообразие видового состава и более или менее массовое развитие одновременно нескольких (4—5) видов как из числа диатомых, так и из числа перидиниевых (Морозова-Водяницкая, 1948). Можно предполагать, что осенью конкуренция между отдельными представителями фитопланктона значительно более резко выражена, чем весной.

Массовому развитию ранней весной *Chaetoceros socialis* f. *vernalis* препятствует цветение в море в марте—апреле *Skeletonema costatum*. В мае эта форма уже заканчивает свой вегетационный период, предоставляя руководящее место в планктоне сменяющему ее *Chaetoceros socialis* f. *vernalis*. Осенью одновременно с массовым развитием *Chaetoceros socialis* f. *autumnalis* в планктоне интенсивно развиваются многие другие виды хетоцеросов и в первую очередь *Chaetoceros curvisetus*, а кроме того, быстро делящиеся формы диатомей *Cerataulina Bergonii*, *Leptoculindrus danicus* отчасти и *Thalassionema nitzschioides*, максимальное развитие которых приходится на осень. В осеннее время года в планктоне еще заметное место занимают летние формы перидиней, как *Prorocentrum micans*, виды *Peridinium*, *Ceratium*, *Goniaulax*, и другие.

Сравнение между скоростью размножения *Chaetoceros socialis* в фильтрованной морской воде и в питательном растворе, приготовленном на той же морской воде, периодически проводилось в течение трех лет во все сезоны года. Как уже отмечалось, темп деления в питательном растворе во многих случаях был значительно выше, чем в фильтрованной морской воде. Но в период весеннего максимума, иногда в марте—апреле или в мае, темп деления в фильтрованной воде почти не уступал темпу деления в питательном растворе, а в некоторых опытах был и выше последнего. Такая же картина наблюдается и в ноябре—декабре (табл. 3).

Таблица 3.

Средний темп деления *Chaetoceros socialis* f. *vernalis* и f. *autumnalis* в питательном растворе и фильтрованной морской воде

(в часах)

Месяцы	1952		1953		1954	
	Питат. раствор	Фильтров. морская вода	Питат. раствор	Фильтров. морская вода	Питат. раствор	Фильтров. морская вода
Март . .	54	38	—	—	—	—
Апрель .	—	—	11	12	—	—
Май . .	17	13	—	—	—	—
Июнь . .	—	—	20	16	—	—
Ноябрь .	—	—	—	—	23	26
Декабрь	31	32	36	33	—	—

Понижение темпа деления в естественных условиях в зимний период, когда содержание биогенных элементов относительно весны более высокое, позволяет предположить, что в случае, анализируемом в табл. 3, лимитирующим фактором является недостаточная интенсивность света.

SCELETONEMA COSTATUM (Grev) Cl так же, как и *Chaetoceros socialis*, относится к широко распространенным формам фитопланктона Черного моря. Развитие ее, главным образом, происходит в прибрежной полосе, заливах и бухтах.

В планктоне Севастопольской бухты *Skeletonema costatum* является одной из наиболее массовых весенних диатомей. Встречается она здесь с октября по май включительно. Однако осенне-зимнее ее развитие в бухте бывает незначительно, и только начиная с февраля численность быстро возрастает, достигая в марте—апреле своего максимума—до 15—20 миллионов клеток в литре. Но такое интенсивное развитие *Skeletonema costatum* продолжается недолго, и обычно в конце мая — в начале июня количество ее заметно снижается. В летнее время года она в планктоне бухты почти не встречается. Лишь иногда при активной вегетации весной задерживается до июня—июля. В некоторые годы и осенью *Skeletonema costatum* в планктоне бухты не развивается, впервые появляясь только ранней весной.

В условиях культур наблюдения над *Skeletonema costatum* проводились в течение трех лет — 1952—1954 гг. Результаты наблюдений показывают, что *Skeletonema costatum* в культуре развивалась успешно, но темп деления ее клеток на протяжении года заметно отличался (табл. 4).

Таблица 4.

Темп деления *Skeletonema costatum* в питательном растворе („Erdschreiber“, 1952—1953 гг., Allen—Nelson, 1954 г.)

(в часах)

Месяцы	1952				1953				1954			
	Мак-сим.	Ми-ним.	Сред-ний	Чи-сло набл.	Мак-сим.	Ми-ним.	Сред-ний	Чи-сло набл.	Мак-сим.	Ми-ним.	Сред-ний	Чи-сло набл.
Январь . .	—	—	—	—	20	24	21	13	20	55	34	19
Февраль . .	18	24	22	16	18	23	21	16	12	36	23	19
Март . . .	11	29	17	19	6	18	16	19	11	24	18	19
Апрель . .	8	15	11	19	3	32	10	12	13	23	16	19
Май	4	16	10	15	9	15	13	16	5	9	7	19
Июнь . . .	6	16	11	16	0	0	0	9	9	24	16	16
Июль . . .	10	12	11	13	0	0	0	12	0	0	0	13
Август . .	0	10	0	12	0	0	0	9	0	0	0	15
Сентябрь .	0	0	0	12	0	0	0	12	0	0	0	12
Октябрь . .	16	32	23	16	—	—	—	—	—	—	—	—
Ноябрь . .	21	56	36	19	24	28	25	13	×	×	×	—
Декабрь . .	8	27	18	16	20	26	23	16	×	×	×	—

Максимальный темп деления в море весной и в начале лета, минимальный — поздней осенью и зимой. Период максимума развития у *Skeletonema costatum* в культуре по сравнению с морем более продолжителен, клетки интенсивно развиваются в течение 3—4, а иногда и 5 месяцев (с февраля по июнь). В период максимума клетки делились через 3—13, в среднем 7—18 часов. Минимальный темп деления наблюдается осенью и зимой. Обычно период минимального деления всегда несколько короче максимального и продолжается 2—3 меся-

ца. Минимальный темп деления был отмечен в ноябре 1952 года и в январе 1954 г., когда клетки делились через 55—56 часов, т. е. 1 раз в 2,5 дня. С июня по октябрь *Skeletonema costatum* в культуре совсем не развивалась и, несмотря на многие наши попытки сохранить ее до осени, отмирала. Лишь один раз — в июле 1952 года наблюдалось интенсивное развитие ее в культуре, когда в планктоне бухты она почти полностью отсутствовала. В продолжение трех лет в апреле—мае, т. е. в период максимального развития, *Skeletonema costatum* делилась всегда с огромной скоростью — через 3—5 часов, т. е. 4,8—8 раз в сутки. Часто можно было наблюдать, как в одной цепочке, состоявшей из 18—20 клеток, в течение суток численность увеличивалась до 4500—5000 клеток. В этом отношении *Skeletonema costatum* не имеет себе равных среди многих планктонных диатомовых водорослей, которые нам удалось выращивать в культурах. В смешанных культурах во время максимума *Skeletonema costatum* всегда почти делилась с такой же скоростью, как и в монокультурах и, как отмечалось уже выше, угнетающе действовала на многие водоросли, развивающиеся одновременно с ней. Клетки *Chaetoceros socialis* f. *vernalis*, *Chaetoceros curvisetus*, *Cerataulina Bergonii*, *Thalassionema nitzschioides*, *Chaetoceros danicus* и другие в присутствии *Skeletonema* делились слабо, а некоторые из них вскоре отмирали. В это же время в монокультурах они развивались более интенсивно и чувствовали себя хорошо. При наблюдениях за развитием *Skeletonema costatum* в питательном растворе и фильтрованной морской воде выяснилось, что весной, особенно в период максимума развития, клетки обладают почти одинаковой скоростью деления, а в некоторые месяцы (февраль—июнь) средний темп деления в фильтрованной морской воде выше, чем в питательном растворе (таб. 5).

Таблица 5

Средний темп деления *Skeletonema costatum* в питательном растворе и фильтрованной морской воде

(в часах)

Месяцы	1952		1953		1954	
	Питат. раствор	Фильтров. морская вода	Питат. раствор	Фильтров. морская вода	Питат. раствор	Фильтров. морская вода
Февраль	22	25	21	28	23	35
Март . .	17	21	16	19	18	19
Апрель . .	11	11	10	11	15	16
Май . .	10	6	13	30	7	8
Июнь . .	11	14	—	—	16	30

Осенью и зимой темп деления клеток *Skeletonema costatum* в питательном растворе всегда был несколько выше, чем в фильтрованной морской воде.

Если сравнить годовые изменения темпа деления клеток *Skeletonema costatum* в культурах, то обнаруживается однотипный характер развития ее в течение трех лет (рис. 3). В годовом изменении темпа деления *Skeletonema costatum* в культуре так же, как и в море, наблюдается весенний, резко выраженный максимум. Зимой в декабре 1952—1953 гг. намечается тенденция к очень небольшому увеличению (рис. 3). В 1954 году осенью наблюдения в культуре не проводились, так как *Skeletonema costatum* в планктоне бухты не развивалась.

Как следует из рис. 3, *Skeletonema costatum* в условиях культур весной 1954 года развивалась более интенсивно, чем весной 1952—1953 гг. В 1954 году — во время максимума, в среднем одно деление происходило через 7 часов, в то время как в 1952—1953 гг. — через 10 часов.

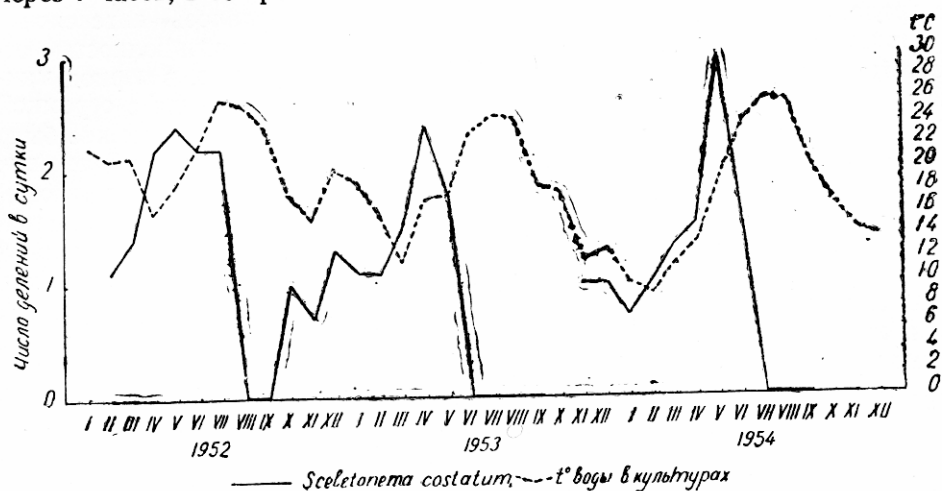


Рис. 3. Скорость деления *Skeletonema costatum* в культурах.

Следует также отметить, что в 1954 г. в Севастопольской бухте наблюдалась максимальная численность *Skeletonema costatum* по сравнению с 1952—1953 годами. Интенсивному развитию *Skeletonema costatum* в море в ранневесенний период 1954 года предшествовала холодная суровая зима с понижением температуры в феврале до 2—3° вместо 7—9°, наблюдавшихся в это время в предыдущие годы.

В отличие от прошлых лет в 1954 году наблюдалась несогласованность в годовом цикле развития *Skeletonema costatum* в бухте по сравнению с колебаниями в темпе деления ее в культурах. В бухте в 1954 году максимум развития *Skeletonema costatum* отмечался ранней весной в феврале—марте, а в культурах в мае. Можно предположить, что в данном случае такое большое расхождение в сроках интенсивного развития водорослей в море и максимального темпа деления клеток в культурах вызвано тем, что, несмотря на большую численность *Skeletonema costatum* в море (21 млн. клеток в литре), темп деления ее клеток в этот период в силу каких-то причин еще не достигал своего максимума.

Возможно, что низкие температуры моря оказали свое влияние, неблагоприятно отразившись на темпе деления клеток. Со второй половины февраля до апреля количество *Skeletonema costatum* в бухте колебалось сравнительно в небольших пределах. Постепенное увеличение численности клеток водорослей, обычно наблюдаемое во время цветения, в данном случае почти отсутствовало.

Клетки *Skeletonema costatum*, перенесенные в феврале — марте из моря в лабораторные условия, не показали в культурах максимальной скорости деления, несмотря на их огромную численность в море и идентичные с прошлыми годами условия в лаборатории. В январе темп деления в среднем происходил через 34 часа, в феврале через 23. В мае клетки в среднем делились через 7 часов, а максимальный темп их деления в это время наблюдался через 5 часов. В это время количество *Skeletonema*

costatum в море было невелико, их насчитывалось всего 1.000.000 клеток в литре.

Н. П. Бессемяновой (1957) также было установлено, что интенсивность фотосинтеза у *Skeletonema costatum* в начале января 1954 года была ниже компенсационной, в конце января она равнялась нулю. В феврале—мае наблюдалось повышение интенсивности. В мае величина фотосинтеза была наибольшей и в июне несколько снизилась. Низкий темп деления клеток в феврале—марте и высокий в мае позволяет считать, что отмеченное в бухте отсутствие нарастания максимума обусловлено низким темпом деления клеток, а не выеданием их зоопланктонными организмами. По-видимому, в начале развития в море темп деления клеток *Skeletonema costatum* был высок, следствием чего и явилась такая большая биомасса. Но позднее по какой-то причине интенсивность развития *Skeletonema costatum* приостановилась, и взятые в таком состоянии клетки и в культуре не дали высокого темпа деления.

Из этого примера видно, какое большое значение имеет исходное состояние клеток при их культивировании.

Большие колебания в интенсивности развития водорослей в бухте, т. е. в естественных условиях, могут быть объяснены целым рядом причин: напряженностью солнечного света, температурным режимом, количеством биогенных элементов и биотическими взаимоотношениями. В условиях культур некоторые из этих факторов отпадают. В монокультурах водоросли, выращенные в питательном растворе, не испытывают влияния биотических взаимоотношений и недостатка биогенных элементов. Последние имеются всегда в большом избытке. Поэтому с большим основанием можно предположить, что летом развитие водорослей в культурах угнетается сезонными изменениями фото- и терморегима, а также изменениями, происходящими в самой клетке. Известно, что оптимальные условия для многих диатомовых приходятся на весеннее и осеннее время года, т. е. на период умеренной и пониженной инсоляции и невысоких температур.

Исчезновение некоторых весенних диатомовых в летнее время года и перемещение из верхних слоев в нижние принято объяснять, помимо истощения поверхностных слоев питательными солями, отрицательной ролью света — губительным действием летнего солнца и повышением температуры воды в верхних горизонтах (Зернов, 1904; Jenkin, 1937; Grun, Lilick и др.). Однако в Севастопольской бухте летом обычно отсутствует температурное расслоение воды. Ветры, течения, бризы способствуют быстрому перемешиванию всех слоев даже в летнее штилевое время года. Из этого можно заключить, что неравномерное количественное распределение водорослей не всегда можно объяснить влиянием температурных условий (Морозова-Водяницкая, 1948).

В наших опытах *Skeletonema costatum* также проявила большую способность развиваться в условиях высоких температур. Максимальное развитие ее весной в бухте обычно отмечается при температуре 5—11°, а в культурах она во время своего максимума успешно развивалась при температуре 17—19°, т. е. значительно более высокой. Отмирание *Skeletonema costatum* летом в культуре наблюдается при температуре 20—22°, но это, видимо, еще не является пределом ее нормального существования, так как интенсивное развитие ее в июле 1952 года в культуре происходило при более высокой температуре — 26,4°.

Брааруд (Braarud, 1937) также отметил способность *Skeletonema costatum* прекрасно развиваться в лаборатории при температуре 20—25°.

Опыты, проведенные в лаборатории с целью выяснения влияния повышенной интенсивности света в летнее (VI) время года на культуры *Skeletonema costatum*, показали, что скорость деления клеток в освещенных нормальным дневным светом культурах всегда была несколько выше, чем в слегка затененных культурах (табл. 6).

Таблица 6.

Средний темп деления *Skeletonema costatum* при различных условиях освещения (1953—1954 гг.)

(в часах)

Характер освещения	1953		1954	
	14—20/V	20—29/V	7—12/VI	18/VI—23/VI
Дневное освещение .	13	7	12	22
Затененные	15	8	15	26

Затенение ниже 50% дневного освещения более резко снижало скорость деления клеток.

Результаты предварительных опытов позволяют высказать предположение, что, по-видимому, угнетенное состояние и отмирание некоторых ридов диатомовых водорослей, в частности *Skeletonema costatum*, в культурах в летнее время года не связано с увеличивающейся интенсивностью освещения.

Основываясь на многочисленных наблюдениях, проведенных с диатомовыми водорослями в культурах, с большой уверенностью приходим к заключению, что наряду со многими другими факторами, определяющими годовой цикл жизни водорослей и их сезонное и вертикальное распределение, большую роль играет физиологическое состояние клетки. Увеличивающаяся во время максимума развития скорость деления водорослей, как известно, влечет за собой измельчание клеток, когда большая часть из них становится неспособной к дальнейшему размножению, несмотря на все, как будто, имеющиеся для этого условия. Может быть, это явление служит одним из основных факторов, способствующих подавлению развития водорослей в культурах, а иногда и отмирание летом, после весенней вспышки. Это заключение хорошо согласуется с выводами Райли (цитировано по Харвею), который считает, что прекращение вспышки диатомовых является следствием старения клеток. Обычно в море это явление несколько затухивается другими факторами и в первую очередь биотическими взаимоотношениями между фито- и зоопланктоном (и в том числе выеданием). Но в монокультурах отчетливо можно проследить, что иногда развитие водорослей внезапно обрывается на довольно высоком темпе деления клеток (рис. 3).

Сравнивая полученные нами показатели максимального темпа деления с данными других авторов, следует отметить, что наблюдавшиеся в наших опытах максимальные числа (4,8—8) делений в сутки оказываются высокими по сравнению с полученными в лабораторных условиях другими авторами. Так, в опытах Брааруда (Braarud, 1937) при непрерывном искусственном освещении от 800 до 1500 люксов были отмечены максимальные величины для *Skeletonema costatum* 1,2 деления в сутки.

Из экспериментальных исследований Петерсона, Гросса и Кочи (Pettersson, Gross и Косзу, 1930) следует, что при развитии

Skeletonema costatum в искусственном бассейне последняя дала обильный рост. Число введенных в бассейн клеток *Skeletonema costatum* возросло в течение 21 суток от 43 до 3120 миллионов.

Эти величины, конечно, еще не дают полного представления о возможной максимальной скорости деления клеток *Skeletonema costatum*. К сожалению, сравнение полученных нами результатов с данными других исследователей не всегда возможно. Обычно во многих опытах искусственные условия в культурах усугубляются рядом привнесенных факторов, как-то: непрерывное, несвойственное организму освещение в течение многих дней; искусственное снижение или повышение температуры воды, несвойственное для данного периода развития клетки в море; отсутствие при вычислении темпа деления учета физиологического состояния самой клетки при переводе ее в культуру. Так, например, максимальный темп деления клеток в естественных условиях не совпадает с периодом опыта, следствием чего является заниженный темп деления. Вполне вероятно также, что в опытах Брауруда и других исследователей замедление темпов развития клеток в культурах явилось следствием перенаселения культур. В наших опытах мы избегали перенаселения, и поэтому условия были более близкие к естественным. Большое значение имеет также и продолжительность опыта в разные сезоны года. Весной и осенью, во время максимального развития быстро делящихся форм, длительность опыта не должна превышать 5—7 дней. При более продолжительном опыте (10—15 дней) значительно снижается средняя скорость деления клеток, и полученный результат не будет соответствовать истинной величине скорости деления. Зимой при более замедленном темпе деления, наоборот, удлинение времени опыта может способствовать выявлению максимальной возможности развития водорослей.

LEPTOCYLINDRUS DANICUS Cl. в планктоне Севастопольской бухты появляется на смену весенним массовым диатомеям в мае—июле. Так же, как и рассмотренные выше диатомовые водоросли, *Leptocylindrus danicus* относится к неретическим, широко распространенным формам фитопланктона Черного моря.

В Севастопольской бухте ее массовое развитие наблюдается преимущественно в августе—сентябре. По окончании «цветения» количество *Leptocylindrus danicus* постепенно снижается, а поздней осенью — зимой полностью исчезает из состава планктона до следующего лета. Интенсивное развитие этой формы наблюдается не каждый год. В разные годы продолжительность жизни и сроки максимального развития не одинаковы. По численности *Leptocylindrus danicus* несколько уступает весенним сезонным диатомеям — *Skeletonema costatum* и *Chaetoceros socialis* f. *vernalis*, но в летне—осеннем планктоне она является одной из руководящих форм. Максимальное ее количество достигает 12 миллионов клеток в литре воды.

В культурах развитие *Leptocylindrus danicus* наблюдалось в течение двух лет (1952—1953) с июля по январь. В 1954 году не удалось провести систематических наблюдений в связи с тем, что *Leptocylindrus danicus* появился в планктоне бухты поздно — в конце июля, а дальнейшее его развитие было задержано и подавлено необычайно бурно развившейся в это время *Cerataulina Bergonii*. Поэтому в 1954 году были проведены только кратковременные наблюдения в августе и ноябре. На примере позднего появления в 1954 году в бухте *Leptocylindrus danicus* еще раз можно подчеркнуть высказанное нами ранее предположение об огромной роли биотических взаимоотношений отдельных форм, которые нередко

являются причиной необычайного расцвета в некоторые годы тех или иных фитопланктонных организмов или, наоборот, полного исчезновения их из состава планктона.

В течение двух лет наблюдений *Leptocylindrus danicus*, как и многие диатомовые водоросли, успешно развивался в культуре (табл. 7).

Табл. 7.

Темп деления *Leptocylindrus danicus* в питательном растворе
(Erdschreiber, 1952—1953 гг., Allen—Nelson, 1954 г.)

(в часах)

Месяцы	1952				1953				1954			
	Мак-сим.	Ми-ним.	Сре-дний	Из числа набл.	Мак-сим.	Ми-ним.	Сре-дний	Из числа набл.	Мак-сим.	Ми-ним.	Сре-дний	Из числа набл.
Январь . . .	—	—	—	—	30	53	39	9	0	0	0	12
Февраль . . .	×	×	×	—	×	×	×	—	×	×	×	—
Март . . .	×	×	×	—	×	×	×	—	×	×	×	—
Апрель . . .	×	×	×	—	×	×	×	—	×	×	×	—
Май . . .	×	×	×	—	×	×	×	—	×	×	×	—
Июнь . . .	17	21	20	8	×	×	×	—	×	×	×	—
Июль . . .	17	20	18	13	22	36	28	19	×	×	×	—
Август . . .	11	21	17	11	13	32	21	19	24	30	27	13
Сентябрь . . .	11	24	19	21	11	27	18	12	×	×	×	—
Октябрь . . .	17	24	22	17	16	24	21	15	×	×	×	—
Ноябрь . . .	26	30	28	15	24	32	29	12	34	65	48	15
Декабрь . . .	30	44	38	10	30	50	39	9	0	0	0	12

Сравнение сезонного цикла развития *Leptocylindrus danicus* в бухте и колебания темпа деления клеток в культуре показывают, что в условиях культур и в море ход количественного развития идет параллельно. При сравнении развития *Leptocylindrus danicus* в культурах в 1952 и 1953 году выявляется, что 1952 год был более благоприятным для развития *Leptocylindrus danicus*, чем 1953. В 1952 году (как следует из рис. 4 и таблицы 7) продолжительность развития *Leptocylindrus danicus* отмечалась на месяц дольше, чем в 1953, и средний темп деления клеток во время максимума был несколько выше. В 1952 году средний темп деления колебался в пределах 1—1,4, а в 1953 году 0,8—1,3 деления в сутки.

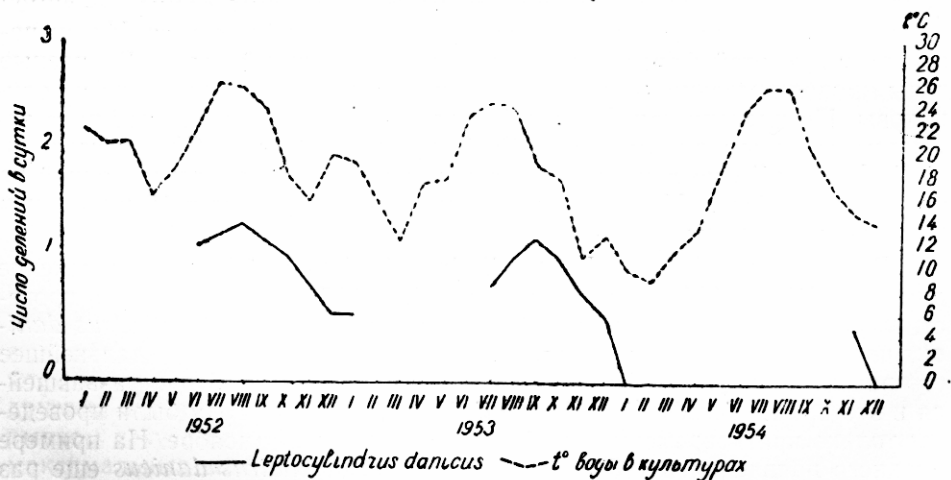


Рис. 4. Скорость деления *Leptocylindrus danicus* в культурах.

Сравнение этих данных с наблюдениями 1954 г. не представляется возможным, так как наблюдения этого года из-за отсутствия *Leptocylindrus danicus* в планктоне ограничивались только двумя месяцами. Однако следует отметить, что осенью 1954 года имел место самый минимальный за все годы темп деления клеток. В ноябре клетки делились через 65 часов, в среднем 48 часов и в декабре отмирали. В предыдущие же годы скорость деления клеток в ноябре происходила в среднем через 28—29 часов, и в декабре интенсивное деление еще продолжалось.

Вызвано ли было падение темпа деления клеток *Leptocylindrus danicus* в 1954 году случайностью или это находилось в связи с необычайно бурным развитием в эти годы *Cerataulina Bergonii* и подавлением «цветения» *Leptocylindrus danicus*, сказать трудно.

В смешанных культурах наблюдались случаи подавления развития *Leptocylindrus danicus* появившимися в большом количестве диатомеями *Chaetoceros socialis* f. *autumnalis* и *Chaetoceros curvisetus*. В то же время *Leptocylindrus danicus* успешно развивался в смешанных культурах совместно с перидиниевыми и некоторыми диатомовыми водорослями — *Coscinodiscus* sp. *Thalassionema nitzschioides* и другими. Интенсивное развитие *Leptocylindrus danicus* в смешанных культурах происходит также и в присутствии *Cerataulina Bergonii*, но при условии, что последняя представлена в небольшом количестве.

В параллельных опытах с фильтрованной морской водой темп деления клеток у *Leptocylindrus danicus* всегда был несколько ниже, чем в питательном растворе. Таким образом, эта диатомея отличается от описанных выше *Skeletonema costatum* и *Chaetoceros socialis*, которые и в фильтрованной морской воде во время максимума и зимнего замедленного роста размножались почти с такой же скоростью, как и в питательном растворе (табл. 8).

Таблица 8.

Средний темп деления *Leptocylindrus danicus* в питательном растворе и фильтрованной морской воде (1953 г.)

(в часах)

Месяцы	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Питательный раствор . . .	28	21	18	21	29	39
Фильтрованная морская вода	45	39	49	38	39	47

Характерным моментом развития *Leptocylindrus danicus* в культурах, в противоположность весенним формам, является еще и то, что темп деления его клеток в период летнего появления значительно выше, чем в период зимнего отмирания (рис. 4). Лето, казалось бы, является наиболее благоприятным временем года только для одной группы водорослей — динофлагеллят. Однако наши наблюдения в культуре показали, что у большей группы диатомовых водорослей развитие в летний период времени проходило более интенсивно, чем в поздневесенний и зимний. Как отмечалось уже выше, *Chaetoceros socialis* f. *vernalis* и *Skeletonema costatum* летом, заканчивая «цветение» и отмирая, обладают более высоким темпом деления клеток, чем весной в начале их развития. Также и летне-осенние формы *Chaetoceros socialis* f. *autumnalis*, *Chaetoceros curvisetus* и другие в начале своего развития поздним летом и ранней осенью делятся более интенсивно, чем поздней осенью и зимой. Опыты, проведенные

по выращиванию клеток *Leptocylindrus danicus* поздней осенью и зимой при добавочном освещении, подтверждают высказанное нами предположение (табл. 9).

Таблица 9.
Средний темп деления *Leptocylindrus danicus*
в различных условиях освещения (1953 г.)
(в часах)

Месяцы	Ноябрь	Декабрь
Дневное освещение	32	40
Дневное+добавочный свет (лампа 150 w)	20	25

Как следует из таблицы, темп деления клеток *Leptocylindrus danicus* при добавочном освещении значительно выше, чем при обычном дневном.

В опытах при полном круглосуточном затенении в VIII—IX месяце клетки *Leptocylindrus danicus* переставали делиться в первый же день и на 3—5-й день отмирали.

Очевидно, зимние условия, а именно недостаток света и укороченность дня являются более подавляющим фактором в развитии некоторых фитопланктонных организмов, чем условия интенсивного освещения летом.

CHAETOCEROS CURVISETUS Cl относится к числу широко распространенных и массовых форм фитопланктона в Черном море. Как известно, *Chaetoceros curvisetus* является резко выраженной неретической формой, приуроченной, главным образом, к бухтам и заливам и в несколько меньшем количестве к прибрежным районам открытого моря. Вдали от берегов, в открытых частях моря она встречается редко и в малом количестве.

В планктоне Севастопольской бухты *Chaetoceros curvisetus* присутствует почти круглый год, но массовое развитие ее приурочено к осенне-зимне-весеннему времени года, тогда как в летние месяцы (в июле—августе) она встречается единично и не каждый год.

Появление *Chaetoceros curvisetus* в значительных количествах в планктоне Севастопольской бухты наблюдается обычно в сентябре, реже в конце августа. Резкое уменьшение численности, почти до полного исчезновения вегетирующих колоний («цепочек»), отмечается, как правило, в конце июня—июле.

В количественном развитии *Chaetoceros curvisetus* наблюдаются два максимума: весенний и осенний. Более значительную роль в планктоне *Chaetoceros curvisetus* играет осенью, входя в состав руководящих форм. Численность его в течение года колеблется в пределах от десятков до сотен тысяч клеток в литре. Однако в период осеннего максимума в некоторые годы ее насчитывалось свыше миллиона клеток в одном литре воды.

В условиях культуры *Chaetoceros curvisetus* более или менее успешно развивается в течение всего года. Исключением являлись два летних месяца — июль и август: в эти месяцы не удалось добыть в море исходный материал для новых культур, а наши постоянные культуры к тому времени отмирали.

По наблюдениям в культурах темп деления клеток на протяжении года очень сильно колеблется. Максимальный темп деления клеток приходится на весну и осень, минимальный на лето и зиму (таблица 10).

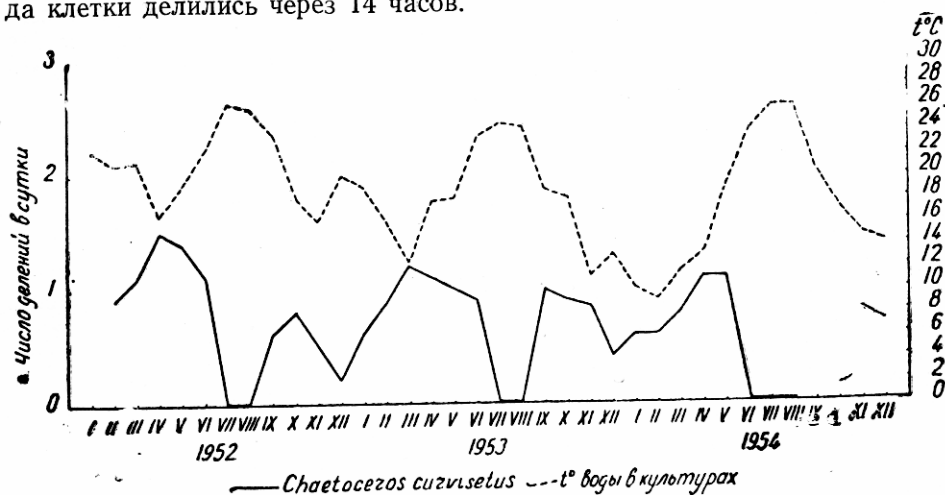
Таблица 10.

Темп деления *Chaetoceros curvisetus* в питательном растворе
(„Erdschreiber“, 1952—1953 гг., Allen—Nelson (1954 г.)

(в часах)

Месяцы	1952				1953				1954			
	Мак-сим.	Ми-ним.	Сре-дний	Из числ. набл.	Мак-сим.	Ми-ним.	Сре-дний	Из числ. набл.	Мак-сим.	Ми-ним.	Сре-дний	Из числ. набл.
Январь . . .	—	—	—	—	22	86	41	13	32	48	40	16
Февраль . . .	24	27	26	16	26	30	28	16	30	60	39	10
Март . . .	19	26	21	15	15	27	20	19	27	32	29	8
Апрель . . .	14	17	16	18	16	29	22	21	19	29	21	16
Май . . .	14	21	17	14	18	27	24	24	18	26	22	16
Июнь . . .	19	25	22	12	24	32	27	16	0	0	0	9
Июль . . .	0	0	0	10	0	0	0	9	0	0	0	12
Август . . .	0	0	0	12	0	0	0	10	0	0	0	12
Сентябрь . .	27	38	39	18	24	27	25	13	—	—	—	—
Октябрь . . .	30	34	31	12	21	32	27	12	—	—	—	—
Ноябрь . . .	42	102	52	12	25	31	28	12	24	36	30	9
Декабрь . . .	72	240	102	8	50	78	63	10	30	48	33	12

В июле и августе деление клеток происходит настолько медленно, что культуры не развиваются и вегетативные клетки постепенно отмирают. В зимние месяцы *Chaetoceros curvisetus* в культурах развивался, но при более медленном темпе деления клеток. В ноябре 1952 года клетки делились в среднем через 52 часа, а в декабре через 102 часа. Интенсивность деления клеток *Chaetoceros curvisetus* заметно повышается всегда в январе и в последующие весенние месяцы. Наиболее быстрый темп деления клеток *Chaetoceros curvisetus* наблюдался в апреле—мае 1952 года, когда клетки делились через 14 часов.

Рис. 5. Скорость деления *Chaetoceros curvisetus* в культурах.

Развитие *Chaetoceros curvisetus* в условиях культур весной 1952 года было более благоприятным, чем весной 1953 и 1954 гг. (рис. 5). Осеннее же развитие *Chaetoceros curvisetus* в культурах 1953 и 1954 гг. проходило более интенсивно, чем в 1952 году. Так, в сентябре — ноябре

1953 г. деление клеток происходило через 24—27 часов, в ноябре 1954 года каждые 30 часов, а в сентябре — ноябре 1952 года только через 31—52 часа. Сравнивая весенний максимальный темп деления клеток с осенним, находим, что весенний максимальный темп деления за все годы несколько превышает осенний. Весной клетки делились через 14—27 часов, а осенью через 21—42 часа.

Сравнение развития *Chaetoceros curvisetus* в питательном растворе и в фильтрованной морской воде указывает, что скорость деления в питательном растворе, как правило, всегда была выше, но в отдельные зимне-весенние месяцы 1952—1953 года она уравнивалась со скоростью деления клеток в фильтрованной морской воде и даже в некоторых случаях была выше в фильтрованной воде (табл. 11).

Таблица 11.

Средний темп деления *Chaetoceros curvisetus* в питательном растворе и в фильтрованной морской воде (1952—1953 гг.)
(в часах)

Месяцы	1952		1953	
	Питательный раствор	Фильтров. м/вода	Питательный раствор	Фильтров. м/вода
Январь .	—	—	41	35
Февраль .	26	27	28	30
Апрель .	17	19	20	19
Ноябрь .	52	35	—	—

При сопоставлении годового цикла развития *Chaetoceros curvisetus* в Севастопольской бухте с годовым колебанием темпа деления клеток в культурах обнаруживается, что в условиях культур *Chaetoceros curvisetus* отражает годовой ход количественного развития того же вида в море. Периоды весеннего и осеннего повышения интенсивности вегетативного деления клеток в культурах совпадают с периодами повышенного их развития в море. Также периоды летнего и зимнего замедленного темпа деления клеток в культуре совпадают с периодом количественного оскудения и почти полного исчезновения их в планктоне моря. Некоторая несогласованность наблюдается только в отношении одновременности периодов наибольшего количественного развития фитопланктона в море и наибольшего темпа деления клеток в условиях культур: в море в районе Севастополя максимум количественного развития приходится на осень, а в условиях культур на весну. Можно полагать, что некоторое подавление развития *Chaetoceros curvisetus* в море весной происходит за счет менее благоприятных в это время биотических взаимоотношений отдельных компонентов фитопланктона по сравнению с осенью. Осенью *Chaetoceros curvisetus*, как было указано выше, занимает одно из руководящих мест в планктоне, весной же руководящая роль в планктоне в районе Севастополя принадлежит мелкоклеточным, более быстро размножающимся формам диатомовых водорослей — *Skeletonema costatum*, *Chaetoceros socialis*. Весною *Skeletonema costatum* и *Chaetoceros socialis* в море насчитываются десятками миллионов, а *Chaetoceros curvisetus* только до миллиона клеток в литре. Массовое весеннее развитие двух первых форм, служащее причиной «цветения» моря в бухтах, заливах и у берегов открытого моря, возможно, и является причиной некоторого замедленного темпа

деления клеток *Chaetoceros curvisetus* в море сравнительно с их потенциальными возможностями, выявляющимися в весеннее время в монокультурах.

Опыты по содержанию планктонных водорослей в смешанных культурах показали, что *Chaetoceros curvisetus* относится безразлично к присутствию в культурах перидиниевых водорослей — *Prorocentrum micans*, *Exuviaella cordata* и некоторых диатомовых (*Coscinodiscus Granii*, *Cerataulina Bergonii*, *Leptocylindrus danicus*, *Thalassionema* и др.), мало отличающихся от него по темпу деления клеток. Резко отрицательное отношение *Chaetoceros curvisetus* отмечено к присутствию в смешанных культурах более быстро делящихся форм диатомей и особенно мелко-клеточных хеоперосов, отличающихся обильным выделением слизи.

Можно предположить, что в море в период массового развития той или иной формы водорослей, обусловливающей весной «цветение» (как например, *Skeletonema costatum*, *Chaetoceros socialis*), развитию других форм препятствуют продукты выделения, образующиеся в результате их жизнедеятельности.

Возможно, что оптимальное развитие у различных видов проходит при различном уровне содержания биогенных элементов в море. В этом факторе, может быть, следует видеть причину различной интенсивности развития у различных видов диатомовых в опытах с фильтрованной морской водой. В случаях *Chaetoceros socialis* f. *vernalis*, *Skeletonema costatum* и *Chaetoceros curvisetus*, эти виды в период максимального темпа деления развиваются столь же успешно в фильтрованной морской воде. В других случаях, как, например, у *Leptocylindrus danicus*, *Cerataulina Bergonii*, скорость деления во время максимума в фильтрованной воде заметно понижается по сравнению с питательным раствором. Но так как в культурах влияние биогенных элементов и биотических взаимоотношений уменьшается и даже отпадает, то наблюдаемое резкое понижение темпа деления или отмирание клеток *Chaetoceros curvisetus* в летнее время года можно было бы объяснить повышением температуры и высокой инсоляцией.

Однако опыты по культивированию *Chaetoceros curvisetus* в летнее время года в слегка затененных культурах не показали увеличения скорости роста, и клетки продолжали также плохо себя чувствовать, как и в культурах, выставленных на дневной свет.

Опыты по культивированию при дополнительном освещении показали, что *Chaetoceros curvisetus* в осенние месяцы несколько ускоряет темп деления клеток при облучении его в пасмурные дни электролампой — 150w (табл. 12).

Таблица 12.

Средний темп деления *Chaetoceros curvisetus* в различных условиях освещения 1952—1954 гг.

(в часах)

Характер освещения	1952		1953	1954	
	XI	XII	XII	XI	XII
Дневное освещение	50	110	65	35	38
Дневное освещение + добавочный свет (лампа 150 w)	26	84	32	28	32

При полном затенении, под черным не пропускающим света колпаком из темной бумаги клетки *Chaetoceros curvisetus* перестают делиться,

но в течение 5—6 дней сохраняют свое нормальное строение и нормальную окраску хроматофоров. Будучи помещены на свет после 5—6-дневного пребывания в темноте, *Chaetoceros curvisetus* продолжает нормально развиваться.

CERATAULINA BERGONII PERAD. В планктоне Севастопольской бухты *Cerataulina Bergonii* в отличие от сезонных диатомовых водорослей присутствует почти в продолжение всего года. За последние несколько лет наибольшее количественное развитие ее наблюдалось осенью, наименьшее летом и зимой. Весной в небольших количествах она встречалась только в сетяных пробах.

Максимальная численность *Cerataulina Bergonii* в бухте обычно не превышает 1—2 миллионов клеток в литре. Один раз в несколько лет, чаще осенью, она развивается более интенсивно, образуя даже небольшое «цветение». В 1954 году такая вспышка развития *Cerataulina Bergonii* наблюдалась в Севастопольской бухте в сентябре—октябре, когда численность ее доходила до 4,5 млн. клеток в литре.

В культурах *Cerataulina Bergonii* успешно развивалась почти в течение всего года, за исключением 1—2 месяцев, когда скорость деления у нее значительно снижалась, иногда вплоть до отмирания клеток. Максимальный темп деления в период наших наблюдений (1952—1954 гг.) приходится на осень и весну, минимальный — на лето и зиму. Во время максимума в сентябре и октябре клетки делились очень интенсивно, через 12—16 часов. Весенний максимум в марте—мае отмечался уже при более замедленном темпе деления — через 21—27 часов. Летом и зимой, по сравнению с весенним и осенним периодом, также всегда наблюдалось некоторое снижение темпа деления. Наиболее низкий темп деления (через 140 часов) отмечался в январе 1954 года (табл. 13).

Таблица 13.

Темп деления *Cerataulina Bergonii* в питательном растворе
(„Erdschreiber“, 1952—1953 гг. Allen—Nelson, 1954 г.)

(в часах)

Месяцы	1952				1953				1954			
	Мак-сим.	Ми-ним.	Сре-дний	Из числ. набл.	Мак-сим.	Ми-ним.	Сре-дний	Из числ. набл.	Мак-сим.	Ми-ним.	Сре-дний	Из числ. набл.
Январь . .	0	0	0	9	0	0	0	9	30	140	89	12
Февраль . .	22	36	29	19	34	48	39	16	40	48	45	13
Март . . .	24	34	28	16	25	28	26	13	27	48	33	19
Апрель . .	25	34	28	16	24	23	25	13	24	26	25	16
Май . . .	21	29	26	19	—	—	—	—	27	33	29	13
Июнь . . .	21	40	29	19	0	10	0	10	0	0	0	9
Июль . . .	30	40	36	16	28	38	33	13	0	0	0	12
Август . .	0	0	0	10	25	28	27	13	—	—	—	—
Сентябрь .	20	48	30	19	14	32	24	18	12	18	16	13
Октябрь . .	16	30	26	12	21	24	22	12	23	24	23	13
Ноябрь . .	27	36	34	13	24	40	28	6	25	34	32	10
Декабрь . .	0	0	0	13	27	48	39	9	24	37	35	12

В отличие от некоторых массовых диатомовых водорослей (*Chaetoceros socialis*, *Skeletonema costatum*, *Chaetoceros curvisetus*) темп деления клеток *Cerataulina Bergonii* на протяжении года колеблется менее значительно. Особенно наглядно это видно при сравнении величин среднего темпа деления клеток в течение 1952—1953 гг. В 1952 году средний темп деления клеток колебался в пределах 26—36 часов, в 1953 г.,

22—39 часов (табл. 13). Несмотря на то, что в эти годы осенний максимальный темп деления несколько превышал весенний, средний темп деления клеток был выражен почти одними величинами. Вследствие этого, как следует из рисунка 6, в течение года наблюдалось два почти однозначных максимума — весенний и осенний.

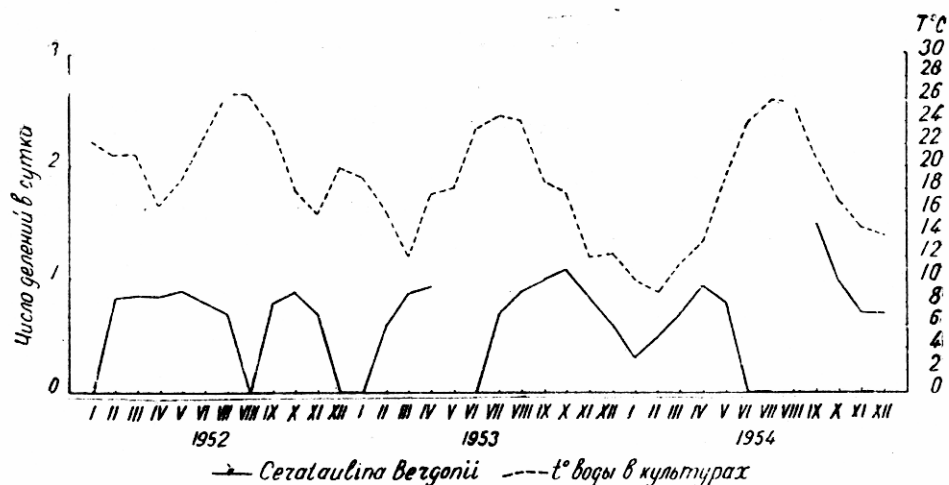


Рис. 6. Скорость деления *Cerataulina Bergonii* в культурах.

В 1954 году развитие *Cerataulina Bergonii* в культуре проходило иначе, чем в предыдущие годы. В зимний и ранневесенний периоды темп деления клеток был замедленным по сравнению с 1952—1953 гг., а осенью в сентябре — ускоренный. В январе, как отмечалось уже выше, клетки делились чрезвычайно медленно — в среднем через 89 часов. В сентябре во время максимума, наоборот, наблюдался самый интенсивный за все годы наблюдений темп деления клеток *Cerataulina Bergonii* — через 12 часов. В связи с этим осенний максимум в 1954 году несколько превышал весенний (рис. 6), и колебание среднего темпа деления клеток в течение года было значительно выше, чем в предыдущие годы. Прекращение деления клеток *Cerataulina Bergonii* зимой в культуре в отдельные годы (1952—1953), возможно, объясняется особо неблагоприятными для нее условиями в море, отразившимися на ее физиологическом состоянии, вследствие чего такие клетки в этот период оказались нежизнеспособными в культуре. Возможно, также на развитие неблагоприятно сказалась и пониженная интенсивность освещения в лаборатории. Последнее предположение до некоторой степени подтверждается нашими опытами по выращиванию культур при различных условиях освещения. В ноябре — декабре 1953 года и январе 1954 года чашки с культурами *Cerataulina Bergonii*, помимо дневного света, с 8 до 17 часов облучались электролампой 150 W. На это добавочное освещение *Cerataulina Bergonii* реагировала положительно, и темп деления ее клеток ускорялся (табл. 14).

В зимнее и ранневесеннее время сила солнечного света очень сильно варьирует. Ясные дни с хорошими условиями освещения для роста водорослей в культурах чередуются с пасмурными днями, в течение которых развитие замедляется. Возможно, что опыты по темпу деления клеток *Cerataulina Bergonii* в декабре 1952 и январе 1953 гг. совпадали с пасмурными днями и поэтому деление клеток почти прекращалось.

Таблица 14.
Средний темп деления *Cerataulina Bergonii*
при различных условиях освещения.
(в часах)

Характер освещения	1953		1954
	XI	XII	I
Дневное освещение	32	40	84
Дневное освещение + добавоч- ный свет (лампа 150 w) . .	24	31	45

При полном круглосуточном затемнении большинство видов планктонных водорослей перестают совсем делиться и вскоре отмирают. В частности, клетки *Cerataulina Bergonii* в темноте отмирают на 5—7-й день, и в первый день затенения у них приостанавливается деление клеток.

Помимо зимнего неблагоприятного времени, некоторое снижение темпа деления клеток *Cerataulina Bergonii* наблюдается и летом. Период времени, в течение которого *Cerataulina Bergonii* летом почти отсутствует в планктоне бухты и прекращает деление в культуре, в разные годы различен. Так, в 1952 году он продолжался только один месяц — август, в 1953—1954 гг. от 1 до 2 месяцев — июнь—июль.

Н. П. Бессемянова (1957) высказала предположение о возможном угнетении клеток *Cerataulina Bergonii* светом высокой интенсивности. Это согласуется с тем, что иногда в Севастопольской бухте у *Cerataulina Bergonii* наблюдалось в поздневесенние и летние месяцы перемещение основной биомассы из поверхностных слоев в придонные. Обращает на себя внимание и то, что в сетяных пробах летом обычно отмечается большое количество мертвых клеток.

Опыты, проведенные для подтверждения угнетающего действия света повышенной интенсивности на развитие *Cerataulina Bergonii*, не дали положительного результата. Надо полагать, что клетки, взятые в это время из моря, видимо, были в плохом состоянии и отмирали во всех вариантах опыта. Однако известно, что в отдельных случаях *Cerataulina Bergonii* максимально развивалась летом, достигая численности в конце июня до 2 млн. клеток в литре воды (Морозова-Водяницкая, 1948). В связи с этим необходимо отметить, что, по-видимому, помимо угнетающего действия света, на развитие *Cerataulina Bergonii* может влиять и ряд других факторов. Так, например, в культурах весной и осенью клетки *Cerataulina Bergonii* внезапно переставали делиться и отмирали. Все это происходило без каких-либо изменений внешних условий — света, температуры. Возможно, что в данном случае играет роль небольшое перенаселение культуры, которое, по-видимому, плохо переносится *Cerataulina Bergonii* в отличие от других диатомовых (*Skeletonema*, *Chaetoceros*). Возможно, что в этих условиях происходит какое-то внутреннее изменение в самих клетках — длинные цепочки распадаются на отдельные клетки, которые становятся нежизнеспособными, не поднимаются при встряхивании в верхний слой чашки.

Cerataulina Bergonii относится к крупным диатомовым водорослям, имеющим игольчатую форму и прочный кремневый панцирь. В культуре она обычно образует длинные цепочки по 50—100 клеток. В отличие от других диатомовых вся масса ее клеток обычно располагается на дне чашки. Во время переноса чашки или встряхивания, цепочки *Cerataulina Bergonii* поднимаются вверх и долго парят в толще воды. Чем больше

жизнеспособность клеток, тем быстрее они поднимаются и дольше находятся во взвешенном состоянии.

В фильтрованной морской воде *Cerataulina Bergonii* почти всегда развивалась при меньшей скорости деления, чем в питательном растворе, и только в ноябре 1952 года и в декабре 1953 года темп деления клеток в обоих растворах был близок. При сопоставлении годового колебания темпа деления клеток в культуре с количественным распределением *Cerataulina Bergonii* в естественных условиях в бухте обнаруживается, что осенью повышение темпа деления клеток в культуре совпадает с периодом наибольшего количественного развития *Cerataulina Bergonii* в бухте, а летом и зимой несколько замедленный темп деления — со значительным уменьшением численности. Некоторая несогласованность наблюдается только в отношении весны. Как было уже сказано, у *Cerataulina Bergonii* в культурах наблюдается два отчетливо выявленных максимума, причем осенний максимум (за исключением 1954 года) почти не превышает весенний. В открытом море в районе Севастополя максимальное количественное развитие приходится только на осеннее время. Такое несколько угнетенное развитие *Cerataulina Bergonii* в бухте весной, по-видимому, происходит в результате конкурентных отношений между отдельными видами водорослей. Весной в смешанных культурах *Cerataulina Bergonii* никогда не развивалась, несмотря на то, что все это время, хотя и в небольшом количестве, она присутствовала в планктоне бухты и хорошо развивалась в мнгокультурах. Осенью, начиная с сентября, она постоянно отмечалась в смешанных культурах, достигая максимума развития в октябре. *Cerataulina Bergonii* хорошо развивалась в смешанных культурах со многими осенними диатомеями — *Thalassionema nitzschioides*, *Leptocylindrus danicus*, *Chaetoceros curvisetus* и др. Несколько угнетает ее развитие появление в массе *Chaetoceros socialis* f. *autumnalis*.

THALASSIONEMA NITZSCHIOIDES Grun. Круглогодичная широко распространенная форма фитопланктона Черного моря. Развитие ее в основном происходит в бухтах и у берегов, но помимо этого она является еще постоянным компонентом фитопланктона открытого моря, где часто встречается на значительных глубинах (50—100 м).

В планктоне Севастопольской бухты *Thalassionema nitzschioides*, как и *Cerataulina Bergonii*, встречается на протяжении почти всего года. Максимум развития ее наблюдается весной и осенью. Зимой и летом численность несколько снижается. Летом, в июне — июле, *Thalassionema nitzschioides* зачастую отмечается единичными клетками только в сетяных сборах.

В количественном развитии *Thalassionema nitzschioides* значительно уступает всем вышеописанным диатомовым водорослям. Максимальная численность ее за время наблюдений 1952—1955 гг. не превышала 350.000 клеток в литре воды. Обычно же она встречается в значительно меньших количествах — от 10.000 до 50.000 клеток в литре.

В условиях культур наблюдения за развитием *Thalassionema nitzschioides* проводились в течение трех лет 1952—1954 гг. Максимальное развитие ее в культурах наблюдалось весной и осенью. В апреле — мае клетки делились через 19—27 часов, в сентябре — октябре через 19—24 часа (табл. 15).

Как следует из таблицы 15, в развитии *Thalassionema nitzschioides* наблюдается, как и у *Cerataulina Bergonii*, два в среднем почти однозначных максимума — весенний и осенний (рис. 7). В 1952 году весенний максимум несколько превышал осенний, весной клетки в среднем делились

через 21—22 часа, а осенью через 25—30 часов. В 1953—1954 году, наоборот, наблюдалось превышение осеннего максимума над весенним. Осенью деление происходило через 21—26 часов, весной через 24—28 часов.

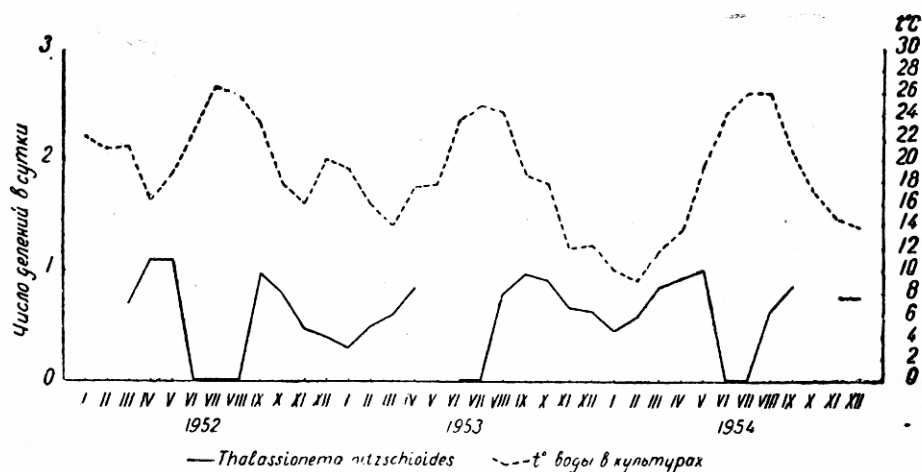
Таблица 15.

Темп деления *Thalassionema nitzschoides* в питательном растворе („Erdschreiber“, 1952—1953 гг., Allen—Nelson, 1954 г.)

(в часах)

Месяцы	1952				1953				1954			
	Мак-сим.	Ми-ним.	Сред-ний	Из числ. набл.	Мак-сим.	Ми-ним.	Сред-ний	Из числ. набл.	Мак-сим.	Ми-ним.	Сред-ний	Из числ. набл.
Январь . .	=	—	—	—	48	97	77	16	40	84	54	16
Февраль . .	—	—	—	—	36	53	46	16	24	62	41	19
Март . . .	25	40	33	13	36	52	43	12	26	32	28	12
Апрель . .	20	22	21	13	27	30	28	13	24	30	26	16
Май . . .	19	25	22	13	—	—	—	—	23	28	24	16
Июнь . . .	0	0	0	9	0	0	0	9	0	0	0	9
Июль . . .	0	0	0	6	0	0	0	9	0	0	0	12
Август . .	0	0	0	12	24	42	31	16	36	40	38	9
Сентябрь .	19	29	25	19	20	36	25	19	24	29	26	13
Октябрь . .	22	41	30	19	23	29	26	16	—	—	—	—
Ноябрь . .	32	64	43	18	27	46	36	19	30	38	32	16
Декабрь . .	57	90	62	16	31	49	33	19	27	37	32	16

Минимальный темп деления, не считая лета, наблюдался зимой в 1952—1953 гг. В декабре клетки делились в среднем через 62 часа, в январе через 77 часов. Но поздней осенью — зимой, в противоположность лету, несмотря даже на некоторое снижение темпа деления, клетки *Thalassionema nitzschoides* чувствовали себя хорошо и почти не отмирали.

Рис. 7. Скорость деления *Thalassionema nitzschoides* в культурах.

Как следует из таблицы 15 и рисунка 7, самым неблагоприятным временем для развития *Thalassionema nitzschoides* в культурах является лето. В июне, июле и отчасти в августе численность ее в планктоне бухты очень сильно снижалась. В это время клетки *Thalassionema nitzschoides*,

взятые из планктонных проб и перенесенные в лабораторию, в культурах не делились, и большая часть из них отмирала. В постоянных культурах, которые существовали с периода весеннего максимума развития, также отмечалось резкое падение темпа деления и отмирание культуры.

Угнетенное состояние *Thalassionema nitzschoides* в летнее время, по-видимому, связано либо с биологической цикличностью вида, либо с нарушением физиологического состояния клеток, вызванного изменениями во внешней среде. Возможно, что отклонения в физиологическом состоянии клеток в данном случае являлись следствием повышенной инсоляции и температуры. Последнее до некоторой степени подтверждается тем, что клетки *Thalassionema nitzschoides*, перенесенные летом в лабораторию, в сравнительно более благоприятные условия (питательный раствор), все же не дают хорошего роста.

В конце августа—сентября, при более интенсивном развитии *Thalassionema nitzschoides* в природных условиях, она начинала нормально развиваться также и в культурах (табл. 15).

Из всех изученных нами планктонных водорослей, в опытах при круглосуточном затенении наибольшую выживаемость в темноте обнаруживает *Thalassionema nitzschoides*. В 1953 г. в октябре—ноябре при полном затенении в течение более двух месяцев клетки ее сохраняли жизнедеятельность, причем в течение первых 18 дней делились через 72 часа. На протяжении двух месяцев темп деления постепенно замедлялся и снизился до 250 час., но полного отмирания клеток не наблюдалось.

Этим фактом, возможно, следует объяснить частую встречаемость в Черном море *Thalassionema nitzschoides* в толще 50—100 м. Последнее в свою очередь служит подтверждением выводов ряда авторов (Вепеске, 1900; Richter, 1906, 1909; Морозова-Водяницкая, 1957), что некоторые окрашенные водоросли могут существовать в теневой зоне, возможно, перестраиваясь на гетеротрофное питание.

Однако следует отметить, что в параллельно проведенных опытах (в период максимального развития) с искусственно повышенной интенсивностью света скорость деления *Thalassionema nitzschoides* заметно увеличивалась (табл. 16).

Таблица 16.

Средний темп деления *Thalassionema nitzschoides*
в различных условиях освещения (1953 г.)
(в часах)

Характер освещения	15—26/X	10—25/XI
Дневное освещение	41	48
Дневное + 150w электролампа	27	30

Способность *Thalassionema nitzschoides* развиваться также в темноте характеризует ее как форму со сравнительно широким диапазоном развития в различных световых условиях. Реакция на добавочное освещение и затенение лучше всего выражена в период максимального темпа деления (осень). Летом, как отмечалось, затенение не вызывало эффекта, и клетки отмирали.

Сравнение скоростей размножения в фильтрованной морской воде и в питательном растворе показало, что во всех случаях, когда проводились наблюдения, скорость размножения *Thalassionema nitzschoides* в питательном растворе была выше, чем в фильтрованной морской воде (табл. 17).

Таблица 17.

Средний темп деления *Thalassionema nitzschioides* в питательном растворе и фильтрованной морской воде (1953—1954 г.)

(в часах)

Год, месяцы	1953					1954			
	I	II	IV	IX	XI	II	IV	VIII	X
Питательный раствор	75	40	26	25	34	40	28	35	34
Фильтрованная морская вода	192	68	93	58	47	82	114	71	69

В смешанных культурах *Thalassionema nitzschioides* хорошо развивается со всеми диатомеями, кроме *Chaetoceros socialis* и *Skeletonema costatum*, когда у последних наблюдается сильный рост. В период же максимального развития *Thalassionema nitzschioides* она в свою очередь угнетает развитие всех остальных видов.

Во время работы с культурами *Thalassionema nitzschioides* выяснилось, что *Thalassionema nitzschioides* в противоположность другим рассмотренным видам может существовать как чисто планктонная и бентопланктонная форма. В первом случае отдельные клетки и цепочки парят в толще воды, во втором случае они прикрепляются очень сильно слизевой порой ко дну и стенкам сосуда. Прикрепление в этом случае настолько плотно, что даже сильный напор струи воды их не смывал. Парящие и прикрепленные формы обычно развивались одинаково и в большинстве случаев образовывали длинные цепочки.

Культуры немассовых диатомовых водорослей.

Помимо массовых форм, в Севастопольской бухте ежегодно развивается большая группа диатомовых водорослей, которые, в отличие от первых, встречаются сравнительно в небольших количествах и редко вызывают «цветение» моря. Среди них отмечаются круглогодичные и сезонные формы с очень коротким циклом развития.

Большинство из этих форм достигает своего наивысшего развития так же, как и массовые формы, при некоторых оптимальных для них условиях в то или другое время года. Из этой группы водорослей для наблюдения были выделены крупные диатомеи *Coscinodiscus Granii* Gougl, *Coscinodiscus Janischii* A. S., *Rhizosolenia alata* Brightv, *Rhizosolenia calcar-avis* Schaltze, *Ditylum Brightwellii* (West) Grun. Хотя все эти диатомеи в планктоне бухты очень немногочисленны и из-за своей формы и размеров почти не имеют кормового значения для зоопланктона (Петипа, 1957), тем не менее они представляют определенный интерес в связи с тем, что их биомасса играет заметную роль в круговороте веществ.

Из перечисленных выше диатомовых водорослей в планктоне Севастопольской бухты особенно большую роль играет род *Coscinodiscus*. Он представлен более чем 10 видами, которые, по данным качественных сетяных сборов, развиваются в течение всего года. Максимальное количество их отмечается ранней весной и осенью. В 1954 году по материалам суточных станций (Кондратьева, 1957) максимальное количество *Coscinodiscus* в феврале достигало до 20.000 клеток в литре морской воды, в апреле — 10.000, в июле — 6680, в сентябре — до 40.000 и в ноябре 350 клеток.

Длительному наблюдению в культуре подвергались только два вида: *Coscinodiscus Granii* Gough и *Coscinodiscus Janischii* A. S. Остальные *Coscinodiscus* не определялись до вида и культивировались кратковременно в течение 2—3 месяцев в периоды их максимального развития в море.

COSCINODISCUS GRANII Gough — обычно в планктоне Севастопольской бухты встречается почти круглый год в очень незначительном количестве. Летом и осенью его относительно больше, чем зимой и весной.

Систематические наблюдения по развитию *Coscinodiscus Granii* в культурах проводились в течение двух лет—1952 и 1953 гг. В последующие годы (1954—1955) опыты по темпу деления клеток ставились периодически, в основном во время наибольшего развития *Coscinodiscus Granii* в бухте.

По наблюдениям 1952 — 1953 гг. в культурах максимальный темп деления клеток приходится на летне-осеннее время. Клетки в этот период делились через 16—23 час. Минимальный темп деления отмечался зимой и ранней весной, когда деление клеток происходило через 80—105 часов. Самый минимальный темп деления отмечен в декабре 1953 года, когда клетки делились через 150 часов (табл. 18).

Таблица 18

Темп деления *Coscinodiscus Granii* в питательном растворе
(„Erdschreiber“, 1952—1953 гг., Allen—Nelson, 1954 г.)

Месяцы	1952				1953			
	Мак-сим.	Мини-малн.	Сред-ний	Из числа набл.	Мак-сим.	Мини-малн.	Сред-ний	Из числа набл.
Январь . . .	—	—	—	—	0	0	0	9
Февраль . . .	—	—	—	—	75	96	87	21
Март . . .	—	—	—	—	72	77	74	19
Апрель . . .	—	—	—	—	45	50	48	12
Май . . .	—	—	—	—	—	—	—	—
Июнь . . .	16	22	20	24	34	54	48	19
Июль . . .	20	26	22	19	30	49	42	18
Август . . .	24	29	26	20	23	26	25	15
Сентябрь . .	26	33	30	18	33	39	37	12
Октябрь . . .	30	40	36	15	48	54	52	9
Ноябрь . . .	33	42	39	19	52	105	62	12
Декабрь . . .	39	64	58	12	55	100	85	9

Как следует из таблицы 18, интенсивное развитие *Coscinodiscus Granii* в 1952 году продолжалось четыре летне-осенних месяца (с VI по IX), когда деления происходили в среднем через 20—30 часов. Начиная с октября, скорость деления постепенно замедлялась, и в декабре клетки делились уже через 58 часов.

В 1953 году развитие *Coscinodiscus Granii* в культуре проходило несколько иначе. Интенсивное деление клеток по-прежнему приходилось на летне-осеннее время (VIII—IX), но максимальный темп деления наблюдался в течение более короткого срока — одного месяца, а не четырех, как в 1952 году. Скорость деления по сравнению с 1952 г. была несколько замедлена. В июне—июле 1953 года клетки в среднем делились через 42—48 часов и в ноябре — декабре через 62—85 часов, а в 1952 летом через 20—22 часа и поздней осенью — зимой через 39—58 часов.

Наблюдения, проведенные в 1954—1955 гг., показали, что развитие *Coscinodiscus Granii* в культуре происходило с такой же закономерностью.

стью, что и в предыдущие годы. Максимальный темп деления наблюдался летом и осенью, минимальный — зимой и весной.

Однако сроки интенсивного развития и темп деления клеток в отдельные годы не всегда одинаковы. Например, в 1954 году максимальный темп деления наблюдался в августе—сентябре, когда клетки делились через 22—25 часов, а в 1955 году максимум деления отмечался в сентябре—октябре и был несколько ниже, чем в 1954 году (клетки делились через 29 часов). Кроме того, в 1954 году интенсивное деление клеток продолжалось еще в октябре и закончилось только в ноябре.

Отмечено, что обычно в постоянных культурах у *Coscinodiscus Granii* после интенсивного и продолжительного деления наблюдается период покоя, когда клетки почти совсем прекращают деление или делятся очень слабо. Через 1—1½ месяца, а иногда и раньше, деление снова возобновляется, и клетки чувствуют себя нормально. Такой период покоя в течение года наблюдался нами у *Coscinodiscus Granii* в зимнее, а иногда и ранневесеннее время и, возможно, объясняет тот факт, что клетки *Coscinodiscus Granii*, взятые в период зимнего и ранневесеннего времени года из моря, в культурах не развивались или же развивались минимально.

Опыты, проведенные в ноябре 1953 года и в декабре 1955 с добавочным освещением (электролампой 150—200w с 8 утра до 17 час. дня), показали, что *Coscinodiscus Granii* на добавочный свет реагирует отрицательно. Длительное пребывание клеток при ярком свете вызывало у них замедление темпа деления почти вдвое, плазмолиз и отмирание многих клеток. В то же время в культурах при полном затенении клетки *Coscinodiscus Granii* сохраняли жизнеспособность свыше одного месяца.

При наблюдениях в смешанных культурах выяснилось, что *Coscinodiscus Granii* прекрасно развивается совместно почти со всеми диатомовыми водорослями, сопутствующими ему летом и осенью, — именно, *Thalassionema nitzschioides*, *Leptocylinthus danicus*, *Cerataulina Bergonii*, *Chaetoceros curvisetus* и многими другими. Только бурное цветение *Chaetoceros socialis* f. *autumnalis* осенью несколько подавляет развитие *Coscinodiscus Granii*, что, возможно, происходит в связи с образованием *Chaetoceros socialis* большого количества слизи.

Средний темп деления *Coscinodiscus Granii* в питательном растворе и фильтрованной морской воде в 1953 году.

Таблица 19.

(в часах)

Месяцы	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Питательный раствор	0	87	74	48	—	48	42	25	37	52	62	85
Фильтрованная морская вода	0	176	97	81	—	0	105	84	107	80	177	174

Скорость деления клеток *Coscinodiscus Granii* в фильтрованной морской воде в среднем почти вдвое, а иногда и втрое медленнее по сравнению с питательным раствором. В ряде опытов клетки *Coscinodiscus Granii* в фильтрованной морской воде отмирали, ни разу не поделившись (табл. 19).

COSCINODISCUS JANISCHII A. S. В планктоне Севастопольской бухты (по данным сетяных проб) *Coscinodiscus Janischii* в наибольшем

количестве встречался осенью и в начале зимы. В остальное время года — весной и летом попадался реже.

Систематические наблюдения за развитием *Coscinodiscus Janischii* в культурах проводились с января 1952 года по март 1953 г. В продолжение всего этого времени *Coscinodiscus Janischii* очень успешно развивался в культуре и обнаружил значительное колебание темпа деления клеток в разные сезоны года (табл. 20).

Таблица 20.

Темп деления *Coscinodiscus Janischii* в питательном растворе
(„Erdschreiber“, 1952—1953 rr., Allen—Nelson, 1954 г.)
(в часах)

Месяцы	1952				1953			
	Мак-сим.	Мини-мальн.	Сред-ний	Число на-блюд.	Мак-сим.	Мини-мальн.	Сред-ний	Число на-блюд.
Январь . . .	98	138	130	11	132	145	141	9
Февраль . . .	75	102	87	13	60	78	72	12
Март . . .	60	71	65	16	40	53	48	14
Апрель . . .	42	53	50	19	—	—	—	—
Май . . .	46	49	47	19	—	—	—	—
Июнь . . .	84	160	120	15	—	—	—	—
Июль . . .	0	0	0	9	—	—	—	—
Август . . .	0	0	0	9	—	—	—	—
Сентябрь . .	37	52	48	16	—	—	—	—
Октябрь . . .	30	41	37	17	—	—	—	—
Ноябрь . . .	45	54	46	18	—	—	—	—
Декабрь . . .	125	149	132	12	—	—	—	—

Максимальный темп деления клеток в культуре наблюдался осенью, в сентябре—ноябре, и весной в апреле—мае. В 1952 году осенний максимум развития несколько превышал весенний. В сентябре—октябре клетки делились через 30—37 часов, а в апреле—мае через 42—46 часов. В 1953 году интенсивное развитие *Coscinodiscus Janischii* весной, видимо, началось раньше, чем в 1952, так как уже в марте максимальное деление происходило через 40 часов. Как следует из табл. 20, минимальный темп деления приходится на зимнее, ранневесеннее и летнее время года. Клетки в этот период делились вдвое и даже втрое медленнее, чем весной и осенью. Наиболее замедленный темп деления, через 130—149 часов, был отмечен в январе—декабре. Летом темп деления резко снизился с 47 часов в мае до 120 часов в июне, а в июле—августе деление клеток в культуре совсем прекратилось. Получить в достаточном количестве исходный материал в это время не представлялось возможным, так как летом *Coscinodiscus Janischii* в планктоне бухты почти не встречается. В постоянных культурах большая часть клеток к этому времени постепенно отмирала, а оставшиеся в живых очень долго не делились и только осенью начали нормально развиваться.

Известно, что некоторые *Coscinodiscus* не выносят света повышенной интенсивности и в естественных условиях обычно летом распределяются на некоторой глубине (Jenkin, 1937).

Опыты, проведенные нами по выращиванию культур *Coscinodiscus Janischii* в различных условиях освещения, до некоторой степени подтвердили эти данные. В июне 1952 г. наивысшая скорость деления клеток *Coscinodiscus Janischii* (через 50—60 часов) была обнаружена в чаш-

ках с культурами, которые находились вдали от северного окна (вблизи которого обычно выращивались все культуры), где интенсивность освещения понижена на 25—30%. Но в дальнейшем, в июле—августе, не удалось добиться четкости таких опытов, так как клетки *Coscinodiscus Janischii*, взятые из планктонных проб и постоянных культур, в это время чувствовали себя плохо, не делились совсем или часто отмирали.

Из планктонных диатомовых, наблюдаемых нами в культурах, кроме *Thalassionema nitzschioides*, наибольшая выживаемость в темноте обнаружена у *Coscinodiscus* и, в частности, у *Coscinodiscus Janischii*. Клетки *Coscinodiscus Janischii* в полной темноте могли существовать, не отмирая, более 5—6 недель. Выставленные на дневной свет после непрерывного затенения, они начинали интенсивно делиться.

В опытах со смешанными культурами *Coscinodiscus Janischii* успешно развивался совместно почти со всеми диатомовыми и динофлагеллятами, за исключением только периодов массового развития в смешанной культуре какого-нибудь другого вида водоросли. Однако, в монокультурах темп деления его клеток всегда был относительно выше.

При сопоставлении темпа деления *Coscinodiscus Janischii* в питательном растворе и в фильтрованной морской воде выявилось, что темп деления клеток в фильтрованной морской воде всегда значительно ниже, чем в питательном растворе, но в период максимума развития *Coscinodiscus Janischii* осенью в море — в фильтрованной морской воде наблюдается некоторое увеличение скорости деления по сравнению со всеми остальными временами года (табл. 21).

Таблица 21.

Средний темп деления *Coscinodiscus Janischii* в питательном растворе и фильтрованной морской воде (1952 год).

(в часах)

Месяцы Среды	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI
Питательный раствор	130	87	65	50	47	120	0	0	48	37	46
Фильтрованная морская вода	290	350	180	120	184	0	0	0	82	53	69

Кроме опытов с *Coscinodiscus Granii* и *Coscinodiscus Janischii*, проводились также наблюдения с другими формами *Coscinodiscus*, видовой принадлежность которых еще не установлена.

У всех наблюдаемых в культурах *Coscinodiscus* так же, как и у *Thalassionema nitzschioides*, выявлена большая способность вести прикреплённый образ жизни.

RHIZOSOLENIA CALCAR-AVIS Schultze — одна из самых распространенных форм фитопланктона Черного моря. Присутствие ее отмечается почти во всех районах, как в прибрежной полосе, бухтах, так и в открытом море.

В Севастопольской бухте *Rhizosolenia calcar-avis* встречается почти круглый год. Поздним летом и осенью наблюдается максимум ее развития. По материалам 1938—1939 гг. (Морозова-Водяницкая, 1948) и 1954 г. (Кондратьева, 1958), численность *Rhizosolenia calcar-avis* во время максимального развития в бухте достигает 2.000 тыс. клеток в литре. Такое же приблизительно количество ее отмечалось во время максимума в при-

брежных районах и в открытом море (Морозова-Водяницкая, 1950; Белогорская, 1957).

Благодаря крупной величине клеток, иногда достигающих в длину до 1 мм., *Rhizosolenia calcar-avis* при относительной немногочисленности, во время своего «максимума» составляет большой процент (в отдельных случаях до 80%) от всей растительной биомассы планктона (Морозова-Водяницкая, 1954).

Наблюдения в культурах за развитием *Rhizosolenia calcar-avis* проводились в продолжение трех лет (1953—1955 гг.).

Несмотря на то, что *Rhizosolenia calcar-avis* в планктоне Севастопольской бухты встречается почти весь год, развитие ее в культуре ограничивалось всего только несколькими месяцами. Самым благоприятным временем для ее развития в культуре, как и в море, является конец лета—осень. Зимой *Rhizosolenia calcar-avis* также всегда хорошо развивалась в культуре почти до февраля, хотя в планктоне бухты количество ее в это время по сравнению с осенью значительно уменьшалось.

Весной и летом (с марта—апреля по июль) не удалось получить устойчивых культур, и клетки *Rhizosolenia calcar-avis*, взятые из моря, чувствовали себя плохо, переставали делиться и отмирали (табл. 22).

Таблица 22.

Средний темп деления *Rhizosolenia calcar-avis*
в питательном растворе 1953—1955 гг.

(в часах)

Месяц Г о д	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	X	X	XI	XII
1953	37	60	0	—	—	0	0	31	30	32	42	—
1954	45	59	0	0	0	0	0	30	—	40	48	47
1955	43	—	0	0	0	0	0	40	38	42	48	—

Как следует из таблицы 22, максимальный темп деления отмечался в летне-осенний период (с августа по октябрь), минимальный — ранней весной (в феврале).

В отдельные годы клетки *Rhizosolenia calcar-avis* во время максимума развития делились через 28—30 часов, в среднем через 30—38 часов. При минимальном темпе деления клетки делились через 80—85 часов, в среднем через 59—60 часов.

В отличие от сезонных массовых форм диатомовых, у которых наблюдаются большие колебания темпа деления, средний темп деления клеток *Rhizosolenia calcar-avis* колеблется в относительно меньших пределах. При сравнении средних данных по темпу деления клеток *Rhizosolenia calcar-avis* за все годы наблюдения поражает отсутствие многолетних отклонений. Полученные показатели почти постоянны для каждого месяца в течение трех лет. Незначительное повышение наблюдалось в 1953 году, когда клетки делились с большей скоростью, чем в другие годы.

Наблюдения за скоростью деления *Rhizosolenia calcar-avis* в смешанных культурах показали, что рост быстро делящихся *Chaetoceros socialis* f. *autumnalis*, *Chaetoceros curvisetus*, *Chaetoceros scabrosus*, *Chaetoceros affinis*, *Thalassionema nitzschioides* и др. — действовали угнетающе на развитие *Rhizosolenia calcar-avis*, и она в этих условиях быстро отмирала, в то время, как в монокультурах интенсивность ее развития нарастала.

В опытах с фильтрованной морской водой *Rhizosolenia calcar-avis* показала ничтожную скорость деления клеток. Чаще клетки ее во время опытов в фильтрованной воде быстро отмирали.

RHIZOSOLENIA ALATA Brighthw так же, как и *Rhizosolenia calcar-avis*, относится к широко распространенным формам фитопланктона Черного моря. Развитие ее, главным образом, происходит у берегов, в бухтах, но нередко она встречается и в открытом море.

В планктоне Севастопольской бухты (по данным сетяных проб) *Rhizosolenia alata* встречается почти в продолжение всего года. Больше количество ее наблюдается весной и в начале лета, меньшее — осенью и зимой.

В позднелетнее время, обычно при интенсивном развитии ее в планктоне бухты, она, помимо сетяных сборов, отмечается часто и в батометрических пробах.

По материалам 1938—1939 гг. (Морозова-Водяницкая, 1948) и 1954 г. (Кондратьева, 1958), максимальное количество *Rhizosolenia alata* в бухте обычно не превышало 350 клеток в литре воды, но как исключение в единичных случаях отмечено до 10.000 тыс. клеток в литре.

Наблюдения за развитием *Rhizosolenia alata* в культурах были начаты еще в 1952 г., но так как опыты большей частью проводились весной или в начале лета, не было получено достаточно данных, характеризующих развитие *Rhizosolenia alata* на протяжении всего года. Поэтому дополнительно более полные наблюдения были проведены с конца 1954 по 1955 г.

Rhizosolenia alata в отличие от *Rhizosolenia calcar-avis* более успешно развивалась в культуре, обнаружив при этом значительные колебания темпа деления клеток в продолжение всего года (табл. 23).

Таблица 23.

Средний темп деления *Rhizosolenia alata* в питательном растворе и в фильтрованной морской воде (1954—1955 гг.)

(в часах)

Месяцы	XI	XII	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Питательный раствор . .	93	69	48	—	40	35	26	42	—	48	62	70	98	102
Фильтрованная морская вода	155	95	82	—	158	55	68	отмирали	—	96	105	153	отмирали	

Как следует из таблицы, максимальный темп деления клеток наблюдался весной и в начале лета, минимальный зимой. Во время максимума в апреле—мае клетки делились через 20—25 часов. Наименьшая скорость деления клеток, через 102 часа, наблюдалась с декабря 1955 года.

В предыдущие годы (1952—1954) весной и летом развитие *Rhizosolenia alata* в культурах проходило менее интенсивно, чем в 1955 г. Наибольший темп деления клеток *Rhizosolenia alata* в 1952 году отмечался через 40 часов, в 1953 году — через 38 и в 1954 — через 30 часов.

Периоды максимального развития клеток в культурах в годы наблюдений не были одинаковы. Большей частью максимум отмечался в марте—мае, но иногда, как, например, в 1954 году, наибольшая скорость деления наблюдалась в июне, а в 1956 г. в июле. Причем, в конце июля 1956 г. наблюдалось многочисленное образование аукоспор, как в культуре, так и в море.

Сравнение развития *Rhizosolenia alata* в питательном растворе и в фильтрованной морской воде показывает (табл. 23), что *Rhizosolenia alata*, так же, как и остальные крупные диатомеи, которых нам пришлось наблюдать в культурах во всех опытах с фильтрованной морской водой, развивались с наименьшей скоростью, чем в питательном растворе. При этом в фильтрованной морской воде темп деления клеток не ускоряется постепенно к периоду максимума развития, как в питательном растворе, а распределяется на протяжении года скачкообразно.

В смешанных культурах *Rhizosolenia alata* встречается весной, летом и немного осенью. Хорошо размножается в присутствии *Cerataulina Bergonii*, *Leptocylindrus danicus*, *Thalassionema nitzschoides*, *Coscinodiscus*, *Rhizosolenia calcar-avis* и многих других диатомовых и динофлагеллят. Массовое развитие *Skeletonema costatum*, *Chaetoceros socialis*, *Chaetoceros curvisetus* действовало угнетающе на *Rhizosolenia alata*, и часть ее клеток быстро отмирала.

Во время всех наблюдений *Rhizosolenia alata* так же, как и *Rhizosolenia calcar-avis*, вела себя как чисто планктонная форма и большей частью находилась во взвешенном состоянии, опускаясь на дно чашки на короткое время. В культуре обычно она образовывала длиннейшие цепочки, состоящие из 20—30 клеток, которые при самом незначительном перенаселении распадались на отдельные клетки.

DITYLUM BRIGHTVELLII (West) Grun в планктоне Севастопольской бухты (по данным сетяных сборов) встречается регулярно каждый год. Весной обычно у нее наблюдается небольшой максимум развития. В остальное время года, особенно летом, количество ее резко снижается, и в планктонных пробах она встречается большей частью единичными клетками.

Наблюдения за развитием *Ditylum Brightvelli* в культурах проводились свыше четырех лет. Первые три года (1952—1954) опыты ставились в основном только в период ее весеннего развития (февраль—апрель). В последующие годы наблюдения велись почти круглый год, за исключением 2—3 летних месяцев, когда *Ditylum Brightvelli* полностью отсутствовала в планктоне бухты.

Во время максимального развития *Ditylum Brightvelli* в планктоне бухты темпы деления ее клеток в культурах в разные годы различались в сравнительно небольших пределах.

В 1952 году (марте—апреле) клетки *Ditylum Brightvelli* в среднем делились через 34 часа, в 1953 (феврале—марте) — через 40 часов и в 1954 (марте—апреле) — через 32 часа.

Обычно, начиная с мая, *Ditylum Brightvelli* почти полностью исчезала из планктона.

В 1955—1956 гг. в отличие от 1952—1954 гг. срок развития *Ditylum Brightvelli* был более продолжителен.

Как следует из таблицы 24, развитие *Ditylum Brightvelli* в культурах довольно успешно проходило почти в течение всего года (табл. 24).

Средний темп деления *Ditylum Brightvelli* в питательном растворе.

Таблица 24.

Месяц Г о д		(в часах)											
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
1955		36	—	28	24	26	35	—	0	0	42	48	51
1956		38	—	35	30	24	22	16	0	0	0	40	46

Темп деления *Ditylum Brightwellii* весной 1955—1956 гг. мало отличается от темпа деления, наблюдаемого в это же время в 1952—1954 гг. Максимальная скорость деления в 1956 году отмечена в более позднее время — в июле.

В период интенсивного развития, когда клетки начинают заметно мельчать, в культурах *Ditylum Brightwellii* в отличие от других диатомовых наступает энергичное образование аукоспор. Период образования аукоспор иногда длится до двух месяцев. В первый период их образования, аукоспоры очень быстро прорастали в крупные клетки, которые и в дальнейшем продолжали нормально развиваться. Через некоторое время образование новых аукоспор резко упало и одновременно прекратилось развитие вегетирующих клеток.

В культуре на два—три летних и раннеосенних месяца наступал период покоя как для аукоспор, так и для вегетирующих клеток, после которого только очень незначительная часть аукоспор прорастала в крупные клетки. Остальные постепенно отмирали.

Опыты, проведенные в июле 1956 года с целью выяснения влияния света высокой интенсивности на развитие *Ditylum Brightwellii*, показали, что при обычном нормальном дневном освещении клетки *Ditylum Brightwellii* развиваются с наибольшей скоростью (таблица 25).

Таблица 25.

Средний темп деления *Ditylum Brightwellii* в различных условиях освещения. 1956 г.

(в часах)

Характер освещения Дата опыта	30/VI—5/VII	6/VII—12/VII	14/VII—20/VII
Дневное освещение	16	18	15
Затенение на 25% от дневного освещения	24	31	27
Затенение на 50% от дневного освещения	95	84	62

Затенение на 25 и 50% дневного освещения значительно снижало скорость деления*).

Такие же опыты, проведенные в августе, не дали существенных результатов, так как во всех вариантах опыта клетки не делились и аукоспоры не прорастали.

На этом основании можно высказать предположение, что в условиях культур повышенная интенсивность света летом, по сравнению с весенним временем года, видимо, не является основным фактором, угнетающе действующим на развитие *Ditylum Brightwellii*. Это заключение находит некоторое подтверждение в том факте, что в июле 1956 года имело место интенсивное развитие *Ditylum Brightwellii*. В этом месяце деление в среднем происходит через 16 часов, в то время как в августе 1956 года деление клеток резко прекратилось, несмотря на то, что интенсивность света и температура в этом месяце немногим отличались от температуры и интенсивности освещения, наблюдаемых в июле.

При сравнении развития *Ditylum Brightwellii* в питательном растворе и фильтрованной морской воде выяснилось, что в питательном растворе во всех случаях скорость деления была значительно выше. Ежегодно очень небольшой рост *Ditylum* в фильтрованной морской воде наблюдал-

*) Интенсивность освещения установлена по пиранометру Янышевского.

ся только один—два месяца весной и в начале лета, во время максимального развития ее в планктоне бухты. Летом в фильтрованной воде клетки *Ditylum Brightwellii* совсем не делились и вскоре отмирали.

В смешанных культурах весной *Ditylum Brightwellii* хорошо развивался почти со всеми диатомовыми, встречающимися в это время в планктоне бухты. Лишь при массовом развитии *Skeletonema costatum* и *Chaetoceros socialis* f. *vernalis* она испытывала некоторое угнетение, и рост ее приостанавливался. В монокультурах в это же время развитие происходило более успешно.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Диатомовые водоросли (*Skeletonema costatum*, *Chaetoceros socialis*, *Chaetoceros curvisetus*, *Leptocylinndrus danicus*, *Cerataulina Bergonii*, *Thalassionema nitzschioides* и др.), большое развитие которых вызывает цветения моря вблизи берегов, отличаются наиболее высоким темпом деления клеток.

2. Все диатомовые водоросли, как правило, в своем развитии имеют периоды максимума темпа деления.

3. У различных диатомовых водорослей максимум развития приходится на различные месяцы.

4. Темп деления у массовых форм фитопланктона в преобладающем числе случаев достигает своего максимума в культурах в период максимальной численности данного вида в море.

5. Скорость размножения в период максимума у различных диатомовых различна. Наибольший темп деления — через 3 часа наблюдался у *Skeletonema costatum*, наименьший — через 30 часов у *Coscinodiscus Janischii*.

6. Наиболее высокий темп деления клеток (2—4 раза в сутки) отмечался для диатомовых водорослей (*Skeletonema costatum*, *Chaetoceros socialis*, *Leptocylinndrus danicus* и др.), образующих весеннее и осеннее цветение моря вблизи берегов.

7. У различных форм диатомовых факторы, стимулирующие достижения максимума, различны.

а) для крупных форм диатомовых, как *Coscinodiscus*, *Rhizosolenia*, *Ditylum*, *Cerataulina*, необходим высокий уровень биогенных элементов;

б) развитие же таких мелких форм диатомовых, как *Skeletonema*, *Chaetoceros socialis*, *Chaetoceros curvisetus*, по-видимому, может происходить успешно при более низких концентрациях биогенных элементов (скорости их деления в питательном растворе и в фильтрованной морской воде близки), что, вероятно, зависит от величины удельной поверхности;

в) число форм, развитие которых связано с определенной температурой, по-видимому, меньше, чем это раньше предполагалось. Многие весенне-осенние формы (сезонные) развиваются так же хорошо и при более высокой температуре (*Skeletonema costatum*, *Chaetoceros socialis*, *Chaetoceros curvisetus* и другие).

8. Имеется основание предполагать, что фактор света, т. е. отклонения в сторону увеличения или уменьшения его от некоторого оптимума, по сравнению с температурой, является более существенным. Имеются ясно выраженные светолубивые формы, как *Chaetoceros*, *Leptocylinndrus*, и др. Эти формы даже при небольшом затенении в период их максимума развития резко снижают темп деления и в полной темноте на 3—7 день совсем отмирают. В то же время, напротив, у таких, как *Coscinodiscus*,

Thalassionema, развитие происходит лучше при затенении, чем при нормальном дневном свете летом. Более того, они могут сохранять жизнеспособность и даже развиваться с той или иной скоростью при полном затенении от 1 до 2-х месяцев. Отношение к свету, по-видимому, является определяющим моментом в вертикальном распределении различных форм фитопланктона на протяжении года.

9. Деление различных форм диатомовых в смешанных культурах на протяжении года проходит различно:

а) Как правило в период максимального развития массовых диатомовых — *Skeletonema costatum*, *Chaetoceros socialis*, развитие других форм подавляется.

б) В отсутствие *Skeletonema costatum* и *Chaetoceros socialis* остальные наблюдаемые нами диатомовые способны хорошо развиваться в смешанных культурах, почти не угнетая друг друга (*Chaetoceros curvisetus*, *Cerataulina Bergonii*, *Leptocyclus danicus*, *Thalassionema nitzschioides*, *Coscinodiscus Granii*, *Rhizosolenia alata*, *Ditylum Brightwellii* и др.).

в) Однако в смешанных культурах темп деления клеток по сравнению с монокультурами всегда понижен. Исключение составляет *Skeletonema costatum*, развитие которой происходит с одинаковой скоростью.

г) Преобладающее развитие в море весной только двух—трех форм (*Skeletonema costatum*, *Chaetoceros socialis*), несмотря на высокие показатели темпа деления остальных видов, выявленных в культурах (*Cerataulina Bergonii*, *Chaetoceros curvisetus*, *Thalassionema nitzschioides*), по-видимому, является следствием этих антагонистических взаимоотношений.

д) В зависимости от последовательности развития отдельных форм в различных районах моря может меняться как состав фитопланктона, так и руководящие его формы.

10. Помимо биотических взаимоотношений между отдельными формами фитопланктона, немалое значение имеют количественные взаимоотношения между фито- и зоопланктоном. Последний в период массового развития, поедая фитопланктон, резко уменьшает численность фитоорганизмов, несмотря на отмеченный относительно высокий темп деления в монокультурах.

11. У большинства изученных форм диатомовых существует определенная периодичность в их развитии (биологическая цикличность).

а) У быстро делящихся форм (массовых) период интенсивного размножения сокращен, после него наступает образование аукоспор и покоящихся спор. Эти формы в своем развитии имеют четко выраженную сезонность.

б) У так называемых круглогодичных форм так же наблюдаются хорошо выраженные периоды покоя, когда клетки либо образуют аукоспоры, либо замирают и перестают некоторое время делиться.

в) Периоды покоя, по-видимому, связаны с изменениями в самой клетке, а не только с изменениями во внешней среде. Мы различаем два случая: в первом случае после некоторого периода покоя клетка вновь начинает делиться, во 2 случае клетки образуют аукоспоры или покоящиеся споры. Наблюдаемая биологическая цикличность в основном является результатом изменения самой клетки, а не окружающей среды.

Подтверждение этого мы видим в следующем:

а) Клетки, взятые при высоком темпе деления, но на спаде своего «цветения» в море, в условиях высокого содержания биогенных элементов,

т. е. в питательном растворе, также резко замедляли темп деления и быстро отмирали.

б) Высказанное нами допущение, что резкое прекращение деления массовых диатомовых является следствием перенаселенности и, возможно, отравления продуктами обмена, исключается, т. к. наблюдения в культурах велись в условиях не перенаселенных монокультур.

в) Также, видимо, исключается влияние повышения интенсивности освещения к концу цветения. Опыты с затененными культурами также показали низкий темп деления.

12. Отмеченная цикличность развития в культурах позволяет согласиться с заключением Райли, что наблюдаемое в море внезапное прекращение развития того или иного вида связано с биологической цикличностью клетки — старением ее.

13. Наблюдениями в культурах выявлено, что диатомовые *Thalassionema nitzschoides*, *Coscinodiscus Janischii* и *Coscinodiscus Granii*, которые принято считать чисто планктонными формами, в противоположность остальным планктонным формам диатомовых, ведут в культурах также прикрепленный образ жизни. По-видимому, надо полагать, что в данном случае прикрепленная форма существования не является следствием угнетенного состояния, так как клетка длительное время вполне здорова и интенсивно делится.

В период интенсивного деления клетки *Thalassionema nitzschoides* морфологически несколько изменяются, образуя широкие, лентообразные цепочки, в которых отдельные клетки плотно примыкают одна к другой.

ЛИТЕРАТУРА

- Белогорская Е. В. Некоторые данные о распределении и количественном развитии фитопланктона в Черном море. Труды Севаст. биол. станции, т. XII.
- Бессемьянова Н. П., 1957. О фотосинтезе некоторых видов массовых форм диатомовых водорослей Черного моря. Труды Севаст. биол. ст., т. X.
- Делало Е. П., 1958. Предварительные данные по питанию *Paracalanus parvus* в Черном море (рукопись).
- Зернов С. А. 1804. К вопросу о годичной смене черноморского планктона у Севастополя. Изв. Акад. наук, т. 20.
- Кондратьева Т. М., 1958. Суточные изменения фитопланктона в Севастопольской бухте. Труды Севаст. биол. ст. т. X.
- Морозова-Водяницкая Н. В. 1948. Фитопланктон Черного моря. Часть I. Фитопланктон в районе Севастополя и общий обзор фитопланктона Черного моря. Тр. Севаст. биол. ст. АН СССР, т. VI.
- Морозова-Водяницкая Н. В. 1950. Численность и биомасса фитопланктона в Черном море. Докл. АН СССР, т. 73, № 4.
- Морозова-Водяницкая Н. В. 1954. Фитопланктон Черного моря. Часть II. Тр. Севаст. биол. ст. АН СССР, т. VIII.
- Петипа Т. С. Питание веслоногого рачка *Acartia clausi* Giesbr. в экспериментальных условиях. Тр. Севаст. биол. ст., т. XI (в печати).
- Петипа Т. С. Питание *Acartia clausi* Giesbr. и *Acartia latisetosa* Kritcz в Черном море. Тр. Севаст. биол. ст., т. XII.
- Харвей Х. В. 1948. Современные успехи химии и биологии моря. Гос. изд. иностр. лит.,
- Allen J. and Nelson E. W. 1910. On the artificial Culture of Plankton organisms. Journ. Mar. Biol. Assoc. VIII. № 5.
- Brarud T. 1937. A Quantitative Method for the Experimental Study of Plankton Diatoms. Journal du Conseil Permanent International pour l'exploration de la mer XII, № 3.

- Gross By, F. 1937. Notes on the culture of some marine plankton organisms. Journ. Mar. Biol. Assoc. XXI, N 2.
- Jenkin P. M. 1937. Oxygen production by the diatom *Coscinodiscus excentricus* Ehr. in retaliation to submarine illumination in the English Channel. Journ. Marine Biol. Assoc. XXII, № 4.
- Pettersson H., Gross F, a Koczy F. 1939. Large — Scale Plankton. Culture. Nature VIII.
-