

Н. Ф. МИХАЙЛОВА

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ВИДОВОГО СОСТАВА И КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ХЕТОЦЕРОСОВ В СЕВАСТОПОЛЬСКОЙ БУХТЕ

Большинство планктонных диатомовых водорослей Черного моря принадлежит к роду *Chaetoceros* Ehr. Из 165 видов и разновидностей *Diatomeae*, указанных для Черного моря и относящихся к 41 роду, на долю только одного рода *Chaetoceros* приходится 50* видов и разновидностей (Прошкина-Лавренко, 1955).

Виды этого рода играют в планктоне моря значительную роль, особенно в бухтах и вблизи берегов. Временами их количество так велико, что интенсивная вегетация того или иного вида вызывает цветение воды.

Первые сведения о сезонности хетоцеросов в Севастопольской бухте были сообщены Зерновым (1904). Зернов С. А. наблюдал характер вегетации всего рода *Chaetoceros* в целом в течение года, не различая в нем отдельных видов.

Более подробные данные о хетоцеросах Севастопольской бухты приведены Морозовой-Водяницкой (1948). В работе отмечены периоды цветения и массовой вегетации *Ch. socialis* Laud. и *Ch. curvisetus* Cl., сообщены численность и биомасса этих видов в течение года, а также время образования покоящихся спор.

Морозова-Водяницкая Н. В. рассматривала характер сезонных изменений фитопланктона в Севастопольской бухте, и в задачу ее исследования не входил детальный анализ годового цикла представителей того или иного рода, в том числе р. *Chaetoceros*. Поэтому в работе имеются только указания о роли массовых видов хетоцеросов в той или иной сезонной группировке фитопланктона. Как указывалось выше, хетоцеросы играют весьма важную роль в общей динамике численности фитопланктона. Так как до сих пор биология представителей этого обширного рода не подвергалась детальному изучению, Н. В. Морозовой-Водяницкой в 1952 году было предложено мне заняться изучением экологии хетоцеросов в Черном море и, в частности, в Севастопольской бухте.

Результаты своих наблюдений за поведением хетоцеросов в районе Севастополя излагаю в данной статье. В период изучения хетоцеросов в Севастопольской бухте мной было отмечено 20 видов, 4 разновидности из р. *Chaetoceros* и прослежена их сезонная смена.

*) Прошкиной-Лавренко А. И. (1955) указано 40 видов и 8 разновидностей хетоцеросов, мной зарегистрированы еще два вида *Ch. pelagicus* Cl. и *Ch. constrictus* Grap, ранее для Черного моря не отмеченные.

Материалом для настоящей работы послужили систематические сборы фитопланктона, произведенные в Севастопольской бухте, начиная с апреля 1952 г. по декабрь 1953 года, а также эпизодические наблюдения за фитопланктоном в последующие годы, включая 1956 год. Эти материалы в общей сложности составили 109 батометрических и 165 сетяных проб.

Пробы собирались батометром Нансена с горизонтов 0, 5, 10, 14 м и сетью Джеди-большая из газа № 49. Фиксация их производилась 2% раствором нейтрального формалина. Батометрический материал обрабатывался осадочным методом, который принят на Севастопольской биологической станции (Морозова-Водяницкая, 1954). Навеска из пробы, сгущенной до 15—20 и 4—8 см³, бралась штемпель-пипеткой объемом в 0,1 см³. Подсчеты велись на счетном стекле, разграфленном на секторы через 1,5 мм. Количество организмов, полученное при первоначальных подсчетах, переводилось на численность в литре и метре кубическом в слое 0—14 м, биомасса определялась в кубометре в этом же слое. Для вычисления биомассы хетоцеросов были определены условные веса клеток видов хетоцеросов, обитавших в период наблюдения в бухте. При вычислении условного веса клеток хетоцеросов щетинки не учитывались, хотя у крупных форм, таких, как *Ch. peruvianus* Brightw. и *Ch. densus* Cl., в щетинках сосредоточена значительная часть клеточного содержимого, и в дальнейшем, вероятно, придется это учитывать. Клетка хетоцероса отождествлялась с цилиндром, и условный объем вычислялся по формуле $\pi \cdot r^2 \cdot h$. Величины «г» и «h» брались средние из 10—20 измерений клеток того или иного вида хетоцеросов.

Таблица условных весов приводится ниже.

Таблица 1

Условные средние веса хетоцеросов Черного моря, принятые в данной работе

Название организма	Вес одной клетки в мг, высчитанный по объему (сырой вес)
<i>Chaetoceros affinis</i> Laud	0,000.003
<i>Ch. affinis</i> var. <i>Willei</i> (Gran) Hust	0,000.001
<i>Ch. abnormis</i> Pr.-Lavr	0,000.001
<i>Ch. anastomosans</i> Grun	0,000.000.9
<i>Ch. compressus</i> Laud	0,000.002
<i>Ch. constrictus</i> Gran	0,000.009
<i>Ch. curvisetus</i> Cl	0,000.007
<i>Ch. danicus</i> Cl	0,000.004
<i>Ch. densus</i> Cl	0,000.024
<i>Ch. fallax</i> Pr.-Lavr	0,000.000.7
<i>Ch. insignis</i> Pr.-Lavr	0.000.002
<i>Ch. laciniosus</i> Schütt	0,000.003
<i>Ch. Lauder</i> Ralfs	0,000.011

Название организма	Вес одной клетки в мг, вычитанный по объему (сырой вес)
<i>Ch. pelagicus</i> Cl	0,000.000.5
<i>Ch. peruvianus</i> Brightw	0,000.009
<i>Ch. septentrionalis</i> Oestr	0,000.000.8
<i>Ch. simplex</i> Ostf	0,000.001
<i>Ch. simplex</i> var. <i>calcitrans</i> Pauls	0,000.000.1
<i>Ch. scabrosus</i> Pr.-Lavr	0,000.008
<i>Ch. socialis</i> Laud	0,000.000.8
<i>Ch. Wighamii</i> Brightw	0,000.000.6

В работе использованы некоторые материалы по численности ряда видов хетоцеросов, подсчет которых был произведен Т. М. Кондратьевой в несгущенных пробах.

Каждый биологический сезон в море характеризуется группой видов, которые обычно развиваются в данный период в значительном количестве. Среди компонентов такой группы можно выделить один или два вида, преобладающие над другими по численности. Такие виды, занимающие ведущее место в сезонной группировке, называют доминирующими. Кроме доминирующих видов, в каждой сезонной группировке развивается ряд видов, которые не достигают большого количества, но являются частью этой группировки; такие виды называют сопутствующими. В черноморском планктоне в течение года можно также выделить в сезонных группировках доминирующие и сопутствующие виды хетоцеросов.

По характеру вегетации в продолжение года хетоцеросы можно разделить на круглогодичные и сезонные виды. Круглогодичные виды в свою очередь подразделяются на дающие два максимума развития: *Ch. socialis* и *Ch. curvisetus*, и дающие один максимум развития, как *Ch. affinis*, а также виды, количество которых более или менее равномерно представлено в планктоне все сезоны года: *Ch. peruvianus*, *Ch. densus*, *Ch. danicus* и *Ch. compressus*.

Большинство видов хетоцеросов является сезонным и вегетирует в планктоне только в определенное время года — это *Ch. scabrosus*, *Ch. Lauder*, *Ch. pelagicus*, *Ch. abnormis* и др. Среди сезонных отмечаются виды, которые развиваются ежегодно, и такие, развитие которых протекает не ежегодно, а через ряд лет; их можно назвать спорадическими — *Ch. laciniosus*, *Ch. anastomosans*. В годы вегетации спорадические виды дают значительную численность и биомассу.

Остановимся подробно на разборе сезонности хетоцеросов в районе Севастополя в течение 1953 года.

В зимний период (январь—декабрь) планктон Севастопольской бухты был беден хетоцеросами. В планктоне вегетировали 4 — 5 видов (*Ch. curvisetus*, *Ch. danicus*, *Ch. socialis* f. *autumnalis*, *Ch. affinis*, *Ch. simplex*) и количество их было невелико. В январе по

численности и биомассе преобладал *Ch. curvisetus*. Он составлял 87,9% от всего количества хетоцеросов, остальные виды были сопутствующими (табл. 2). В декабре основной фон по численности и биомассе давал *Ch. socialis f. autumnalis*, который продолжал развиваться в планктоне после осеннего максимума и составлял по численности 92% от всех хетоцеросов (табл. 3). Количество хетоцеросов в это время колебалось в пределах 6031—37285 тыс. клеток в м³ в слое 0—14 м, а биомасса была 39 мг/м³ в том же слое.

Таблица 2.

Численность и биомасса хетоцеросов в январе 1953 г.
в Севастопольской бухте

№№ п/п.	Горизонт в м В и д				В м ³ в слое 0—14		% от общей числен- ности
		0	5	14	числен. в тыс.	биомасса в мг	
1	<i>Chaetoceros curvisetus</i> *)	2307 16,2	10757 75,3	2818 19,7	5293	37,07	87,9
2	" <i>danicus</i> . .	258 1,03	291 1,16	460 1,8	333	1,3	5,5
3	" <i>compressus</i> .	—	633 1,3	240 0,5	297	0,6	4,8
4	" <i>simplex</i> . .	—	46 0,05	—	15	0,01	1,2
5	" <i>affinis</i> . . .	23 0,06	—	—	7	0,02	
6	Поврежденные и разроз- ненные клетки	240 0,2	10	10	86	0,06	
Общая численность . . .		2828	11737	3528	6031		100
Общая биомасса		17,5	77,7	22,0		39,06	

*) В таблицах 2—12 численность хетоцеросов на горизонтах 0, 5, 10, 14 м дается в тысячах клеток в м³, биомасса — в мг/м³.

В ранневесенний период (февраль—март) не происходило усиления вегетации видов хетоцеросов. Численность и биомасса их не возросли, а даже значительно снизились в сравнении с зимним периодом. Так, если в январе—декабре биомасса была 39 мг/м³, то в феврале—марте она колебалась от 2,8 до 0,6 мг/м³. Количество хетоцеросов также уменьшилось, если в январе в м³ в слое 0—14 м насчитывалось 6031000 клеток, то в феврале их было 546000, а в марте всего 122000 клеток.

Среди развивающихся в это время хетоцеросов были: *Ch. curvisetus*, *Ch. danicus*, *Ch. simplex*, *Ch. socialis f. vernalis*, *Ch. affinis*, *Ch. laciniosus*. В несколько большем количестве в феврале развивались *Ch. curvisetus* — 65%, *Ch. danicus* — 12,9 % и *Ch. socialis* —

14,6% (табл. 4). В конце марта в планктоне появился *Ch. laciniosus* и вместе с *Ch. curvisetus* занимал доминирующее положение в планктоне (табл. 5).

Таблица 3.

Численность и биомасса хетоцеросов в декабре 1953 г.
в Севастопольской бухте

№№ п/п.	Горизонт в м В и д	0	5	10	14	В м³ в слое 0—14		% от общей числен- ности
						числен. в тыс.	биомасса в мг	
1	<i>Chaetoceros socialis</i> f. <i>autumnalis</i>	—	37500 27,2	20000 16,9	80000 64,0	34375	26,8	92,1
2	" <i>danicus</i> . .	375 1,4	2718 10,8	2605 10,4	222 0,8	1480	5,8	3,7
3	" <i>affinis</i> . .	3333 9,9	—	—	—	833	2,5	2,1
4	" <i>curvisetus</i> .	249 1,7	648 4,5	505 3,5	988 6,9	597	4,1	1,3
Общая численность . . .		3957	40866	23110	81210	37285		100
Общая биомасса		13,0	42,5	29,9	71,7		39,2	

Таблица 4.

Численность и биомасса хетоцеросов в феврале 1953 г.
в Севастопольской бухте

№№ п/п.	Горизонт в м В и д	0	5	10	14	В м³ в слое 0—14		% от общей числен- ности
						числен. в тыс.	биомасса в мг	
1	<i>Chaetoceros curvisetus</i>	720 5,0	524 3,6	180 1,3	—	356	2,40	65,2
2	" <i>socialis</i> f. <i>au-</i> <i>tumnalis</i> . .	320 0,2	—	—	—	80	0,05	14,6
3	" <i>danicus</i> . . .	80 0,3	96 0,4	47 0,2	60 0,2	70	0,35	12,9
4	" <i>simplex</i> . . .	160 0,1	—	—	—	40	0,02	7,3
Общая численность . . .		1280	620	227	60	516		100
Общая биомасса		5,6	4,0	1,5	0,2		2,82	

Численность и биомасса хетоцеросов в марте 1953 г.
в Севастопольской бухте

Таблица 5.

№№ п/п.	Горизонт в м В и д	0	5	10	14	В м³ в слое 0—14		% от общей числен- ности
						числен. в тыс.	биомасса в мг	
1	<i>Chaetoceros curvisetus</i> .	180 1,30	—	70 0,49	—	62,5	0,45	51,2
2	„ <i>laciniosus</i> . .	—	—	—	96 0,30	24,0	0,07	19,9
3	„ <i>danicus</i> . . .	—	20 0,08	44 0,17	25 0,10	22,2	0,08	18,2
4	„ <i>affinis</i>	12 0,04	—	5 0,01	37 0,11	13,5	0,04	10,7
Общая численность . . .		192	20	119	158	122,2		100
Общая биомасса		1,34	0,08	0,67	0,51		0,64	

В поздневесенний период (апрель—май) количество хетоцеросов увеличилось. Доминирующее положение в апреле среди хетоцеросов продолжал занимать *Ch. curvisetus* — 51%, а *Ch. socialis* f. *vernalis*

Численность и биомасса хетоцеросов в апреле 1953 г.
в Севастопольской бухте

Таблица 6.

№№ п/п.	Горизонт в м В и д	0	5	10	14	В м³ в слое 0—14		% от общей числен- ности
						числен. в тыс.	биомасса в мг	
1	<i>Chaetoceros curvisetus</i> .	2497 17,50	—	1040 7,30	412 2,80	967	7,0	51,1
2	„ <i>socialis</i> f. <i>vernalis</i> .	136 0,10	1554 1,20	830 0,70	190 0,20	679	0,5	34,9
3	„ <i>anastomosans</i>	—	333 0,30	114 0,10	—	112	0,1	5,8
4	„ <i>danicus</i> . . .	30 0,03	100 0,40	130 0,42	25 0,10	71	0,2	3,6
5	„ <i>laciniosus</i> . .	238 0,70	—	76 0,20	—	78	0,2	3,6
Общая численность . . .		2901	1987	2196	627	1927		100
Общая биомасса		18,3	1,9	8,7	3,1		8,0	

был на втором месте—34,9%. В мае они поменялись в планктоне ролями, доминирующее положение занял *Ch. socialis f. vernalis* — 99,9%, все остальные виды по сравнению с ним были представлены в ничтожном количестве. В литре морской воды численность этого вида достигала 2,5 миллиона клеток, вследствие этого вода в бухте стала желто-зеленого цвета — началось весеннее цветение фитопланктона. Численность хетцеросов в апреле была всего 1927 тыс. кл./м³, а биомасса — 8 мг/м³, в мае число клеток в м³ в слое 0—14 м составляло 1140160 тыс., а биомасса — 974,8 мг/м³ (табл. 6, 7). В сетяном планктоне, кроме видов, упомянутых в табл. 6 и 7, встречались *Ch. constrictus*, *Ch. fallax* и *Ch. simplex var. calcitrans*.

Таблица 7.

Численность и биомасса хетцеросов в мае 1953 г.
в Севастопольской бухте

№ п/п	Вид	Горизонт в м				В м ³ в слое 0--14		% от общей числен.
		0	5	10	14	числен. в тыс.	био- масса в мг	
1	<i>Chaetoceros socialis f. vernalis</i> .	545000 436,0	2580640 2064,5	1000000 813,0	435000 348,0	1140160	915,2	99,9
2	“ <i>curvisetus</i> . .	29325 204,6	1990 13,3	805 5,6	1010 7,07	8282	58,2	0,1
3	“ <i>simplex</i> . . .	—	5000 5,0	50 0,05	—	1262	1,2	
4	“ <i>Wighamii</i> .	—	—	165 0,09	50 0,003	54	0,02	
5	“ <i>laciniosus</i> . .	—	—	120 0,4	—	30	0,1	
6	“ <i>danicus</i> . . .	50 0,2	—	30 0,1	10 0,3	22	0,08	
Общая численность . . .		574375	2587630	1001170	436070	1149810		100
Общая биомасса		641,8	2083,8	819,2	355,1		974,8	

Начало летнего периода характеризовалось интенсивной вегетацией *Ch. socialis f. vernalis*. В первой половине июня цветение достигло своего апогея, после чего наблюдался спад в развитии этого вида и массовое образование покоящихся спор. Численность хетцеросов в июне представлена на таблице 8. В период поздневесеннего максимума отмечалась такая закономерность в вертикальном распределении хетцеросов—чем обильнее была вегетация хетцеросов, тем на большую глубину они проникали.

Количество хетцеросов в раннелетнем планктоне (июнь—июль) колебалось от 1900289 тыс. клеток до 763 тыс. в м³, а биомасса — от 1520 до 4,2 мг/м³.

Надо отметить, что июльский фитопланктон бухты качественно очень беден хетцеросами, и его обогащение видами этого рода начинается толь-

Таблица 8

Численность и биомасса хетоцеросов в июне 1953 г.
в Севастопольской бухте

№ п/п.	Вид	Горизонт в м				В м ³ в слое 0--14		
		0	5	10	14	числен. в тыс.	био- масса в мг	% от общей числен.
1	<i>Chaetoceros socialis</i> f. <i>vernalis</i> .	4895000 3916	2135000 1708	270000 213	300000 240	1900000	1520,0	99,9
2	" <i>Wighamii</i> .	—	—	486 0,3	64 0,03	140	0,08	0,1
3	" <i>curvisetus</i> .	—	—	161 1,1	188 1,3	87	0,6	
4	" <i>compressus</i> .	—	120 0,24	—	—	30	0,06	
5	" <i>danicus</i> .	—	30 0,1	26 0,1	58 0,2	28	0,1	
6	" <i>scabrosus</i> .	15 0,1	—	—	—	4	0,008	100
Общая численность . . .		4895015	2135150	270673	300320	1900289		
Общая биомасса		3916,1	1708,34	217,9	241,53		1520,84	

ко в конце месяца. Появляются тепловодные виды *Ch. abnormis*, *Ch. Lauderi*, *Ch. scabrosus*. Они присутствуют в планктоне еще в ничтожном количестве, но придают планктону оттенок, характерный для летней ассоциации (табл. 9).

Поздним летом (август—сентябрь) увеличилось видовое разнообразие хетоцеросов и их количество. Началась обильная вегетация, которая достигла максимума осенью. Августовский планктон содержал 13 видов хетоцеросов, а сентябрьский — 11 видов. Наибольшее видовое разнообразие хетоцеросов в течение года встречается в планктоне бухты в этот период. В это время развиваются летние виды и к ним примешиваются осенние, которые в начале осени начинают преобладать в планктоне. В августе интенсивно вегетировал и занимал доминирующее положение *Ch. Wighamii* — 24,7%, на втором месте были *Ch. pelagicus* — 20,3%, *Ch. affinis* — 16% и *Ch. scabrosus* — 12%. Остальные 9 видов являлись сопутствующими (табл. 10).

В этот месяц многие виды — *Ch. affinis*, *Ch. Lauderi*, *Ch. abnormis*, *Ch. affinis* var. *Willei* давали покоящиеся споры. В сентябрьском планктоне на первое место выходит *Ch. curvisetus*, составляя 51,7% от всего количества хетоцеросов, присутствующих в планктоне бухты, на втором месте оставался *Ch. scabrosus* и увеличивался в количестве *Ch. socialis* f. *autumnalis*. В сентябре продолжалось образование покоящихся спор у видов *Ch. affinis*, *Ch. Lauderi*, *Ch. abnormis*; у двух видов *Ch. Lauderi* и *Ch. curvisetus* было отмечено аукоспорообразование. Численность и биомасса хетоцеросов от августа к сентябрю прогрессивно воз-

Таблица 9

Численность и биомасса хетоцеросов в июле 1953 г.
в Севастопольской бухте

№ п/п	Вид	Горизонт в м				В м³ в слое 0—14		% от общей численности
		0	5	10	14	числен. в тыс.	биомасса в мг	
1	<i>Chaetoceros scabrosus</i> . .	50 0,04	192 0,15	1144 9,2	339 2,7	431	3,02	56,8
2	" <i>curvisetus</i> . .	—	231 1,6	240 1,6	75 0,5	138	0,9	18,5
3	" <i>Wighamii</i> . .	—	30 0,02	—	—	82	0,005	10,2
4	" <i>danicus</i> . . .	—	99 0,4	40 0,2	33 0,1	43	0,17	5,7
5	" <i>abnormis</i> . .	—	—	118 0,1	—	28	0,02	3,7
6	" <i>socialis</i> f. <i>autumnalis</i> .	—	—	—	100 0,06	25	0,01	3,1
7	" <i>affinis</i>	—	—	—	33 0,09	8	0,02	1,0
8	" <i>Lauderi</i> . . .	—	30 0,3	—	—	7	0,07	0,9
Общая численность . . .		50	882	1542	580	763		100
Общая биомасса		0,04	2,47	11,1	3,55		4,21	

растала. Так, в августе насчитывалось 113052 тыс. клеток хетоцерос в слое 0—14 м в м³, и их биомасса составляла 178,6 мг, а в сентябре количество хетоцеросов увеличилось до 482330 тыс. клеток, а биомасса возросла до 2329,6 мг/м³ (табл. 10, 11).

Величина биомассы всех видов хетоцеросов в сентябре была наивысшей в течение всего 1953 года.

Особенностью позднелетнего фитопланктона 1953 г. в Севастопольской бухте была вегетация *Ch. anastomosans*, вида, ранее в Черном море не отмечавшегося. Он появился в августе и достиг обилия в сентябре.

В середине сентября в разгар цветения *Ch. curvisetus* в бухте имел место сильный ветер северо-восточного направления. После нескольких дней его работы температура воды на поверхности упала на 3°, а у дна — на 6°. Такое резкое падение температуры воды привело к массовому отмиранию клеток *Ch. curvisetus* и к интенсивному образованию покоящихся спор (до 30% клеток этого вида встречалось в планктоне в отмершем состоянии и примерно такой же процент с покоящимися спорами).

После наступившего затем нормального температурного режима воды в бухте цветение этого вида не возобновилось.

В осеннее время (октябрь—ноябрь) в сравнении с позднелетним периодом качественный состав хетоцеросов несколько обеднялся. В планктоне вегетировали 7 — 8 видов хетоцеросов. Наряду с типично осенней

Таблица 10

Численность и биомасса хе́тоцеров в августе 1953 г.
в Севастопольской бухте

№№ п/п.	Горизонт в м В и д	0	5	10	14	В м³ в слое 0—14		% от общей числен- ности
						числен. в тыс.	биомасса в мг	
1	<i>Chaetoceros Wighamii</i> .	45000 2,7	45656 2,7	22255 1,3	—	28 227	1,7	24,7
2	" <i>pelagicus</i> . .	230 0,9	60000 30,0	31300 15,6	270 0,1	22 875	11,6	20,3
3	" <i>affinis</i> . . . (со спорами)	5725 17,2	43482 130,4	8255 24,7	4346 13,6	13 452	46,3	13,6
4	" <i>scabrosus</i> . .	38990 321,9	5732 45,9	6625 53,0	7128 57,0	14 619	119,4	12,8
5	" <i>curvisetus</i> . .	2857 20,0	10858 76,9	10990 76,9	8374 58,6	8265	58,1	7,3
6	" <i>abnormis</i> . . (со спорами)	16800 16,8	4555 4,5	6185 6,1	2820 2,8	7577	7,5	6,6
7	" <i>simplex</i> . . .	5000 5,0	5000 5,0	5000 5,0	—	3750	3,7	3,3
8	" <i>similis</i> . . .	—	15000 15,0	—	—	3750	3,7	3,3
9	" <i>socialis</i> <i>f. autumnalis</i>	—	—	—	15000 12,0	3750	3,0	3,3
10	" <i>affinis</i> var. <i>Willei</i>	1880 1,9	2910 2,9	4755 4,7	1628 1,6	2794	3,7	2,4
11	" <i>Lauderi</i> . . .	2227 24,5	1658 18,2	1350 11,9	1760 19,4	1749	19,2	1,8
12	" <i>compressus</i> .	—	115 0,2	637 1,3	—	188	0,4	0,4
13	" <i>danicus</i> . . .	—	—	100 0,4	108 0,4	52	0,3	0,1
Общая численность . . .		118709	194966	97402	41434	113052		100
Общая биомасса		410,9	331,7	203,9	164,4		278,6	

формой *Ch. socialis f. autumnalis* продолжали развиваться *Ch. affinis*, *Ch. scabrosus*, *Ch. abnormis*, *Ch. curvisetus*, как остаток раннеосеннего планктона, который был очень богат хе́тоцерами. В октябре численность и биомасса хе́тоцеров резко падают (табл. 12), а в ноябре они снова возрастают за счет обильного развития *Ch. socialis f. autumnalis*, которое заканчивается образованием покоящихся спор (табл. 13).

Таблица 11

Численность и биомасса хетоцеросов в сентябре 1953 г.
в Севастопольской бухте

№.№ п/п.	Горизонт в м В и д					В м³ в слое 0—14		% от общей числен.
		0	5	10	14	числен. в тыс.	биомасса в мг	
1	<i>Chaetoceros curvisetus</i> .	276496 1935,0	337793 2364,0	188490 1319,0	194186 1359,0	249241	1744,0	51,7
2	" <i>socialis f. autumnalis</i> .	371143 296,9	88163 69,5	31193 24,9	7690 6,1	124547	99,3	25,7
3	" <i>scabrosus</i> .	22525 180,2	104686 837,0	22092 176,0	60259 481,0	52390	418,5	10,8
4	" <i>anastomosans</i>	8986 8,0	15838 14,3	38623 34,7	35173 31,1	24655	22,0	5,0
5	" <i>abnormis</i> .	846 0,8	76083 76,0	20000 20,0	—	24232	24,2	5,0
6	" <i>affinis</i>	3460 11,2	3730 11,2	1823 5,5	18440 55,5	6864	20,3	1,2
7	" <i>affinis</i> var. <i>Willei</i> .	63 0,06	28 0,02	8	—	22	0,02	0,6
8	" <i>Wighamii</i> .	—	113 0,06	—	—	28	0,01	
9	" <i>Lauderi</i>	—	85 0,9	—	—	21	0,20	
10	" <i>danicus</i>	—	28 0,1	—	—	7	0,02	
11	" <i>compressus</i> .	—	—	19 0,03	1266 2,5	321	0,60	100
Общая численность		683519	626547	302240	317014	482330		
Общая биомасса		2432,16	3328,48	1580,13	1934,9		2329,15	

Итак, наиболее богатый качественный состав хетоцеросов наблюдался в позднелетнее и раннеосеннее время года. Такая закономерность отмечалась по сетянному планктону и подтвердилась наблюдениями, проведенными на батометрическом материале в 1953 году.

Схема сезонной смены хетоцеросов в Севастопольской бухте изображена на табл. 14.

Численность и биомасса хетоцеросов в бухте значительно изменяются не только по сезонам, но и в пределах одного сезона не остаются постоянными (табл. 15).

Численность и биомасса хетоцеросов в октябре 1953 г.
в Севастопольской бухте

Таблица 12

№№ п/п.	Горизонт в м В и д	Горизонт в м				В м³ в слое 0—14		% от об- щей чис- ленности
		0	5	10	14	числен. в тыс.	биомасса в мг	
1	<i>Chaetoceros socialis</i> f. <i>autumnalis</i> .	70000 56,0	102500 82,0	140000 112	40000 32	88125	70,5	92,2
2	" <i>abnormis</i> . .	—	20030 20,0	180 0,2	—	5045	5,05	5,8
3	" <i>simplex</i> . . .	—	2500 2,5	—	—	625	0,06	0,6
4	" <i>scabrosus</i> . .	430 3,4	77 0,6	770 6,2	—	319	2,5	0,3
5	" <i>curvisetus</i> . .	520 3,6	90 0,7	280 1,2	120 0,8	252	1,6	0,1
6	" <i>compressus</i> . .	390 0,8	—	—	480 0,9	217	0,4	
7	" <i>affinis</i>	53 0,1	—	200 0,6	60 0,2	78	0,2	
8	" <i>danicus</i>	—	—	50 0,2	105 0,4	39	0,15	
Общая численность . . .		36393	125167	141480	40765	94700		100
Общая биомасса		63,9	105,8	120,4	34,3		80,46	

Численность и биомасса хетоцеросов в ноябре 1953 г.
в Севастопольской бухте

Таблица 13

№№ п/п.	Горизонт в м В и д	Горизонт в м				В м³ в слое 0—14		% от об- щей чис- ленности
		0	5	10	14	числен. в тыс.	биомасса в мг	
1	<i>Chaetoceros socialis</i> f. <i>autumnalis</i>	11850 9,5	52758 42,2	325000 260	1072500 858	365529	292,4	99,4
2	" <i>abnormis</i> . .	—	—	2500 2,5	—	625	0,6	0,6
3	" <i>compressus</i> . .	—	—	736 1,5	522 1,0	315	0,6	
4	" <i>affinis</i>	—	26 0,08	544 1,6	—	143	0,42	
5	" <i>curvisetus</i> . .	—	388 0,7	—	252 1,8	160	1,1	
6	" <i>scabrosus</i> . .	—	78 0,6	512 4,0	—	14,8	1,1	0,45
7	" <i>danicus</i>	127 0,5	78 0,3	192 0,7	84 0,3	120	0,45	
Общая численность . . .		11977	53328	329484	1073388	367040		100
Общая биомасса		10,0	45,8	270,3	861,1		296,6	

Таблица 15.

Изменение численности и биомассы хетцеросов в Севастопольской бухте в 1953 году
(численность дана в тысячах клеток в м³, биомасса в мг/м³ в слое 0—14 м)

	З и м а		В е с н а				Л е т о				О с е н ь	
М е с я ц ы	XII	I	Ранняя		Поздняя		Раннее		Позднее		X	XI
			II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX		
Численность	37285	6031	546	122	1927	1149810	1900289	763	113052	482330	94700	367040
Биомасса	39,2	39,0	2,8	0,6	8,0	974,8	1520,84	4,2	278,6	2329,15	80,4	296,6

СХЕМА СЕЗОННОЙ СМЕНЫ ВИДОВ РОДА CHAETOCEROS В СЕВАСТОПОЛЬСКОЙ БУХТЕ В 1952 и 1953 гг.
(по сетным и батометрическим пробам)

№№ п/п.	Эколого-географическая характеристика	В и д	1 9 5 2 г о д												1 9 5 3 г о д											
			IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII			
1	(холодновод.)	Chaetoceros fallax																								
2	северо-бор.	" laciniosus	●																							
3	аркт.-бор.	" socialis f. vernalis .		▲																						
4	южн.-бор.	" anastomosans . . .																								
5	южн.-бор.	" Lauderī							●																	
6	(тепловод.)	" scabrosus						●	●																	
7	(тепловод.)	" insignis																								
8	(бореальн.)	" pelagicus							●																	
9	бореальн.	" constrictus																								
10	аркт.-бор.	" Wighamii																								
11	аркт.-бор.	" socialis f. autumnalis							●	●																
12	(тепловод.)	" abnormis																								
13	южн.-бор.	" peruvianus																								
14	(тепловод.)	" simplex v. calcitrans																								
15	бореальн.	" simplex																								
16	аркт.-бор.	" septentrionalis . .																								
17	аркт.-бор.	" compressus																								
18	бореальн.	" danicus	●																							
19	бореальн.	" densus																								
20	южн.-бор.	" affinis																								
21	(южн.-бор.)	" affinis f. Willei . .																								
22	южн.-бор.	" curvisetus		●					●																	

Условные обозначения: — нахождение в планктоне в 1952 и 1953 гг.; ● время массовой вегетации вида; ▲ время „цветения“.

*) В скобках указаны экологические характеристики недавно описанных для Черного моря видов.

Характер колебания численности хетоцеросов в течение года показывает, что наименьшее количество хетоцеросов в 1953 году наблюдалось в ранневесеннее время года (февраль—март), в апреле и июле (рис. 1, табл. 15).

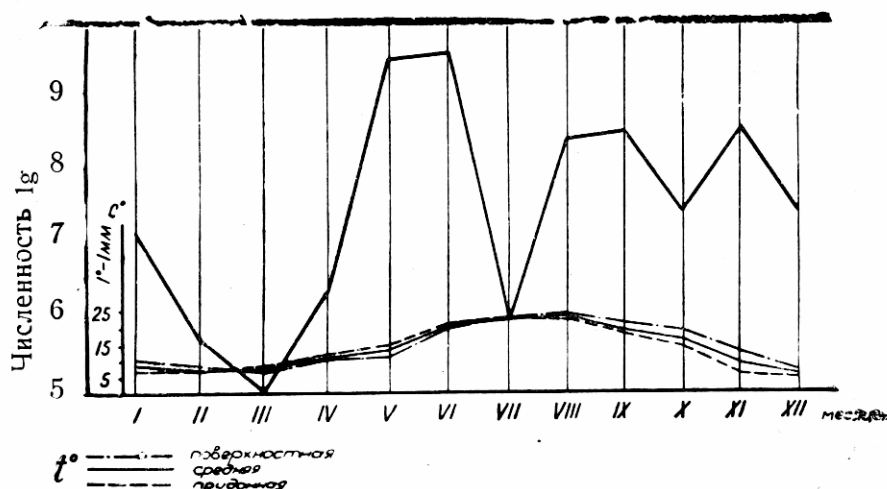


Рис. 1. Изменение численности хетоцеросов в Севастопольской бухте в 1953 году (численность дана в lg числа клеток в m^3 в слое 0—14 м, температура в градусах по Цельсию)

Хетоцеросы вегетировали наиболее обильно в поздневесеннее и раннелетнее время года, достигая наивысшей численности в первую половину июня. Второй максимум хетоцеросов наблюдался в период позднего лета (август—сентябрь), но он был меньше, чем весенний (рис. 1).

Иная картина наблюдается в распределении биомассы в течение года. Максимальная величина биомассы хетоцеросов отмечалась осенью (рис. 2, табл. 15). Это связано с тем, что в период весны развивался только *Ch. socialis f. vernalis*, и количество его было невелико — 4895000 кл./л, кроме того, клетки этого вида имеют незначительный вес. Этим и объясняется относительно низкая биомасса в весенний период.

Осенью, кроме *Ch. socialis f. autumnalis*, обильно вегетировал *Ch. curvisetus*, вес клетки которого превосходит вес клетки первого почти в 9 раз. Наибольшая численность и биомасса отмечались в бухте в те пе-

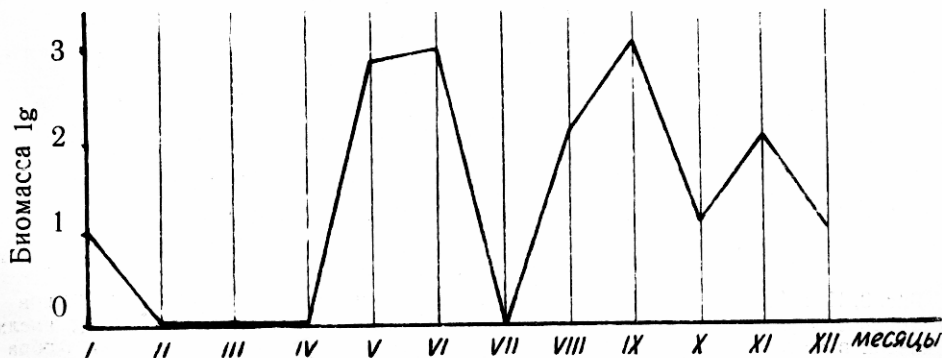


Рис. 2. Изменение биомассы хетоцеросов в Севастопольской бухте в 1953 году (биомасса дана в lg числа mg/m^3 в слое 0—14 м)

риоды, когда наблюдалось обильное развитие одного вида, как в мае—июне, или нескольких, как в августе и сентябре (рис. 3).

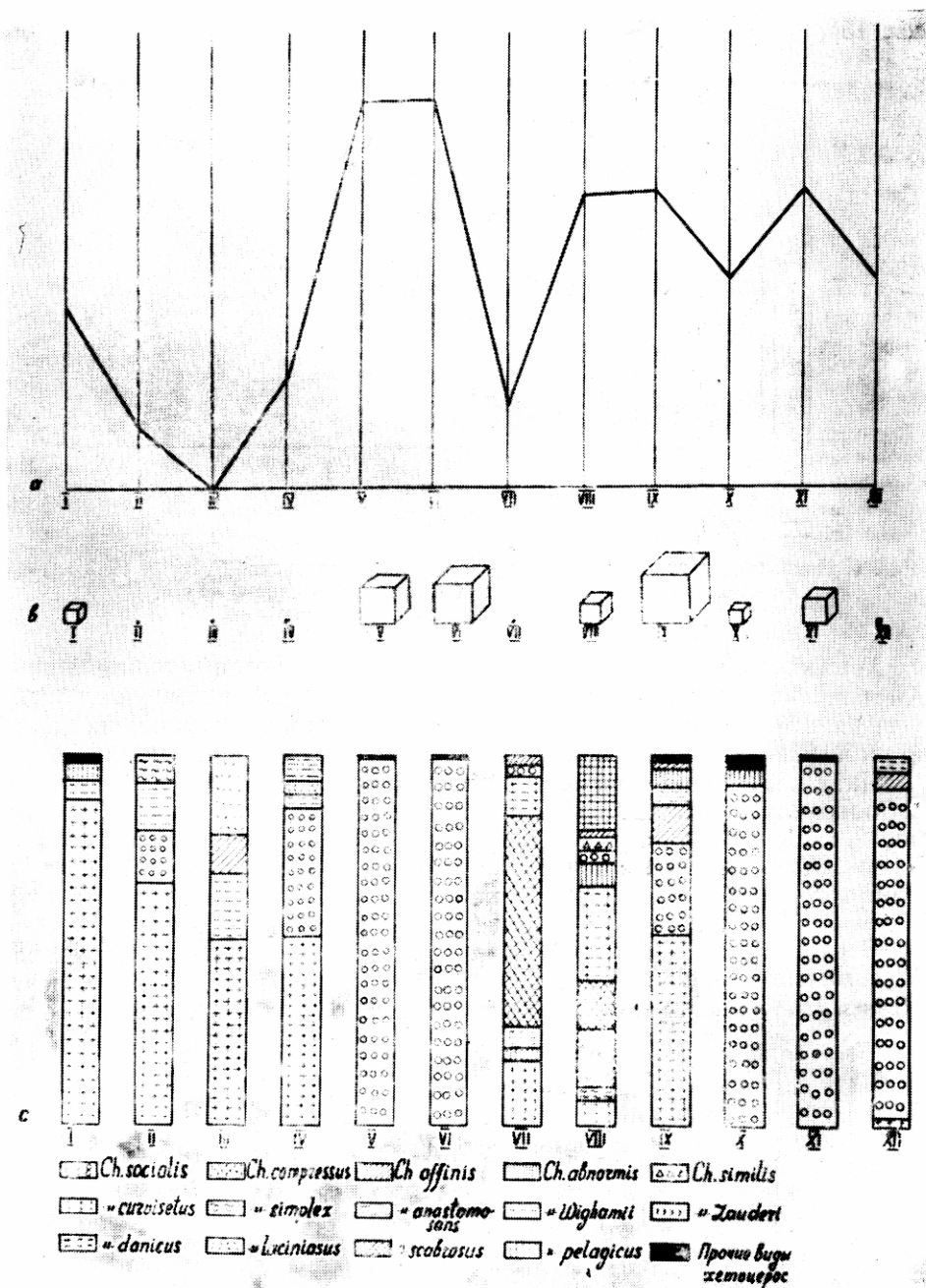


Рис. 3. Колебания численности (а), биомассы (в) и процентное соотношение видов хетоподов (с) в Севастопольской бухте в 1953 году (численность дана в 1 г числа клеток в м³ в слое 0—14 м, биомасса выражена кубическими диаграммами, ребра

кубов равны $\sqrt[3]{n}$, где n —число мг/м³ в слое 0—14 м, процент каждого вида вычислен от общей численности хетоподов в м³ в слое 0—14 м).

Среди хетоцеросов Севастопольской бухты можно выделить теплолюбивый и холодолюбивый комплексы. К первому относятся южно-бореальные: *Ch. affinis*, *Ch. curvisetus*, *Ch. anastomosans*, тепловодные: *Ch. scabrosus*, *Ch. insignis*, *Ch. abnormis* и бореальный вид *Ch. pelagicus*. Некоторые из них (*Ch. curvisetus*, *Ch. affinis*) вегетируют в планктоне в ничтожном количестве почти круглый год, но своей максимальной численности достигают только в позднелетнее время года, когда температура воды в бухте 21,5—25°. Теплолюбивый комплекс, состоящий из южно-бореальных видов, находит благоприятное время для своего развития в период максимального прогрева воды в бухте и сильной солнечной радиации. Эти условия могут считаться для видов этого комплекса оптимальными (температурный предел 19,8—25°, продолжительность дня от 15 часов 34 минут до 12 часов).

Холодолюбивый комплекс включает в себя бореальные виды: *Ch. danicus*, *Ch. simplex* и арктическо-бореальные виды: *Ch. septentrionalis*, *Ch. compressus*, *Ch. socialis*. В вегетации этой группы видов наблюдается приуроченность их максимального развития к весне и осени. У *Ch. danicus* незначительное увеличение количества происходит зимой, при температуре 7,2—10°. *Ch. compressus* также несколько возрастает в числе поздней осенью и зимой, при температуре 10,3—12°. Вообще представители холодолюбивого комплекса встречались в планктоне, когда температура воды колебалась от 7°2 до 19°8, а продолжительность дня — от 15 часов 10 минут до 8 часов 49 минут.

Итак, среди представителей рода *Chaetoceros* в Севастопольской бухте имеются виды как теплолюбивые, так и холодолюбивые. В этом свете интересно разобрать высказывания, которые относятся к характеристике экологии рода *Chaetoceros*. В статье Зернова «К вопросу о годовой смене черноморского планктона у Севастополя» род *Chaetoceros* характеризуется как холодолюбивый. Автор пишет: «Планктон холодной воды отмечается прежде всего массовостью *Chaetoceros*. При температуре выше 20° *Chaetoceros* нет» и «*Chaetoceros* характеризует зимний планктон, но в июне 1902 г. и в Триесте и в Севастополе он встречался в очень большом количестве и притом только в июне и в течение холодного времени года. Приходится или июнь отнести к зимним месяцам или же *Chaetoceros* не считать характерной формой для зимы; и то и другое, конечно, неправильно. Дело в том, что в июне месяце 1902 г. были необычные для июня холода в Севастополе, а, вероятно, и в Триесте (t° = 14°,7). Подходящими условиями воспользовался *Chaetoceros* и достиг пышного развития» (Зернов, 1904, стр. 4,6). Далее Зернов отмечает: «Эта диатомея является вообще, как известно, характерной формой для холодной воды. В 1903 году она громадными массами заполняла поверхность Черного моря у Севастополя исключительно в холодное время года. Мы находили ее в течение января, февраля, марта, апреля, т. е. когда температура воды в среднем 5°, 7°,2, 10°,4, последний раз она была найдена почти при 20°, летом ее не было и появилась снова при температуре воды в 18°,2» (Зернов, 1904, стр. 10). «Не могу не обратить внимание на одно крайне замечательное явление, доказывающее чрезвычайную чувствительность этого организма к холодной воде, вернее говоря, его постоянное нахождение в этой воде» (Зернов, 1904, стр. 11).

В последующих работах о холодолюбивости представителей р. *Chaetoceros* высказывался Рейнгард Л. В. (1910). Он писал: «Планктон бывает богатым в холодные месяцы и некоторые его представители появляются в очень большом количестве, это преимущественно виды рода *Chaetoceros*» (Рейнгард, 1910, стр. 13).

В работе Зернова отмечается, что охлаждение воды ведет за собой развитие самых разнообразных видов хетоцеросов (Зернов, 1913, стр. 152). Далее он пишет: «Редки случаи появления *Chaetoceros* у Севастополя летом. В Черном море расцвет *Chaetoceros* следует отнести к весне и осени, когда температуры являются для этого рода оптимальными и колеблются в пределах от 6 до 14°» (Зернов, 1913, стр. 156).

Никитин В. Н. (1939) отмечал обильную вегетацию хетоцеросов в Батумской бухте в летнее время (июнь—август).

Наиболее детальные сведения о сезонности хетоцеросов сообщены в работе Морозовой-Водяницкой (1948), правда, ею затронута экология только массовых форм хетоцеросов. Анализируя сезонные биологические показатели в бухтах Черного моря, Н. В. Морозова-Водяницкая пишет: «Сезонный показатель биологической зимы в бухтах Черного моря 1.6—3.5. В фитопланктоне наблюдается большое видовое разнообразие. Преобладают диатомовые виды рода *Chaetoceros*» (Морозова-Водяницкая, 1948, стр. 126). Далее она сообщает: «Сезонный показатель биологической ранней весны 10—15. В фитопланктоне диатомовые *Sceletonea costatum* и виды *Chaetoceros* дают цветение моря» и «Сезонный показатель поздней весны 46—55. Массовое развитие *Chaetoceros radians* дает цветение моря» (Морозова-Водяницкая, 1948, стр. 127). При оценке летнего, позднелетнего и осеннего сезонов хетоцеросы не упоминаются, хотя в главе «Сезонные изменения состава и численности фитопланктона» автор отмечает массовую вегетацию *Ch. socialis* и *Ch. curvisetus* с сентября по декабрь, а также отмечается нахождение в планктоне небольших количеств *Ch. curvisetus* летом.

Как видно из вышеизложенного, хетоцеросы констатировались в значительном количестве в планктоне большинством исследователей преимущественно в зимне-весеннее и осеннее время года, в период низких температур. Эти цифры привели Зернова С. А. (1904, 1913), Рейнгарда Л. В. (1910), Морозову-Водяницкую Н. В. (1948) к выводу, что род *Chaetoceros* является в целом холодолюбивым. В результате нескольких лет наблюдений за хетоцеросами в Севастопольской бухте выяснено, что, хотя максимальное развитие хетоцеросов приходится на поздне-весеннее и осеннее время года, виды р. *Chaetoceros* обильно вегетируют и в период позднего лета, давая высокую численность (113052—482330 тыс. кл. в м³ в слое 0—14 м) и биомассу (278,6—2329,6 мг/м³ в том же слое). Причем, позднелетняя вегетация хетоцеросов протекает при температуре воды +24—25°.

Этот факт заставляет полагать, что характеристика всего рода *Chaetoceros*, как холодолюбивого, не точна. Род *Chaetoceros*, столь богатый видами, нельзя считать однородным в температурном отношении. Виды этого рода обладают различной экологией, различными требованиями к температуре, свету и другим факторам среды. Наличие холодолюбивых и теплолюбивых элементов внутри рода очевидно. Ход смены качественного состава хетоцеросов в течение года (табл. 14) целиком подтверждает это. Наличие же позднелетнего максимума в вегетации хетоцеросов при температуре воды 25° противоречит мнению Зернова (1913) об оптимальных температурах для рода *Chaetoceros* в пределах 6—14°. Говорить об оптимальных температурах для всего рода, мне кажется, не совсем верно, надо иметь в виду виды данного рода и, рассматривая экологию видов, причислять их к холодолюбивому или к теплолюбивому комплексам.

В литературе по фитопланктону Черного моря почти нет сведений от-

носительно годовой смены хетоцеросов в различных районах моря. Отмечаются только периоды массового развития или цветения некоторых видов.

Несколько более подробно разобрана картина сезонности хетоцеросов в районе Карадага Стройкиной (1950). Автором выделяются массовые формы, дающие бурное цветение, — это *Ch. curvisetus*, *Ch. affinis*, *Ch. danicus*, *Ch. compressus*. Проанализировав количественные данные, приводимые Стройкиной, можно согласиться с тем, что только *Ch. curvisetus* дает значительное развитие (1010 клеток в литре), остальные же виды, отмеченные ею как массовые, встречаются в планктоне в таком количестве, что приходится говорить о их бедности, но никак не об обилии (например, *Ch. danicus* насчитывалось всего 247—276 кл./л, *Ch. compressus* — только 55 кл./л).

Периоды вегетации некоторых хетоцеросов в районе Карадага, указанные в работе Стройкиной (1950), совпадают с таковыми в Севастопольской бухте.

Причины сезонности фитопланктонных организмов в течение года выяснены пока недостаточно. Для автотрофных организмов, каковыми являются и хетоцеросы, первостепенное значение имеет количество и качество солнечного света, попадающего на поверхность моря в различное время года, а также изменение температуры воды и количества биогенных элементов в ней. Кроме того, не последнее значение имеют, вероятно, изменения химизма поверхностной иловой пленки—места скопления покоящихся спор. Пока неизвестно, что заставляет прорасти покоящиеся споры и, в частности, споры хетоцеросов и каким образом происходит этот процесс. Не ясно, прорастают ли споры непосредственно в вегетативную цепочку или сначала образуется ауксоспора, а затем уже из нее формируется вегетативная колония. Возможно, что в природе наблюдаются оба предполагаемых варианта. Вопрос этот очень интересен, и разрешение его будет способствовать пониманию биологии неритических видов диатомовых и, в частности, их сезонности.

Изменение количества и качества света, по-видимому, влияет не только на интенсивность фотосинтеза, но и на пигментную систему хетоцеросов. При наблюдениях в бухте за развитием хетоцеросов мной было обращено внимание на изменение окраски хроматофоров некоторых видов хетоцеросов в различные сезоны года. Так, одни и те же виды (*Ch. socialis* и *Ch. curvisetus*) в летнее время года были окрашены в бурый цвет с зеленым оттенком, в период осени — в оливково-бурый с желтым оттенком. Изменение окраски хроматофоров связано, вероятно, с адаптацией пигментной системы в различные сезоны года к количеству и качеству солнечного света. Известно, что при переходе от лета к зиме происходит относительное увеличение инфракрасных и красных лучей и уменьшение желтых, зеленых, сине-фиолетовых и ультрафиолетовых лучей, а также изменение интенсивности солнечного света. Изменение количества и качества солнечной радиации зависит от высоты солнцестояния в различные месяцы года. Смещение в сторону красных лучей происходит при уменьшении высоты солнцестояния как в течение суток, так и в продолжение года, а также и при перемещении от экватора к полюсам (Клешнин, 1954).

Исследованиями Мотес и Сагромского (Motes und Sagromskii, 1941, цитир. по Рабиновичу, 1951) в условиях эксперимента показано, что хетоцеросы меняют цвет хроматофоров при освещении их светом различного цвета. Так, темнобурые при зеленом свете, они изменяются до желтого цвета при красном свете, и это изменение вызывается сдвигом в отношении хлорофилл: каротиноиды. Возможно, подобное явление происходит и

у хетоцеросом осенью в Севастопольской бухте, когда хроматофоры клеток приобретали желтый оттенок. Явление это очень сложное и для своего разрешения нуждается в тщательном биохимическом исследовании. Приспосабливаются ли хетоцеросы, изменяя цвет своих хроматофоров, к изменениям интенсивности и окраски света или здесь имеют место какие-то иные процессы — вопрос будущих исследований.

Из изложенного выше материала можно сделать следующее заключение.

В районе Севастопольской бухты наблюдалась сезонная смена видов хетоцеросов. Среди компонентов сезонных группировок хетоцеросов в определенное время года намечались доминирующие и сопутствующие виды. Наиболее богатый систематический состав хетоцеросов отмечался в позднелетний период (август—сентябрь).

В весеннее и осеннее время в планктоне преобладали компоненты холодолюбивого комплекса, преимущественно бореальные и арктическо-бореальные виды. Температурные пределы вегетации этого комплекса колебались от 6 до 19°С.

Планктон позднелетнего сезона характерен вегетацией хетоцеросов, принадлежащих к теплолюбивому комплексу, среди последних преобладали южно-бореальные виды с температурными пределами от 10 до 25°С.

Внезапное резкое понижение температуры воды в период массового развития какого-либо вида *Chaetoceros* вызывает интенсивное образование покоящихся спор, а также отмирание большей части клеток данного вида.

Наибольшая численность и биомасса хетоцеросов наблюдались в поздневесеннее и позднелетнее время года. Отмечалась такая закономерность: чем обильнее вегетировал какой-либо вид хетоцеросов, тем на большую глубину он распространялся.

Род *Chaetoceros* в целом нельзя считать холодолюбивым. Среди его представителей имеются виды, которые принадлежат как к теплолюбивому, так и к холодолюбивому комплексам.

Вегетация хетоцеросов в Черном море у Севастополя носит ярко выраженный бициклический характер, свойственный морям бореального типа.

ЛИТЕРАТУРА

- Зернов С. А., 1904. К вопросу о годичной смене черноморского планктона у Севастополя. Изв. Акад. Наук, 20 т.
- Зернов С. А., 1913. К вопросу об изучении жизни Черного моря. Зап. Акад. Наук.
- Клешнин А. Ф., 1954. Растение и свет. АН СССР, М.-Л.
- Михайловская З. Н., 1936. Фитопланктон Новороссийской бухты и его вертикальное распространение. Тр. Новорос. биол. ст., т. XI, вып. I.
- Морозова-Водяницкая Н. В., 1940. Некоторые результаты количественных исследований фитопланктона в Черном море. Тр. Новорос. биол. ст., т. II, вып. III.
- Морозова-Водяницкая Н. В., 1948. Фитопланктон Черного моря. Часть I. Фитопланктон в районе Севастополя и общий обзор фитопланктона Черного моря. Тр. Севастопольск. биол. ст. АН СССР, т. VI.
- Морозова-Водяницкая Н. В., 1954. Фитопланктон Черного моря. Часть II. Тр. Севастопольск. биол. ст. АН СССР, т. VII.
- Никитин В. Н., 1939. Планктон Батумской бухты и его годовые количественные изменения. Сборн., посвящ. научн. деят. Книповича, Москва.
- Прошкина-Лавренко А. И., 1955. Диатомовые водоросли планктона Черного моря. АН СССР, М.-Л.
- Рабинович Е., 1951. Фотосинтез. т. I, Москва.
- Рейнгард Л. В., 1909. Фитопланктон Черного моря, Керченского пролива, Босфора и Мраморного моря. Тр. общ. испыт. природы при Харьковском ун-те, т. 13.
- Стройкина В. Г., 1950. Фитопланктон Черного моря в районе Карадага и его сезонная динамика. Тр. Карадаг. биол. ст. АН УССР, вып. X.