

УДК 581 (262.5)

Л. И. РЯБУШКО, И. И. БАБИЧ, В. И. РЯБУШКО, Л. Л. СМЕРНОВА

Ин-т биологии южных морей им. А. О. Ковалевского НАН Украины,
Украина, 99011 Севастополь, пр. Нахимова, 2

ФИТОПЛАНКТОН БУХТЫ КАЗАЧЬЯ ЧЕРНОГО МОРЯ (УКРАИНА)

Исследована годовая динамика видового состава, численности и биомассы фитопланктона в районе расположения вольеров с морскими млекопитающими и мидийных коллекторов в бухте Казачья Черного моря на глубине 0,5–4,5 м. Обнаружено 74 таксона отделов *Dinophyta*, *Bacillariophyta* и *Chrysophyta*. В течение года по плотности и биомассе доминировали 23 вида микроводорослей. По числу видов преобладали динофитовые (более 50 %), однако по плотности и биомассе фоновобразующей группой фитопланктона были диатомовые водоросли. Индекс видового разнообразия Шеннона коррелирует с сезонными изменениями температуры, достигая максимума ($H' = 4,26$) в августе и минимума ($H' = 0,54$) в январе. Сезонная сукцессия фитопланктона характеризуется двумя максимумами – весенним по численности ($7,3 \cdot 10^9$ кл. $\cdot$ м $^{-3}$) и летним по биомассе ($14,4$ г $\cdot$ м $^{-3}$). В летний период значительное увеличение биомассы за счет крупноклеточных форм микроводорослей *Pseudonitzschia*, *Pseudosolenia*, *Proboscia*, *Ceratium* и др. связано с селективным выеданием мелкого фитопланктона моллюсками-фильтраторами. В прибрежном мелководье размерная структура фитопланктона может контролироваться в отдельные сезоны года трофическими отношениями между продуцентами и консументами.

Ключевые слова: фитопланктон, структура сообщества, биогенные элементы, Черное море.

Введение

Фитопланктон играет существенную роль в жизни водоемов, как показатель трофности, качества и продуктивности акваторий. Однако нерегулируемые антропогенные нагрузки приводят к нарушению баланса продукционно-деструкционных процессов, что вызывает структурные изменения в экосистеме Черного моря, в том числе и среди автотрофных организмов. Поверхностные стоки различного происхождения часто являются критическими по химическому составу для локальных акваторий, так как они существенно изменяют химический и биологический режим прибрежных вод моря.

Повышенные концентрации биогенных элементов в воде влияют как на биоту, в том числе на планктонные микроводоросли, так и на качество среды (Прошкина-Лавренко, Алфимов, 1954; Алфимов, 1959; Bodeanu, 1984, 1993; Сеничкина, 1994; Смирнова и др., 1999). Фитопланктон способен трансформировать азот- и фосфорсодержащие соединения и таким образом принимать участие в самоочищении водных экосистем. Исследования микроводорослей в прибрежных районах Черного моря необходимы с практической точки зрения, поскольку мелководья являются перспективными акваториями для развития аквакультуры моллюсков-фильтраторов. Поэтому в местах культивирования мидий и устриц необходимо проводить мониторинг абиотических и биотических параметров водной среды.

Изучение фитопланктона Черного моря имеет многолетнюю историю. Ряд работ проведен в прибрежном мелководье Крымского побережья (Морозова-Водяницкая, 1948, 1954; Ковалева, 1969; Сеничева, 1971; Сеничкина, 1994; Георгиева, Сеничкина, 1996; и др.). Вместе с тем, в связи с изменяющимися условиями их обитания необходимы новые сведения о состоянии биоты, в том числе фитопланктона. Данная работа выполнена в рамках комплексной программы исследования структурных характери-

стик микрофитобентоса и фитопланктона как единого эколого-флористического комплекса микроводорослей Черного моря и является вторым сообщением по этой проблеме (Смирнова и др., 1999). Цель настоящей статьи – рассмотреть сезонную динамику структурных характеристик фитопланктона в прибрежной зоне моря и зависимость их изменений от некоторых экологических факторов.

Материалы и методы

Исследования проводили в б. Казачья (близ г. Севастополя) Крымского побережья Черного моря в районе расположения вольеров с морскими млекопитающими Государственного океанариума Украины и коллекторов фермы по культивированию моллюсков. Пробы воды отбирали ежемесячно с июня 1995 по май 1996 гг. на стационарной станции в береговой части бухты на глубине 0,5; 2,5 и 4,5 м в местах повышенной концентрации биогенных элементов (Смирнова и др., 1999). Отбор проб проводили с помощью шлангового пробоотборника. Пробы воды объемом 1,5 л концентрировали на воронке обратной фильтрации с использованием ядерных (нуклеопоровых) фильтров с диаметром пор 1 мкм (Сорокин, 1979). Обработку проб фитопланктона проводили в световом микроскопе на счетной пластинке в капле объемом 0,1 мл в двух повторностях. Биомассу фитопланктона определяли стандартным объемным методом (Макарова, Пичкилы, 1970; Сеничкина, 1978). Всего собрано 39 количественных и 78 качественных проб. Одновременно в пробах определяли концентрацию биогенных элементов (Смирнова и др., 1999). Обработано также 180 гидрохимических проб. Для учета структурных показателей фитопланктона использовали индекс видового разнообразия Шеннона (H') (Shanon, Weaver, 1949).

Результаты

В течение годового цикла в фитопланктоне б. Казачья обнаружено 74 вида микроводорослей, принадлежащих к отделам: *Dinophyta* – 37 видов, 15 родов; *Bacillariophyta* – 28 видов, 16 родов; *Chrysophyta* 9 видов, 9 родов (табл. 1). Наиболее богат видами ($S=39$) летний сезон, наименьшее число видов ($S=6$) найдено зимой (рис. 1). На протяжении года преобладали диатомовые и динофитовые водоросли. Наибольшее число видов принадлежит родам *Chaetoceros* Ehr. (7 видов) и *Nitzschia* Hass. (4 вида). Из динофитовых ведущее место занимают роды *Gymnodinium* Stein (6 видов), *Protoperidinium* Bergh. (5), по 4 вида – роды *Glenodinium* Ehr. и *Prorocentrum* Ehr. Значения индекса видового разнообразия фитопланктона хорошо коррелируют с сезонными изменениями температуры (рис. 2). Высокое видовое разнообразие микроводорослей отмечено летом с максимумом индекса Шеннона ($H'=4,26$) в августе. Зимний комплекс характеризуется бедным видовым составом и низкими значениями индекса (H' менее 1,80) с минимумом ($H'=0,54$) в январе.

Сезонная динамика фитопланктона характеризуется двумя пиками – весенним и летним (рис. 3, 4). По плотности и биомассе доминировало 23 вида водорослей, из них диатомовых – 12 видов, динофитовых – 9, золотистых – 2 (табл. 2). Максимальные значения плотности ($7,3 \cdot 10^9$ кл $\cdot$ м $^{-3}$) и биомассы ($14,4$ г $\cdot$ м $^{-3}$) отмечены в апреле на глубине 0,5 м при температуре воды $10,5^\circ\text{C}$ и в августе на глубине 2,5 м при температуре воды $23,5^\circ\text{C}$. Минимальная плотность ($16 \cdot 10^6$ кл $\cdot$ м $^{-3}$) и биомасса ($42,7$ мг $\cdot$ м $^{-3}$) наблюдались в декабре на глубине 4,5 м при температуре воды 9°C .

Таблица 1. Список видов фитопланктона бухты Казачья Черного моря (по оригинальным данным, полученным в 1995-1996 гг.)

Таксон	Месяц											
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
DINOPHYTA*												
<i>Amphidinium longum</i> Lohm. [= <i>A. acutum</i> Lohm.]	-	-	+	-	-	+	+	+	+	-	-	-
<i>A. operculatum</i> Clap. et Lachm. [= <i>A. klebsii</i> Kof. et Sw.]	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-
<i>Amphidinium</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Ceratium furca</i> (Ehr.) Clap. et Lachm.	-	-	-	-	-	+	-	+	+	+	-	-
<i>C. fusus</i> (Ehr.) Dujard	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>C. tripos</i> (O.T. Müll.) Nitzsch.	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-
<i>Dinophysis caudata</i> Saville-Kent	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>D. ovata</i> Clap. et Lachm. [= <i>Phalacroma ovatum</i> (Clap. et Lachm.) Jørg.]	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>P. pulchella</i> (Lebour) Balech [= <i>Phalacroma pulchellum</i> Lebour]	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-
<i>Diplopsalis lenticula</i> Bergh [= <i>Glenodinium lenticula</i> (Bergh) Schill.]	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Glenodinium paululum</i> Lind.	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-
<i>G. pilula</i> (Ostf.) Schill.	-	-	-	-	+	+	+	+	+	-	-	-
<i>Glenodinium</i> sp.	-	+	-	-	+	-	-	+	+	-	-	-
<i>Gonyaulax minima</i> Matz.	-	+	-	-	+	-	+	-	-	+	-	-
<i>G. spinifera</i> (Clap. et Lachm.) Dies.	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-
<i>Gymnodinium kowalevskii</i> Pitz.	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>G. lacustre</i> Schill.	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>G. najadeum</i> Schill.	-	+	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-
<i>G. simplex</i> (Lohm.) Kof. et Sw.	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	+
<i>Gymnodinium</i> sp. 1	-	+	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-
<i>Gymnodinium</i> sp. 2	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Gyrodinium fissum</i> (Lev.) Kof. et Sw.	-	+	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-
<i>G. fusiforme</i> Kof. et Sw.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	+
<i>G. pingue</i> (Shütt.) Kof. et Sw.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Heterocapsa triquetra</i> (Ehr.) Stein	-	-	-	-	+	-	+	+	-	-	+	-
<i>Lingulodinium polyedra</i> (Stein) Dodge [= <i>Gonyaulax polyedra</i> Stein]	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Oxytoxum longum</i> Schill.	-	-	+	-	-	-	+	+	-	-	-	-
<i>Prorocentrum compressum</i> (Bail.) Abe ex Dodge [= <i>Exuviaella compressa</i> (Bail.) Ostf.]	-	-	-	-	+	+	-	+	+	+	-	-
<i>P. cordatum</i> (Ostf.) Dodge [= <i>Exuviaella cordata</i> Ostf.]	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>P. lima</i> (Ehr.) Dodge [= <i>Exuviaella marina</i> Cienk.]	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-
<i>P. micans</i> Ehr.	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Protoperidinium bipes</i> (Pauls.) Balech [= <i>Peridinium minusculum</i> Pav.]	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. crassipes</i> (Kof.) Balech [= <i>Peridinium crassipes</i> Kof.]	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>P. globulus</i> (Stein) Balech [= <i>Peridinium globulus</i> Stein]	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. steinii</i> (Jørg.) Balech [= <i>Peridinium steinii</i> Jørg.]	-	-	+	+	+	-	-	+	-	-	-	-

Продолжение табл. 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Protoperidinium</i> sp.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Scrippsiella trochoidea</i> (Stein) Balech [= <i>Peridinium trochoideum</i> (Stein) Lemm.]	-	+	+	-	+	+	-	+	+	-	+	-
BCEГО DINOPHYTA, ed.	2	10	7	8	13	13	16	20	12	5	7	4
BACILLARIOPHYTA												
<i>Chaetoceros affinis</i> Lauder	-	-	+	-	+	+	+	+	+	-	-	-
<i>Ch. compressus</i> Lauder	-	-	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-
<i>Ch. curvisetus</i> Cl.	-	-	-	-	+	+	+	+	+	-	-	+
<i>Ch. diversus</i> Cl.	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Ch. laciniosus</i> Schütt	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Ch. socialis</i> Lauder	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-
<i>Chaetoceros</i> sp.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Cerataulina pelagica</i> (Cl.) Hendey	-	-	-	-	+	+	-	+	+	+	+	-
<i>Coscinodiscus granii</i> Gough	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Coscinodiscus</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Cyclotella caspia</i> Grun.	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cylindrotheca closterium</i> (Ehr.) Reim. & Lewin	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Diatoma elongatum</i> (Lyngb.) Ag.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Entomoneis paludosa</i> (W. Sm.) Reim.	-	+	+	+	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Leptocylindrus danicus</i> Cl.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>L. minimus</i> Gran	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Licmophora abbreviata</i> Ag.	+	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Navicula pennata</i> A.S. var. <i>pontica</i> Mereschkowsky	-	+	+	+	+	-	-	+	+	-	+	+
<i>Nitzschia longissima</i> (Bréb.) Ralfs	-	-	-	+	+	-	-	+	-	-	-	+
<i>N. tenuirostris</i> Mereschkowsky	+	+	+	+	+	+	+	-	+	-	-	-
<i>Pleurosigma elongatum</i> W. Sm.	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Proboscia alata</i> (Bright.) Sundstrom [= <i>Rhizosolenia alata</i> Bright.]	-	+	+	-	-	-	+	+	+	+	-	-
<i>Pseudonitzschia delicatissima</i> (Cl.) Heiden [= <i>Nitzschia delicatissima</i> Cl.]	-	+	+	+	+	+	+	+	-	-	+	-
<i>P. seriata</i> (Cl.) H. Peragallo [= <i>Nitzschia seriata</i> Cl.]	-	+	+	+	+	-	-	+	-	-	-	-
<i>Pseudosolenia calcar-avis</i> (Schultze) Sundstrom [= <i>Rhizosolenia calcar-avis</i> Schultze]	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	+	-
<i>Skeletonema costatum</i> (Grev.) Cl.	+	+	+	+	-	-	+	-	+	+	-	+
<i>Striatella interrupta</i> (Ehr.) Heib.	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Thalassionema nitzschioides</i> (Grun.) Mereschkowsky	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+
BCEГО BACILLARIOPHYTA, ed.	4	10	11	11	11	8	16	13	9	4	5	5
CHRYSTOPHYTA												
<i>Acanthoica acanthos</i> (Schill.) Defl.	-	-	-	-	+	-	+	+	-	-	-	-
<i>Calyptrosphaera oblonga</i> Lohm.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+
<i>Coccolithus fragilis</i> Lohm.	-	+	-	+	+	+	+	+	+	-	+	-
<i>Distephanus speculum</i> (Ehr.) Haeck.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Deutschlandia stenophylla</i> Schill.	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Emiliania huxleyi</i> (Lohm.) Hay et Mohler	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Pontosphaera echinofera</i> Schill.	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-
<i>Rhabdosphaera longistilis</i> Schill.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Syracosphaera subsalsa</i> Conrad.	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
ВСЕГО CHRYSTOPHYTA, ед.	-	1	1	4	3	3	7	3	2	-	2	1
ВСЕГО видов микроводорослей, ед.	6	21	19	23	27	24	39	36	23	9	14	10

*Номенклатура *Dinophyta* приведена по Г.В. Коноваловой (1998).

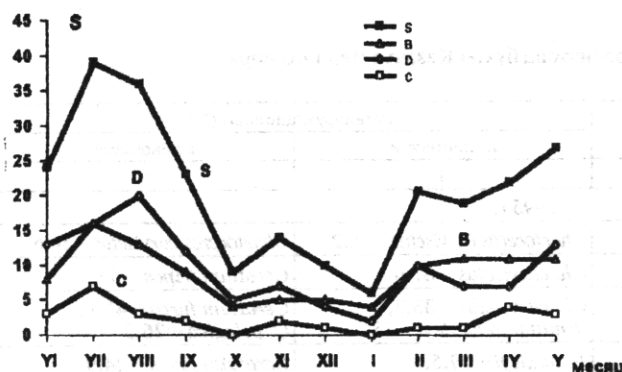


Рис. 1. Сезонная динамика числа видов (S) фитопланктона бухты Казачья Черного моря: B – *Bacillariophyta*, D – *Dinophyta*, C – *Chrysophyta*.

достигавшая от 50 до 80 % общего фитопланктона (см. табл. 2). Летом и осенью динофитовые и золотистые водоросли вместе с диатомовыми доминировали по числу видов, плотности и биомассе. Динофитовые превосходили по численности диатомовые в верхних горизонтах моря лишь в октябре за счет массового развития круглогодично вегетирующего вида *Prorocentrum cordatum*, составляющего более 50 % численности других микроводорослей, который является индикатором органического загрязнения вод (Bodeanu, 1993).

В летне-осенний период высокая биомасса образуется за счет диатомей *Chaetoceros curvisetus*, *Ch. affinis*, *Pseudosolenia calcar-avis*, *Proboscia alata* и динофитовых рода *Ceratium* Schrank (см. табл. 2). Летом из золотистых водорослей в массовых количествах развивались кокколитофориды. В течение

По средним показателям плотности и биомассы группа диатомовых водорослей на порядок превосходила группу динофитовых (рис. 5, 6). Центрическая диатомея *Skeletonema costatum*, достаточно устойчивая к колебаниям освещенности и температуры (Hegscth., Sakshaug, 1983), доминировала зимой, составляя 80-90 % общей численности фитопланктона. Весной, особенно в марте и мае, монодоминантной по плотности и биомассе была пеннатная диатомея *Pseudonitzschia seriata*,

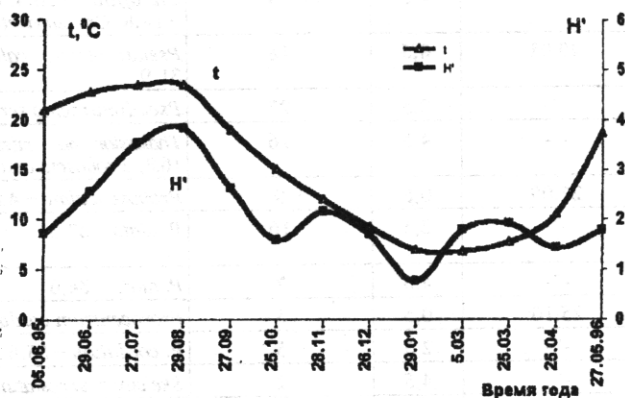


Рис. 2. Сезонная динамика температуры (t, °C) и индекса видового разнообразия (H') фитопланктона бухты Казачья Черного моря.

июня все горизонты глубин были заселены круглогодично встречающейся *Emiliania huxleyi*, которая достигала от 14 до 40 % численности микроводорослей. Она является одной из массовых форм фитопланктона Черного моря, хотя из-за мелких размеров клеток ее биомасса не достигает больших величин (Морозова-Водяницкая, Белогорская, 1957). По биомассе доминировали динофитовые родов *Ceratium* (*C. tripos*, *C. furca* и круглогодично вегетирующие *Gyrodinium fusiforme* и *Scrippsiella trochoidea*. В течение года, особенно в осенне-зимний сезон, в размерной структуре фитопланктонного сообщества преобладали мелкие водоросли (до 74 %), длиной менее 50 мкм. В зимне-весенний период соотношение числа мелких и крупных клеток фитопланктона примерно одинаковое.

Таблица 2. Доминирующие виды фитопланктона бухты Казачья Черного моря

Дата	Глубина, м	Число видов, ед.	Доминирующие виды (%)	
			по плотности	по биомассе
1	2	3	4	5
1995 г.				
05.06.	0,5	9	<i>Chaetoceros curvisetus</i> – 78,2	<i>Chaetoceros curvisetus</i> – 56,6
"	2,5	6	<i>Ch. curvisetus</i> – 67,6	<i>Ceratium tripos</i> – 53,2
"	4,5	6	<i>Ch. curvisetus</i> – 33,3, <i>Emiliania huxleyi</i> – 25	<i>Ceratium furca</i> – 41,1, <i>C. pelagica</i> – 26,3
29.06	0,5	11	<i>E. huxleyi</i> – 39,5, <i>Thalassionema nitzschioides</i> – 23,3	<i>Ceratium fusus</i> – 24,9
"	2,5	17	<i>Th. nitzschioides</i> – 18,3, <i>Gymnodinium simplex</i> – 17,6, <i>Prorocentrum cordatum</i> – 14,0	<i>Emiliania huxleyi</i> – 14,0
"	4,5	7	<i>E. huxleyi</i> – 46,7	<i>Gyrodinium fusiforme</i> – 55,0
27.07	0,5	17	<i>Chaetoceros affinis</i> – 32,1	<i>Chaetoceros affinis</i> – 37,0
"	2,5	22	<i>Ch. affinis</i> – 31,9	<i>Coscinodiscus granii</i> – 51,0
"	4,5	19	<i>Ch. affinis</i> – 16,4, <i>Ch. socialis</i> – 14,8, <i>Ch. curvisetus</i> – 9,8	<i>Pseudosolenia calcar-avis</i> – 44,5
29.08	0,5	18	<i>Pseudosolenia calcar-avis</i> – 31,9	<i>P. calcar-avis</i> – 86,2
"	2,5	27	<i>Pseudonitzschia seriata</i> – 14,9	<i>P. calcar-avis</i> – 73,0
"	4,5	16	<i>Thalassionema nitzschioides</i> – 16,3, <i>Proboscia alata</i> – 16,3	<i>P. calcar-avis</i> – 69,4
27.09	0,5	9	<i>Proboscia alata</i> – 43,3	<i>Proboscia alata</i> – 68,0
"	2,5	16	<i>P. alata</i> – 37,3	<i>Pseudosolenia calcar-avis</i> – 58,5, <i>Proboscia alata</i> – 38,5
"	4,5	7	<i>P. alata</i> – 34,6	<i>P. alata</i> – 86,5
25.10	0,5	5	<i>Prorocentrum cordatum</i> – 42,1	<i>P. alata</i> – 53,4
"	2,5	5	<i>P. cordatum</i> – 55,6	<i>P. alata</i> – 48,3
"	4,5	2	<i>Skeletonema costatum</i> – 72,7	<i>Prorocentrum cordatum</i> – 74,2
28.11	0,5	10	<i>Pseudonitzschia seriata</i> – 42,9	<i>Pseudosolenia calcar-avis</i> – 56,4
"	2,5	5	<i>Navicula pennata</i> var. <i>pontica</i> – 33,3	<i>Cerataulina pelagica</i> – 47,7
"	4,5	6	<i>Cerataulina pelagica</i> – 68,8	<i>C. pelagica</i> – 50,7
26.12	0,5	3	<i>Skeletonema costatum</i> – 71,4	<i>Gyrodinium fusiforme</i> – 62,1
"	2,5	5	<i>Prorocentrum micans</i> – 20	<i>Prorocentrum micans</i> – 75,5
"	4,5	3	<i>Calyptrosphaera oblonga</i> – 33,3	<i>Calyptrosphaera oblonga</i> – 50

Окончание табл. 2

1	2	3	4	5
1996 год				
29.01	0,5	6	<i>Skeletonema costatum</i> – 84,2	<i>Licmophora abbreviata</i> – 60
"-	2,5	3	<i>S. costatum</i> – 90,2	<i>L. abbreviata</i> – 65,9
"-	4,5	5	<i>Thalassionema nitzschioides</i> – 86,3	<i>L. abbreviata</i> – 57,1
05.03	0,5	10	<i>Pseudonitzschia seriata</i> – 58,1	<i>Pseudonitzschia seriata</i> – 55,8
"-	2,5	13	<i>P. seriata</i> – 42,5	<i>P. seriata</i> – 52,0
"-	4,5	14	<i>P. seriata</i> – 49,6	<i>P. seriata</i> – 39,7
25.03	0,5	4	<i>P. seriata</i> – 69,2	<i>P. seriata</i> – 44,6
"-	2,5	6	<i>P. seriata</i> – 43,5	<i>P. seriata</i> – 69,2
"-	4,5	16	<i>P. delicatissima</i> – 51,0	<i>Licmophora abbreviata</i> – 27,6
25.04	0,5	14	<i>P. seriata</i> – 69,4	<i>Pseudonitzschia seriata</i> – 68,9
"-	2,5	8	<i>Skeletonema costatum</i> – 61,5	<i>Protoperidinium globolum</i> – 43,7
"-	4,5	11	<i>Pseudonitzschia seriata</i> – 70,6	<i>Pseudonitzschia seriata</i> – 77,6
27.05	0,5	12	<i>P. seriata</i> – 53,7	<i>Scrippsiella trochoidea</i> – 21,3
"-	2,5	15	<i>P. seriata</i> – 54,6	<i>Pseudonitzschia seriata</i> – 54,3
"-	4,5	15	<i>P. seriata</i> – 57,0	<i>P. seriata</i> – 46,4

Обсуждение

Обогащение вод органическим веществом (образующимся в результате жизнедеятельности млекопитающих животных Океана-риума и культивируемых мидий) оказывает существенное влияние на развитие микроводорослей б. Казачья (Смирнова и др., 1999). Максимальная биомасса фитопланктона ($14423 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$) в 1,5 раза превышала биомассу ($8875 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$) фитопланктона

Севастопольской бухты (Ковалева, 1969), в то время как численность микроводорослей была почти в 3 раза ниже. В летне-осенний период ведущее место по биомассе занимают крупные формы диатомовых и динофитовых водорослей – *Pseudosolenia calcar-avis*, *Ceratium tripos*, *C. fusus*. Эти виды не входят в спектр питания моллюсков-фильтраторов мидий (Морозова-Водяницкая, 1954; Биология ..., 1989). Поэтому эти микроводоросли вносят основной вклад в "цветение" воды на фоне общей низкой численности фитопланктона в б. Казачья. Многие крупные одиночные и колониальные планктонные диатомовые водоросли интенсивно вегетируют благодаря меньшей доступности для мелких потребителей пищи (Беклемишев, 1961), хотя высокое потребление в пищу крупных форм динофлагеллят моллюсками рода *Mytilus* L. оказывает

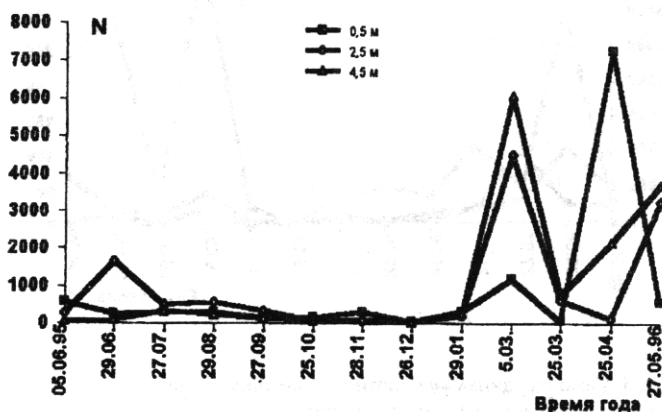


Рис. 3. Сезонная динамика плотности ($N \cdot 10^6 \text{ кл/м}^3$) фитопланктона б. Казачья Черного моря в зависимости от глубины.

значительное влияние на регуляцию численности прибрежного фитопланктона (Jensen, Sakshaug, 1970).

Известно, что мелкие виды и колонии микроводорослей дают более высокую удельную продукцию, чем крупные и по-разному включаются в трофические цепи. Мелкие формы, размером до 50 мкм, непосредственно выедаются ракообразными и другими беспозвоночными, более крупные — утилизируются бактериальным звеном (Петипа, 1959; Drenner et al., 1987; Биология ..., 1989; Макаров и др., 1991). Такие виды

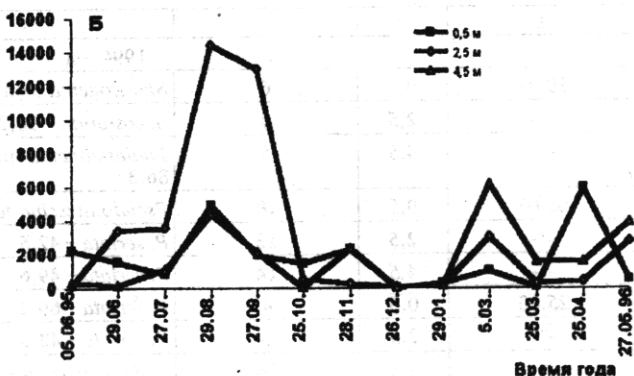


Рис. 4. Сезонная динамика биомассы (Б, мг/м³) фитопланктона бухты Казачь Черного моря в зависимости от глубины.

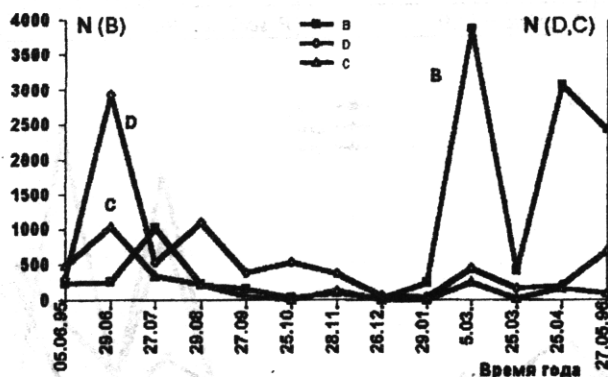


Рис. 5. Сезонная динамика плотности фитопланктона ($N \cdot 10^6$ кл/м³) бухты Казачь Черного моря: В — Bacillariophyta, D — Dinophyta, C — Chrysophyta.

фитопланктона, как *Prorocentrum micans*, *Chaetoceros socialis*, *Skeletonema costatum*, *Cyclotella caspia*, кокколитофориды и другие (более 30 видов), служат пищей для науплий мелких планктонных рачков и различных форм зоопланктона (Петипа, 1959). Сезонность в развитии ряда видов микроводорослей отражается и на смене качественного состава пищи у веслоногих рачков рода *Acartia*. Летом соотношение мелких и крупных особей повышается с глубиной в сторону увеличения числа мелких, что также отмечено ранее (Белогор-

ская, 1959). Максимальное число мелких клеток фитопланктона (менее 50 мкм) зарегистрировано в ноябре и декабре на всех глубинах. В это время с понижением температуры ослабевает пищевая активность эктотермных животных, что указывает на высокую адаптацию мелких микроводорослей к выеданию, поскольку с уменьшением размера ослабляется пресс консументов, адаптированных к определенному размеру пищевых частиц (Беклемишев, 1961; Gaskin, 1979).

Таким образом, в прибрежном мелководье трофический фактор оказывает значительное влияние на количественный, качественный состав и размерную структуру фитопланктона.

Многие виды диатомовых водорослей, в том числе представители родов *Nitzschia*, *Amphora* Ehr., *Licetophora* Ag. и др., предпочитают воду, обогащенную органическим веществом. Они способны переходить от автотрофного к гетеротрофному

или смешанному типу питания (Рихтер, 1906: цит. по Киреевой, 1929; Lewin, 1953; и др.). Кокколитофориды и динофитовые водоросли рода *Gymnodinium* также относят к гетеротрофам (Морозова-Водяницкая, Белогорская, 1957).

Близость вольеров с млекопитающими и мидийных коллекторов к месту отбора проб оказывает значительное влияние на химический состав вод. В б. Казачья концентрации минеральных форм азота и фосфора в 2,5

раза превышают их средние значения по сравнению с другими прибрежными районами моря с различной степенью антропогенной нагрузки (Шульгина и др., 1978; Финкельштейн, Проненко, 1991; Смирнова и др., 1999). Ассимиляция биогенных соединений микроводорослями происходит в определенных пропорциях и в течение года существенно изменяется. Скорость поглощения аммония всегда превышает скорость поглощения нитратов (Glibert et al., 1982; Probyn, 1985) и не зависит от концентрации NO_3^- и растворенного органического азота (Maestrini et al., 1982; Kmet, 1987; Dortch, 1990). При уменьшении концентрации NH_4^+ до определенного критического уровня водоросли одновременно потребляют аммоний и нитраты или растворенный органический азот. При низкой концентрации азота в среде все его соединения потребляются со скоростью, близкой к максимальной. При этом скорость потребления NH_4^+ , в отличие от скорости потребления NO_3^- , возрастает с увеличением концентрации аммония в среде.

Планктонные водоросли способны интенсивно потреблять NO_3^- только при содержании NH_4^+ в концентрации менее $10 \text{ мкг} \cdot \text{ат} / \text{л}$. Кроме того, адаптация водорослей к одновременному потреблению NO_3^- и NH_4^+ связана со значительными колебаниями концентрации этих ионов в воде. NH_4^+ является основным источником питания микроводорослей даже тогда, когда содержание NO_3^- в воде достигает максимальных значений. Тем не менее нитраты также остаются важным источником питания водорослей на протяжении всего года. Основным фактором, влияющим на интенсивность азотного питания микроводорослей, является колебание температуры воды (Paasche, Kristiansen, 1982). Поэтому средняя скорость потребления аммония и нитратов фитопланктоном летом выше, чем в другие сезоны года. Именно в летний период отмечена тенденция увеличения численности и биомассы фитопланктона в б. Казачья на глубине 2,5 м с увеличением прогрева вод, а при снижении температуры количественные показатели повышаются на верхних горизонтах глубин (Смирнова и др., 1999).

Вторым по значимости источником азотного питания для микроводорослей является мочевины и скорость роста отдельных видов водорослей при потреблении мочевины может быть в два раза выше, чем при использовании нитрата (Probyn, 1985). Зо-

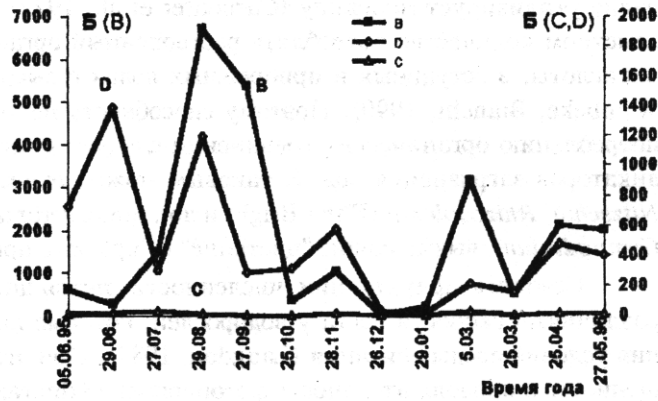


Рис. 6. Сезонная динамика биомассы фитопланктона (Б, $\text{мг} / \text{м}^3$) бухты Казачья Черного моря: B – *Bacillariophyta*, D – *Dinophyta*, C – *Chrysophyta*.

лотистая водоросль *Emiliania huxleyi*, широко распространенная в Черном море, активно утилизирует мочевины (Carpenter et al., 1972). Кроме этого, водоросли могут в заметном количестве потреблять растворенный органический азот, в частности аминокислоты, в эстуарных и прибрежных водах с высокой концентрацией взвеси (Van Wambeke, Bianchi, 1990). Поэтому способность некоторых видов микроводорослей к потреблению органических соединений следует учитывать при выделении видов-индикаторов загрязнения вод. К таковым можно отнести диатомовые водоросли родов *Nitzschia*, *Rhizosolenia* (Ehr.) Bright и др., динофитовые водоросли родов *Prorocentrum*, *Gymnodinium*, вызывающие "цветение" и "красные приливы" в море.

Сезонные флуктуации численности фитопланктона связаны с межвидовыми различиями скорости роста у водорослей, которые по-разному реагируют на изменения условий среды обитания (Langdon, 1987). При этом важное значение имеют освещенность и продолжительность фотопериода (Admiraal, Peletier, 1980; Давидович, Чепурнов, 1993), увеличивающиеся к весне, что способствует весеннему "цветению" холодолюбивых диатомовых водорослей. Участие фитопланктона в трансформации биогенных элементов различной природы является составной частью механизма самоочищения водных экосистем, в котором важную роль выполняют микроводоросли (Берсенева, Куфтаркова, 1992; Клоченко, 1997). Такие виды, как *Prorocentrum micans*, *Gymnodinium najadeum*, *Thalassionema nitzschioides* и др., отмеченные нами в районе исследования, способствуют самоочищению морской воды (Алфимов, 1959). Своеобразие гидрохимических условий среды, определяемое обогащением вод органическим веществом от жизнедеятельности млекопитающих животных Океанариума и культивируемых мидий, характеризует специфику развития фитопланктонного сообщества б. Казачья Черного моря.

Заключение

При исследовании структуры фитопланктона б. Казачья было показано, что по таксономическому составу преобладают водоросли отдела *Dinophyta* (более 50 % общего числа видов), однако по плотности и биомассе фонообразующей группой фитопланктона являются диатомовые водоросли. Сезонные колебания числа видов основных таксономических групп — *Bacillariophyta*, *Dinophyta* и *Chrysophyta* имеют сходный характер, за исключением весеннего периода (март-апрель), когда вспышка численности диатомовых сопровождается увеличением их видового богатства. Индексы видового разнообразия коррелируют с сезонными изменениями температуры, достигая максимума в августе и минимума в январе, и различаются между собой почти на порядок.

Сезонная сукцессия фитопланктона б. Казачья характеризуется двумя пиками — весенним (по численности) и летним (по биомассе). В летний период значительное увеличение биомассы за счет крупноклеточных форм *Nitzschia*, *Rhizosolenia*, *Ceratium* и др. сопровождается селективным выеданием мелких видов фитопланктона моллюсками-фильтраторами. В прибрежном мелководье размерная структура фитопланктона в отдельные сезоны года может контролироваться трофическими отношениями между продуцентами и консументами.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке Международного научного фонда (ISF, грант № К 27100).

L.I. Ryabushko, I.I. Babich, V.I. Ryabushko, L.L. Smirnova

A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, National Academy of Sciences of Ukraine,
2, Nakhimov Prosp., Sevastopol, 99011, Crimea, Ukraine

PHYTOPLANKTON OF KAZACHYA BAY OF THE BLACK SEA (UKRAINE)

Annual dynamics of species composition, abundance and biomass of phytoplankton was studied at the depth 0.5-4.5 m in the area of location of the enclosures with marine mammals and mussel collectors in Kazachya Bay of the Black Sea. Authors have found 74 taxa from the divisions *Dinophyta*, *Bacillariophyta* and *Chrysophyta*. *Dinophyta* were the richest in species composition (more than 50 % of the total), and diatoms dominated in number and biomass. Shannon (H') index of species diversity correlated with seasonal changes of temperature, it was maximal ($H' = 4.26$) in August and minimal ($H' = 0.54$) in January. Seasonal succession of phytoplankton has two maximums: in spring the maximum of number ($7.3 \cdot 10^9$ cells $\cdot$ m $^{-3}$), and in summer – of biomass (14.4 g $\cdot$ m $^{-3}$). In summer, significant increase in biomass is reached at the expense of large-cell forms of *Pseudonitzschia*, *Pseudosolenia*, *Proboscia*, *Ceratium*, etc. Small-cell phytoplankton was eaten away by mollusks. The dimension structure of phytoplankton in the littoral shallows during certain seasons may be controlled by trophic relations between producers and consumers.

Key words: phytoplankton, community structure, biogenic elements, the Black Sea.

- Алфимов Н. Н. О роли диатомовых и перидинеевых водорослей в самоочищении морских вод // Ботан. журн. – 1959. – 44. – С. 868-872.
- Беклемишев К. В. О значении колониальности для планктонных диатомей // Тр. ИОАН СССР. – 1961. – 51. – С. 19-29.
- Белогорская Е. В. Некоторые данные о распределении и количественном развитии фитопланктона в Черном море // Тр. Севастоп. биол. ст. – 1959. – 12. – С. 71-101.
- Берсенева Г. П., Куфтаркова Е. А. Сезонная динамика основных физиологических показателей фитопланктона в прибрежных деформированных экосистемах // Экол. моря. – 1992. – Вып. 41. – С. 28-32.
- Биология культивируемых мидий / В. Н. Иванов, В. И. Холодов, М. И. Сеничева и др. – Киев: Наук. думка, 1989. – 100 с.
- Георгиева Л. В., Сеничкина Л. Г. Фитопланктон Черного моря: современное состояние и перспективы исследований // Экол. моря. – 1996. – Вып. 45. – С. 6-13.
- Давидович Н. А., Чепурнов В. А. Интенсивность аукоспорообразования у двух видов *Bacillariophyta* в зависимости от освещенности и продолжительности фотопериода // Альгология. – 1993. – 3, № 3. – С. 34-41.
- Ковалева Т. М. Сезонные изменения фитопланктона в неритической зоне Черного моря в районе Севастополя // Биол. моря. – 1969. – Вып. 17. – С. 18-31.
- Киреева М. С. Эпифитные диатомовые озера Гилли // Тр. Севанской озерной ст. – 1929. – 2, вып. 3. – С. 5-30.
- Ключенко П. Д. Участие фитопланктона в трансформации азотсодержащих удобрений // Альгология. – 1997. – 7, № 2. – С. 137-143.
- Коновалова Г. В. Динофлагелляты (*Dinophyta*) дальневосточных морей России и сопредельных акваторий Тихого океана. – Владивосток: Дальнаука, 1998. – 299 с.
- Макаров А. А., Садчиков А. П., Максимов В. Н. Продукция водорослей разных размерных групп и прижизненное выделение РОВ фитопланктонным сообществом // Гидробиол. журн. – 1991. – 27, № 1. – С. 3-7.
- Макарова И. В., Пичкилы Л. О. К некоторым вопросам методики вычисления биомассы фитопланктона // Ботан. журн. – 1970. – 55, № 10. – С. 1488-1494.
- Морозова-Водяницкая Н. В. Фитопланктон Черного моря. Часть I. Фитопланктон в районе Севастополя и общий обзор фитопланктона Черного моря // Тр. Севастоп. биол. ст. АН СССР. – 1948. – 6. – С. 39-172.
- Морозова-Водяницкая Н. В. Фитопланктон Черного моря. Ч. II // Там же. – 1954. – 8. – С. 11-99.
- Морозова-Водяницкая Н. В., Белогорская Е. В. О значении кокколитофорид и особенно понтосферы в планктоне Черного моря // Там же. – 1957. – 9. – С. 14-21.
- Петипа Т. С. Питание веслоногого рачка *Acartia clausi* Giesbr. и *A. latisetosa* Kritcz. в Черном море // Там же. – 1959. – 12. – С. 130-152.
- Прошкина-Лавренко А. И., Алфимов Н. Н. Об использовании диатомовых водорослей при оценке санитарного состояния морских вод // Ботан. журн. – 1954. – 34, № 1. – С. 108-112.
- Сеничева М. И. Состав и количественное развитие фитопланктона неритической зоны в районе Севастополя в осенний период 1968-1969 гг. // Биол. моря. – 1971. – Вып. 24. – С. 3-12.
- Сеничкина Л. Г. К методике вычисления объемов клеток фитопланктона // Гидробиол. журн. – 1978. – 14. – № 5. – С. 102-106.

- Сеничкина Л. Г. Изменение структуры черноморского фитопланктона при антропогенном воздействии // Морские гидробиологические исследования. – Севастополь: ИнБЮМ НАН Украины, 1994. – С. 54-64.
- Смирнова Л. Л., Рябушко В. И., Рябушко Л. И., Бабич И. И. Влияние концентрации биогенных элементов на сообщества микроводорослей прибрежного мелководья Черного моря // Альгология. – 1999. – 9, № 3. – С. 32-42.
- Сорокин Ю. И. К методике концентрирования проб фитопланктона // Гидробиол. журн. – 1979. – № 15. – С. 71-76.
- Шульгина Е. Ф., Куракова Л. В., Куфтаркова Е. А. Химизм вод шельфовой зоны Черного моря при антропогенном воздействии. – Киев: Наук. думка, 1978. – 121 с.
- Финкельштейн С. М., Проненко С. М. Тенденция многолетних изменений концентрации фосфатов в западной части Черного моря // Экол. моря. – 1991. – Вып. 39. – С. 1-4.
- Admiraal W., Peletier H. Influence of seasonal variations of temperature and light on the growth rate of cultures and natural populations of intertidal diatoms // Mar. Ecol. Progr. Ser. – 1980. – 2, N 1. – P. 35-43.
- Bodeanu N. Modifications sous l'influence anthropique dans le developpement quantitatif et dans la structure du phytoplancton du secteur Roumain de la Mer Noire // Travaux du Museum d'Histoire naturelle Grigore Antipa. – Bucarest, 1984. – 26. – P. 69-83.
- Bodeanu N. Toic phytoplankton blooms in the sea / Proc. Fifth Intern. Conf. Toxic Marine Phytoplankton, (Newport, Rhode Island, USA., 28 Okt. – 1 Nov. 1991): Amsterdam, etc., 1993. – P. 203-209.
- Carpenter E. J., Remsen Ch. C., Watson S. W. Utilization of urea by some marine phytoplankters // Limnol. and Oceanogr. – 1972. – 17, N 2. – P. 265-269.
- Dortch Q. The interaction between ammonium and nitrate uptake in phytoplankton // Mar. Ecol. Progr. Ser. – 1990. – 61, N 1/2. – P. 183-201.
- Drenner R. W., Hambright K. D., Vinyard G. L., Pollinght M. G. V. Experimental study of size-selective phytoplankton grazing by a filter-feeding cichlid and the cichlid's effects on plankton community structure // Limnol. Oceanogr. – 1987. – 32 (5). – P. 1138-1144.
- Gaskin D. E. Change of particle size in diatom populations as a possible factor in pelagic marine ecosystem resilience // Tuatara. – 1979. – 24, N 1. – P. 23-39.
- Glibert P. M., Biggs D. C., Mc Carthy J. J. Utilisation of ammonium and nitrate during austral summer in the Scotia Sea // Deep. Sea Res. – 1982. – A 29, N 7. – P. 837-850.
- Hegseth E. N., Sakshaug E. Seasonal variation in light- and temperaturedependent growth in marine planktonic diatoms in *in situ* dialysis cultures in the Trondheimsfjord, Norway (63° N) // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. – 1983. – 67, N 3. – P. 199-220.
- Jensen A., Sakshaug E. Producer-consumer relationships in the sea. II. Correlation between *Mytilus* pigmentation and the density and composition of phytoplanktonic populations in inshore waters // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. – 1970. – 5, N 3. – P. 246-253.
- Kmet T. Why phytoplankton prefers ammonium to nitrate – explanation by mathematical model // Biologia (CSSR). – 1987. – 42, N 7. – P. 687-693.
- Langdon C. On the causes of interspecific differences in the growth-irradiance relationship for phytoplankton. Part I: A comparative study on the growth-irradiance relationship of three marine phytoplankton species: *Skeletonema costatum*, *Olishodiscus luteus* and *Gonyaulax tamatensis* // J. Plankton Res. – 1987. – 9, N 3. – P. 459-482.
- Lewin J. C. Heterotrophy in diatoms // J. Gen. Microbiol. – 1953. – 9. – P. 305-313.
- Maestrini S. Y., Robert J.-M., Fruguet A. Simultaneous uptake of ammonium and nitrate by oysterpond algae // Mar. Biol. Lett. – 1982. – 3, N 3. – P. 143-153.
- Paasche E., Kristiansen S. Nitrogen nutrition of the phytoplankton in the Oslofjord // Estuar., Coast. and Shelf Sci. – 1982. – 14, N 3. – P. 237-249.
- Probyn J. A. Nitrogen uptake by size – fractionated phytoplankton populations in the southern Benguela upwelling system // Mar. Ecol. Progr. Ser. – 1985. – 22, N 3. – P. 249-258.
- Shannon C. E., Weaver W. The mathematical theory of communication // Univ. Illinois Press, Urbana, 1949. – 117 p.
- Van Wambeke F., Bianchi M. A. Effect of organic nitrogen enrichments on marine planktonic networks and heterotrophic bacterial potential // Mar. Ecol. Progr. Ser. – 1990. – 63, N 1. – P. 17-25.

Получена 14.12.98
Подписал в печать П. М. Царенко