

УДК 579:574.587 (262.5)

Микрофитобентос Филлофорного поля Зернова (Чёрное море)

Рябушко Л. И.

Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН
Севастополь, Россия
larisa.ryabushko@yandex.ru

Представлены результаты исследования видового состава и экологии микроводорослей в эпифитоне 9 видов макрофитов и на разнообразных донных субстратах в районе Филлофорного поля Зернова Чёрного моря в 3-х рейсах НИС «Академик Ковалевский» в 1989, 1990 и 1993 годы. Пробы собраны с помощью дночерпателя «Океан» и трала «Сигсби» на 99 станциях с глубин от 0,5 до 53,0 м при температуре воды от 6 до 22 °С, солёности – 16,00–18,31 ‰ и прозрачности воды по диску Секки – 1,5–7,5 м. Обработку проб проводили под световым микроскопом «БИОЛАМ Л-212» при увеличениях 10×40×2,5 и 10×90×2,5. Всего собрано 232 пробы микрофитобентоса. Обнаружено 138 таксонов, из них Bacillariophyta (129 видов, 55 родов), Dinophyta – 6 (4 рода), Haptophyta, Chrysophyta и Cyanoprokaryota – по 1 виду. Из диатомовых наибольшее родовое обилие принадлежит 62 бентосным видам: *Diploneis* (12), *Amphora* (10), *Navicula* (9), *Halamphora* (7), *Cocconeis*, *Lyrella*, *Nitzschia* и *Coscinodiscus* по 6 видов. В эпифитоне филлофор летом 1989 года найдено 88 видов диатомовых, осенью 1990 – 105, в мае 1993 – 40, отмечено общих видов 17/44/24 соответственно. В эпифитоне *Phyllophora crispa* зарегистрировано 60 и 61 вид, *Ph. truncata* – 20 и 58, в 1989 и 1990 годы. Эколого-фитогеографическая характеристика флоры диатомовых представлена морскими (63 %) и солоноватоводно-морскими (28 %) видами. Отмечено 28 видов диатомовых с индексами сапробиости воды, из них 68 % принадлежит β-мезосапробионтам – индикаторам умеренного органического загрязнения вод. Космополиты составляют 27 %, аркто-бореально-тропические – 25 % и бореально-тропические – 21 % всех видов. Численность диатомовых ($3,48 \cdot 10^3$ кл.·см⁻²) с доминированием *Navicula directa* ($2,19 \cdot 10^3$ кл.·см⁻²) отмечена осенью на талломах 2-х видов филлофор на глубине 24 м при температуре воды равной 10,8 °С, солёности – 17,48 ‰, прозрачности воды – 2,3 м, концентраций фосфатов – 86 и нитратов – 13 мкг·л⁻¹. Обсуждаются различные аспекты изучения микрофитобентоса Филлофорного поля Зернова.

Ключевые слова: микрофитобентос, микроводоросли, диатомовые, эпифитон, макрофиты, Филлофорное поле Зернова, Чёрное море.

ВВЕДЕНИЕ

Красные водоросли рода *Phyllophora* и микроводоросли, поселяющиеся на их талломах, являются первичными продуцентами органического вещества и существенными ресурсами морей. Они служат объектами питания для многих гидробионтов, влияют на трофическую структуру донных сообществ, химический состав воды, зависят от комплекса абиотических и биотических факторов среды. Их взаимодействие слабо изучено, между тем их совместные свойства можно использовать для оценки качества морских вод (Рябушко, 2013). Однако природные и антропогенные разрушения донных ландшафтов, включая разнообразные типы субстратов и макрофитов, на которых обитают микроводоросли, наносят непоправимый вред биоте и морским экосистемам в целом. Жизненные циклы донных микроводорослей, принадлежащих к разным отделам растительного царства, их экоморфы (жизненные формы) имеют широкую приспособленность к разнообразным условиям среды обитания и к типу субстрата, на котором они поселяются.

В северо-западной части Чёрного моря располагается уникальный крупномасштабный регион произрастания разных видов филлофор, названный Филлофорным полем Зернова в честь его первого открывателя. В 1908 году С. А. Зерновым было обнаружено своеобразное сообщество макрофитов с преобладанием филлофор, занимающих площадь около 10 тыс. км² (Зернов, 1909). В 1964 году площадь поля составляла 10925 км² и общий запас филлофор насчитывал более 10 млн т (Миничева, 2007). За более чем 100-летнюю историю площадь его

значительно сократилась и деградировала. Н. В. Морозова-Водяницкая (1948) отнесла поле Зернова к весьма важным достопримечательностям Чёрного моря.

Для понимания экологических процессов, происходящих в этом регионе, сотрудниками ИнБЮМ им. А. О. Ковалевского в разные годы в морских экспедициях были проведены комплексные исследования состояния сообществ филлофор, микробиологических, гидрологических и гидрохимических характеристик воды и донных осадков в районе поля Зернова (Калугина-Гутник, Лачко, 1966; Лебедь, 1989; Беляев, 1993; Калугина-Гутник, Евстигнеева, 1993; Пархоменко, Ковальчук, 1993), а также микроводорослей грунтов, эпифитона филлофор и сопутствующих им водорослей-макрофитов, которые здесь практически не были изучены (Рябушко, 1991).

В последнее время наряду с инвентаризацией видового состава микроводорослей, изучаются их экологические и географические характеристики, а также количественные данные. Индикаторные виды, широко используемые в биологическом методе контроля чистоты водоёмов в основном пресноводных и гораздо реже морских вод. При этом важным является выявление не только видов-индикаторов сапробности воды (Рябушко, 2013; Рябушко и др., 2019; Varinova et al., 2019), но и потенциально опасных (вредоносных) видов микроводорослей для биоты и человека (Рябушко, 2003, 2013).

Целью работы является обобщение материалов исследования водорослей микрофитобентоса Филлофорного поля Зернова Чёрного моря по результатам 3-х рейсов на НИС «Академик Ковалевский».

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили пробы, собранные в 1989, 1990 и 1993 годы в трёх морских экспедициях на НИС «Академик Ковалевский» в районе Филлофорного поля Зернова (ФПЗ) (рис. 1) с глубин от 0,5 до 53,0 м при температуре воды от 6 до 22 °С, солёности 16,00–18,31 ‰ и прозрачности воды по диску Секки 1,5–7,5 м (Беляев, 1993).

Пробы отбирали с помощью дночерпателя «Океан» и трала «Сигсби» (99 станций). Основное внимание уделялось изучению диатомовых водорослей (ДВ) эпифитона красных водорослей-агароносов – филлофор, а также сопутствующие им водоросли. Также собраны пробы песка с примесью ила, илисто-песчаный грунт, ракушечник, камни, раковины мидии и рапаны и другие. Дополнительно по мере необходимости отобрано 10 батометрических проб фитопланктона на 3-х станциях с разных горизонтов глубин. Всего собрано 232 пробы микрофитобентоса.

Обработку проб проводили с использованием светового микроскопа БИОЛАМ Л-212 при увеличениях $10\times 40\times 2,5$ и $10\times 90\times 2,5$. Подсчёт клеток донных диатомовых водорослей (ДВ) осуществляли в камере Горяева объёмом $0,9 \text{ мм}^3$ в 3-х повторностях. Определение численности клеток (кл. $\cdot\text{см}^{-2}$) и площади поверхности макрофита (см^2) рассчитывали по формуле аллометрической зависимости площади удельной поверхности макрофита от диаметра его слоевищ (Рябушко, 1990; Миничева, 1992).

Идентификацию видов проводили по (Коновалова, 1998; Рябушко, 2013; Рябушко, Бегун, 2016; Hendey, 1964; Kuylenstierna, 1989–1990). Сапробность, отношение видов к солёности воды и фитогеографические характеристики видов оценивали по (Рябушко, 2013; Рябушко, Бегун, 2016; Рябушко и др., 2019; Varinova et al., 2019).

РЕЗУЛЬТАТЫ

По мере накопления данных об экологии и географических ареалах бентосных видов ДВ эти сведения расширяются и уточняются. Поэтому нами пересмотрены результаты первоначальной обработки данных микрофитобентоса ФПЗ за 1989 и 1990 годы (Рябушко, 1991) и добавлены сведения за май 1993 (табл. 1), а также уточнены многие номенклатурные названия видов, их эколого-географические характеристики, представлена их сапробность (табл. 2). Микроводоросли ФПЗ исследовали в эпифитоне 9 видов красных и бурых

водорослей-макрофитов, на различных грунтах (песок, камни) и другие, а также в эпизооне раковин мидии и рапаны.

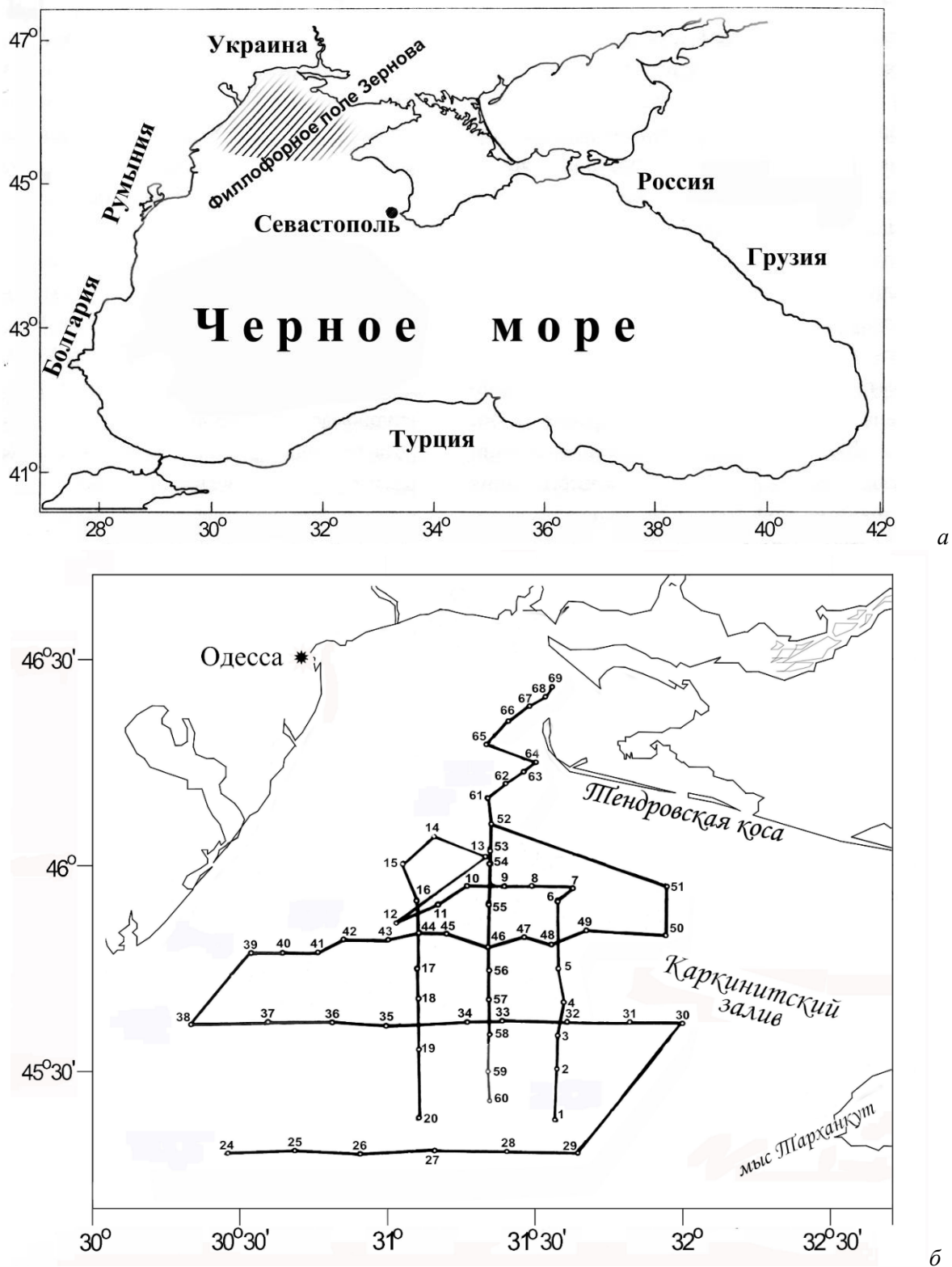


Рис. 1. Карта Чёрного моря с обозначением расположения Филлофорного поля Зернова (а) и схема станций отбора проб (б) в период экспедиций на НИС «Академик Ковалевский» в 1989, 1990 и 1993 годы

Таблица 1

Объём материала и районы исследования микроводорослей бентоса Филлофорного поля Зернова (Чёрное море)

| Районы исследования | Глубина, м | Количество | |
|---------------------------------------------|------------|------------|---------|
| | | станций | проб |
| 115-й рейс (1 июля – 14 августа 1989 г.) | | | |
| Филлофорное поле Зернова | 20–50,0 | 30 | 73 |
| | 0,5–3,0 | 1 | 4* |
| 119-й рейс (1 сентября – 8 октября 1990 г.) | | | |
| Филлофорное поле Зернова | 15,0–53,0 | 40 | 79 |
| Мыс Емене (Болгария) | 1,0–10,0 | 1 | 3* |
| Мыс Калиакра (Болгария) | 1,0–10,0 | 1 | 3* |
| 127-й рейс (19–21 мая 1993 г.) | | | |
| Филлофорное поле Зернова | 18,0–50,0 | 26 | 80 |
| Всего: | | 99 | 232+10* |

Примечание к таблице.* – пробы фитопланктона.

Таблица 2

Список макро- и микроводорослей Филлофорного поля Зернова и их эколого-фитогеографическая характеристика

| Таксоны | Характеристики | | |
|--------------------------------------------------------------------------------|----------------|---------|--------------------|
| | экологическая | | фитогеографическая |
| | ‰ | S | |
| 1 | 2 | 3 | 4 |
| ВОДРОСЛИ-МАКРОФИТЫ | | | |
| РНАЕОРPHYTA | | | |
| <i>Cystoseira crinita</i> Duby | М | | Б |
| <i>Sphacelaria cirrosa</i> (Roth) C.A.Agardh | М | | АБ |
| <i>Stilophora rhizodes</i> (C.A.Agardh) J.Agardh | М | | Б |
| RHODOPHYTA | | | |
| <i>Phyllophora crispa</i> (Huds.) P.S.Dixon (= <i>Ph. nervosa</i> (D.C.) Grev. | СМ | | Б |
| <i>Ph. nervosa</i> f. <i>latifolia</i> Kalug. | СМ | | Б |
| <i>Ph. nervosa</i> f. <i>nana</i> Kalug. | СМ | | Б |
| <i>Ph. pseudoceranoides</i> (Gmelin) Newr. et Tayl. | СМ | | Б |
| <i>Ph. truncata</i> (Pall.) Zinova (= <i>Ph. brodiaei</i> (Turn.) J.Agardh | СМ | | АБ |
| <i>Polysiphonia elongata</i> (Huds.) Harv. | СМ | | Б |
| CYANOPROCARYOTA | | | |
| <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> (L.) Ralfs* | П | – | БТ нот |
| МИКРОВОДРОСЛИ | | | |
| DINOPHYTA | | | |
| <i>Ceratium furca</i> (Ehrenb.) Clap. et Lachm.* | М | – | К |
| <i>C. liniatum</i> (Ehrenb.) P. Cleve* | М | – | БТ |
| <i>Noctiluca scintillans</i> (Macart.) Kof. et Sw.* | М | – | К |
| <i>Prorocentrum cordatum</i> (Ostf.) Dodge* | СМ | – | БТ |
| <i>Pr. micans</i> Ehrenb.* | СМ | – | БТ |
| <i>Protoperdinium brevipes</i> (Pauls.) Balech* | М | – | АБ |
| CHRYSOPHYTA | | | |
| <i>Dictyocha speculum</i> (Ehrenb.) Haeckel | М | – | К |
| HARTOPHYTA | | | |
| <i>Emiliania huxleyi</i> (Lohm.) Hay et Mohler* | М | – | К |
| BACILLARIOPHYTA | | | |
| <i>Achnanthes longipes</i> C.A.Agardh (Кол.) ОИИ | М | β | АБТ нот |
| <i>A. septata</i> A.Cleve (Кол.) ОИИ | М | – | АБ |
| <i>A. pseudogroenlandica</i> Hendeby (ОЖ) ОИИ | М | – | АБТ |

Таблица 2 (продолжение)

| 1 | 2 | 3 | 4 |
|-----------------------------------------------------------------------|----|------------|--------|
| <i>Actynoptychus senarius</i> Ehrenb.** (Кол.) БШ | М | – | К |
| <i>Amphora arcus</i> W.Greg. (ОЖ) ДШ | М | – | АБТ |
| <i>A. angusta</i> W.Greg. (ОЖ) ДШ | СМ | β | К |
| <i>A. bigibba</i> Grun. (ОЖ) ДШ | М | – | БТ |
| <i>A. caroliniana</i> Giff. (ОЖ) ДШ | СМ | α | АБТ |
| <i>A. crassa</i> W.Greg. (ОЖ) ДШ | М | β | БТ |
| <i>A. parvula</i> Proschk.-Lavr. (ОЖ) ДШ | СМ | – | Б |
| <i>A. proteus</i> W.Greg. var. <i>proteus</i> (ОЖ) ДШ | М | β | К |
| <i>A. proteus</i> var. <i>oculata</i> Perag. (ОЖ) ДШ | М | – | АБТ |
| <i>A. proteus</i> var. <i>oculata</i> f. <i>nana</i> Bodeanu (ОЖ) ДШ | СМ | – | Б |
| <i>A. subangularis</i> Hust. (ОЖ) ДШ | М | – | АБ |
| <i>Anomoeoneis sculpta</i> (Ehrenb.) P.Cleve (ОЖ) ДШ | ПС | – | Б |
| <i>Ardissonea baculus</i> (W.Greg.) Grun. (Кол.) БШ | СМ | β | БТ |
| <i>A. crystallina</i> (C.A.Agardh) Grun. (Кол.) БШ | СМ | β | БТ |
| <i>Bacillaria paxillifera</i> (O.F. Müll.) T. Marsson** (Кол.) ОШ | СМ | <i>o-a</i> | К |
| <i>B. socialis</i> var. <i>baltica</i> Grun. ex De Toni** (Кол.) ОШ | М | – | АБТ |
| <i>Bacteriastrum hyalinum</i> Lauder* (Кол.) БШ | М | – | БТ |
| <i>Berkeleya rutilans</i> (Trentep.) Grun. (Кол.) ОШ | СМ | – | АБ нот |
| <i>Biddulphia obtusa</i> (Kütz.) Ralfs et Pritch.** (Кол.) БШ | М | – | АБТ |
| <i>Campylodiscus thuretii</i> Bréb.** (ОЖ) БШ | М | – | АБТ |
| <i>Catacombis gaillonii</i> (Bory) Will. et Round (Кол.) БШ | СМ | – | БТ |
| <i>Cerataulina pelagica</i> (P.Cleve) Hust.* (Кол.) БШ | М | – | БТ нот |
| <i>Climacosphenia monilifera</i> Ehrenb.* (ОЖ) БШ | М | – | БТ |
| <i>Cocconeis costata</i> W.Greg. (ОЖ) ОШ | М | β | К |
| <i>C. distans</i> W.Greg. (ОЖ) ОШ | М | – | АБТ |
| <i>C. kamchatkiensis</i> Mann (ОЖ) ОШ | М | – | Б |
| <i>C. scutellum</i> Ehrenb. var. <i>scutellum</i> (ОЖ) ОШ | СМ | β | К |
| <i>C. scutellum</i> var. <i>parva</i> (Grun.) P.Cleve (ОЖ) ОШ | СМ | – | АБТ |
| <i>C. speciosa</i> W.Greg. (ОЖ) ОШ | М | – | Б |
| <i>Coscinodiscus apiculatus</i> Ehrenb.** (Кол.) БШ | М | – | АБ |
| <i>C. granii</i> Grouh* (Кол.) БШ | М | – | Б нот |
| <i>C. janischii</i> A. Schm.* (Кол.) БШ | М | – | Б нот |
| <i>C. jonesianus</i> (Grev.) Ostf.* (Кол.) БШ | М | – | Б |
| <i>C. perforatus</i> Ehrenb.* (Кол.) БШ | М | – | АБТ |
| <i>C. radiatus</i> Ehrenb.** (Кол.) БШ | М | – | К |
| <i>Craticula halophila</i> (Grun.) D.G. Mann (ОЖ) ДШ | СМ | – | Б |
| <i>Ctenophora pulchella</i> (Ralfs ex Kütz.) Will. et Round (Кол.) ДШ | ПС | – | АБ |
| <i>Cyclotella choctawhatcheeana</i> Prasad* (Кол.) БШ | М | – | БТ нот |
| <i>Cymbella</i> sp. (ОЖ) ДШ | – | – | – |
| <i>Diploneis bombus</i> (Ehrenb.) Ehrenb. (ОЖ) ДШ | М | – | БТ |
| <i>D. chersonensis</i> (Grun.) P.Cleve (ОЖ) ДШ | М | – | АБТ |
| <i>D. finnica</i> (Ehrenb.) P.Cleve (ОЖ) ДШ | СМ | – | БТ |
| <i>D. lineata</i> (Donk.) P.Cleve (ОЖ) ДШ | М | – | БТ |
| <i>D. notabilis</i> (Grev.) P.Cleve (ОЖ) ДШ | М | – | БТ |
| <i>D. oblongella</i> (Nägeli) A.Cleve (ОЖ) ДШ | ПС | – | Б |
| <i>D. ovalis</i> (Hilse) P.Cleve (ОЖ) ДШ | ПС | – | АБТ |
| <i>D. parma</i> P.Cleve (ОЖ) ДШ | ПС | – | Б |
| <i>D. smithii</i> (Bréb.) Cleve var. <i>smithii</i> (ОЖ) ДШ | СМ | – | К |
| <i>D. smithii</i> var. <i>pumila</i> (Grun.) Hust. (ОЖ) ДШ | СМ | – | БТ |
| <i>D. smithii</i> var. <i>rhombica</i> Mereschk. (ОЖ) ДШ | СМ | – | АБТ |
| <i>D. subadvena</i> Hust. (ОЖ) ДШ | М | – | Б нот |
| <i>Ditylum brightwellii</i> (West.) Grun.* (Кол.) БШ | М | – | БТ нот |
| <i>Fallacia forcipata</i> (W.Grev.) A.J. Stick. et D.G. Mann (ОЖ) ДШ | М | – | К |
| <i>Grammatophora marina</i> (Lyngb.) Kütz. (Кол.) БШ | М | β | К |
| <i>Halamphora coffeiformis</i> (C.A. Agardh) Mereschk. (ОЖ) ДШ | СМ | α | АБТ |
| <i>H. eunotia</i> (P.Cleve) Levkov (ОЖ) ДШ | М | – | Б |

Таблица 2 (продолжение)

| 1 | 2 | 3 | 4 |
|----------------------------------------------------------------------------|----|--------------------|---------|
| <i>H. exigua</i> (W.Greg.) Levkov (ОЖ) ДШ | М | – | БТ |
| <i>H. granulata</i> (W. Greg.) Levkov var. <i>granulata</i> (ОЖ) ДШ | М | – | БТ нот |
| <i>H. granulata</i> var. <i>punctata</i> (Proschk.-Lavr.) L.I.Ryab. (О) ДШ | СМ | – | Б |
| <i>H. hyalina</i> (Kütz.) Rimet et R. Jahn 2018** (ОЖ) ДШ | СМ | β | АБТ нот |
| <i>H. terroris</i> (Ehrenb.) P.Wang 2014 (ОЖ) ДШ | М | – | АБТ нот |
| <i>Hyalodiscus scoticus</i> (Kütz.) Grun.** (Кол.) БШ | СМ | β | К |
| <i>Licmophora abbreviata</i> C.A.Agardh (Кол.) БШ | М | β | АБ |
| <i>L. flabellata</i> (Grev.) C.A.Agardh (Кол.) БШ | М | β | БТ нот |
| <i>Lyrella circumsecta</i> (Grun. ex A. Schm.) D.G.Mann (ОЖ) ДШ | М | – | БТ |
| <i>L. henedyii</i> (W.Smith) A.J. Stick. et D.G.Mann (ОЖ) ДШ | М | – | АБТ |
| <i>L. henedyii</i> var. <i>neapolitana</i> (Cleve) L.I.Ryab. (ОЖ) ДШ | М | – | Б |
| <i>L. lyroides</i> (Hendey) D.G.Mann (ОЖ) ДШ | М | – | БТ |
| <i>L. perplexa</i> (H.Perag. et M.Perag.) L.I.Ryab. (ОЖ) ДШ | М | – | Б |
| <i>L. spectabilis</i> (W.Greg.) D.G.Mann (ОЖ) ДШ | М | – | АБТ |
| <i>Mastogloia braunii</i> Grun. (ОЖ) ДШ | СМ | – | БТ |
| <i>Melosira lineata</i> (Dillw.) C.A.Agardh* (Кол.) БШ | СМ | α | АБТ |
| <i>M. moniliformis</i> (O.F.Müll.) C.A.Agardh** (Кол.) БШ | СМ | β | К |
| <i>Navicula ammophila</i> var. <i>intermedia</i> Grun. (ОЖ) ДШ | СМ | – | АБ |
| <i>N. cryptocephala</i> Kütz. (ОЖ) ДШ | ПС | β | К |
| <i>N. directa</i> (W.Smith) Ralfs ex Pritch. (ОЖ) ДШ | М | – | К |
| <i>N. distans</i> (W.Smith) Ralfs ex Pritch. (ОЖ) ДШ | М | – | АБТ |
| <i>N. palpebralis</i> Bréb. ex W.Smith var. <i>palpebralis</i> (ОЖ) ДШ | М | – | АБТ |
| <i>N. palpebralis</i> var. <i>semiterna</i> (W.Greg.) P.Cleve (ОЖ) ДШ | М | – | АБТ |
| <i>N. perrhombus</i> Hust. ex Simonsen (ОЖ) ДШ | М | – | БТ |
| <i>N. ramosissima</i> (C.A.Agardh) P.Cleve (Кол.) ДШ | СМ | – | АБТ |
| <i>N. retusa</i> var. <i>cancellata</i> (Donk.) R.Ross (ОЖ) ДШ | М | – | АБ |
| <i>Nitzschia frustulum</i> (Kütz.) Grun. (Кол.) ДШ | ПС | – | АБТ |
| <i>N. hybrida</i> Grun. var. <i>hybrida</i> (ОЖ) ДШ | СМ | – | К |
| <i>N. hybrida</i> f. <i>hyalina</i> Proschk.-Lavr. (Кол.) ДШ | СМ | β | Б |
| <i>N. lanceolata</i> W.Smith var. <i>lanceolata</i> (ОЖ) ДШ | С | β | БТ нот |
| <i>N. lanceolata</i> var. <i>minor</i> V.H. (ОЖ) ДШ | С | – | БТ |
| <i>N. vidovichii</i> (Grun.) Peragallo (ОЖ) ДШ | М | – | Б |
| <i>Paralia sulcata</i> (Ehrenb.) P. Cleve** (Кол.) БШ | М | – | К |
| <i>Parlibellus delognei</i> (V.H.) E.J.Cox (Кол.) ДШ | М | – | АБТ |
| <i>P. rhombicus</i> (Greg.) E.J.Cox (Кол.) ДШ | СМ | – | БТ |
| <i>Pinnularia quadratarea</i> (A. Schm.) P.Cleve (ОЖ) ДШ | М | – | К |
| <i>Pinnularia</i> sp. (ОЖ) ДШ | – | – | – |
| <i>Planothidium hauckianum</i> (Grun.) Round et Bukht. (ОЖ) ОШ | П | – | БТ нот |
| <i>Pleurosigma angulatum</i> (Quek.) W.Smith (ОЖ) ДШ | М | – | К |
| <i>Pl. elongatum</i> W.Smith (ОЖ) ДШ | СМ | – | К |
| <i>Pl. obscurum</i> W.Smith (ОЖ) ДШ | М | – | АБТ |
| <i>Psammodyctyon constrictum</i> (W.Greg.) D.G.Mann (ОЖ) БШ | М | – | АБТ |
| <i>Pseudo-nitzschia delicatissima</i> (P.Cleve) Heiden* (Кол.) ДШ | М | – | К |
| <i>P. pseudodelicatissima</i> (Hasle) Hasle* (Кол.) ДШ | М | – | К |
| <i>P. seriata</i> (P.Cleve) H.Perag.* (Кол.) ДШ | М | – | К |
| <i>Pseudosolenia calcar-avis</i> (Shultze) Sundström* (Кол.) БШ | М | – | БТ |
| <i>Rhabdonema adriaticum</i> Kütz. (Кол.) БШ | М | – | БТ |
| <i>Rh. arcuatum</i> (Lyngb.) Kütz. var. <i>arcuatum</i> (Кол.) БШ | М | – | К |
| <i>Rh. arcuatum</i> var. <i>ventricosum</i> P.Cleve (Кол.) БШ | М | – | АБ |
| <i>Rhoicosphenia marina</i> (W.Smith) M.Schm. (Кол.) ОШ | М | β | АБ |
| <i>Seminavis ventricosa</i> (W.Greg.) M.Garcia-Baptista (ОЖ) ДШ | М | β | К |
| <i>Simonsenia</i> sp. (ОЖ) БШ | – | – | – |
| <i>Skeletonema costatum</i> (Grev.) Cleve* (Кол.) БШ | СМ | – | К |
| <i>Stauriphora salina</i> (W.Smith) Mereschk. (ОЖ) ДШ | СМ | – | АБ |
| <i>Surirella fastuosa</i> Ehrenb. (ОЖ) БШ | М | – | АБТ нот |
| <i>Tabularia fasciculata</i> (C.A.Agardh) Will. et Round (Кол.) БШ | СМ | β - α | К |

Таблица 2 (продолжение)

| 1 | 2 | 3 | 4 |
|--------------------------------------------------------------|----|--------------------|---------|
| <i>T. parva</i> Proschk.-Lavr. (Кол.) БШ | СМ | α | АБТ |
| <i>T. tabulata</i> (С.А.Агард) Snoeijс (Кол.) БШ | СМ | β - α | К |
| <i>Thalassionema nitzschioides</i> Grun.* (Кол.) БШ | М | – | К |
| <i>Thalassiosira eccentrica</i> (Ehrenb.) P.Cleve* (Кол.) БШ | М | – | К |
| <i>Th. parva</i> Proschk.-Lavr.* (Кол.) БШ | СМ | – | Б |
| <i>Toxarium undulatum</i> Bail. (Кол.) БШ | М | – | АБТ |
| <i>Trachyneis aspera</i> (Ehrenb.) P.Cleve (ОЖ) ДШ | М | β | АБТ нот |
| <i>Triceratium antediluvianum</i> (Ehrenb.) Grun.* (Кол.) БШ | М | – | К |
| <i>T. reticulum</i> Ehrenb.* (Кол.) БШ | М | – | Б |
| <i>Tryblionella acuminata</i> W.Smith (ОЖ) БШ | СМ | β - p | АБТ |
| <i>T. apiculata</i> W. Greg. (ОЖ) БШ | М | – | К |
| <i>T. marginulata</i> (Grun.) D.G.Mann (ОЖ) БШ | М | – | К |
| <i>Ulnaria ulna</i> (Nitzsch) P.Compère* (Кол.) БШ | ПС | – | АБТ |
| <i>Undatella anomala</i> (Proschk.-Lavr.) L.I.Ryb. (ОЖ) ДШ | М | – | Б |
| Итого: 138 таксонов, из них 129 – диатомовые | | | |

Примечание к таблице. (*) – виды фитопланктона, осевшие на дно; (**) – бентопланктонные виды, обитающие в двух биотопах; жизненные формы: (Кол.) – колониальные, (ОЖ) – одиночноживущие, Б – бесшовные, ОШ – одношовные, ДШ – двушовные виды; экологическая характеристика: (‰) отношение видов к солёности воды: М – морской, СМ – солоноватоводно-морской, П – пресноводный, ПС – пресноводно-солоноватоводный; S – индексы сапробности: β -бетамезосапробионт, β - α – бета-альфамезосапробионт, β - p – беталисапробионт, α – альфамезосапробионт α – олиго-альфамезосапробионт; α - β – олиго-бетамезосапробионт; фитогеографическая характеристика: Б – бореальный, БТ – бореально-тропический, АБ – аркто-бореальный, АБТ – аркто-бореально-тропический, К – космополит, нот – нотальный. Определение макрофитов принадлежит А.А. Калугиной-Гутник.

За период исследований обнаружено 138 видов и внутривидовых таксонов, принадлежащих к отделам Bacillariophyta – 129 таксонов (56 родов), Dinophyta – 6 (4 рода), Haptophyta, Chrysophyta и Cyanoprocarvota – по 1 виду (табл. 2). Родовое обилие представлено в основном ДВ: *Diploneis* (12), *Amphora* (10), *Navicula* (9), *Halamphora* (7), *Cocconeis* Ehrenb., *Lyrella* Kar. и *Nitzschia* Hass по 6 таксонов, а также *Coscinodiscus* (6 видов + 8 не идентифицированных до вида) и другие.

Несмотря на пониженную солёность (от 16 до 18 ‰) вод Чёрного моря, по сравнению с полносолёными морями, здесь представлен широкий спектр экологических групп ДВ с преобладанием морских (63 %) и солоноватоводно-морских форм (28 %), пресных и пресноводно-солоноватоводных отмечено 9 видов (табл. 2). Из всех обнаруженных ДВ зарегистрировано 21 центрических и 108 пеннатных видов, включая колониальные 51 и одиночноживущие 77 (табл. 3). Преобладали шовные виды (86), из них 70 видов составляли двушовные, которые являются руководящей группой и характерной для бентоса морей.

Таблица 3

Соотношение колониальных и одиночноживущих, шовных и бесшовных видов диатомовых водорослей в микрофитобентосе Филлофорного поля Зернова

| Жизненные формы | Количество форм |
|--------------------------------------------|-----------------|
| Колониальные (Кол.) – Одиночноживущие (ОЖ) | 51–77 |
| Отношение количества О : К | 1,5 |
| Всего шовных видов (Ш) | 86 |
| Бесшовные (БШ) – Одношовные (ОШ) | 43–16 |
| Двушовные (ДШ) | 70 |
| Отношение количества Ш / БШ | 2,0 |
| Центрические / пеннатные | 21/108 |
| Итого | 129 |

В июле – августе 1989 года на трёх разрезах и 34 станциях найдено 92 вида микроводорослей, из них наибольшее количество (20 видов) (рис. 2) обнаружено на глубине 24 м при солёности 17,90 ‰, температуре 14,5 °С и небольшой прозрачности воды (3 м) в

море. В это время водные массы исследованных акваторий ФЗП состоят из двух слоёв, различающихся по температуре, солёности, pH и насыщению вод кислородом. В верхнем слое 0–15 м содержание нитратов и фосфатов ниже, чем в придонном горизонте (Пархоменко, Ковальчук, 1993).

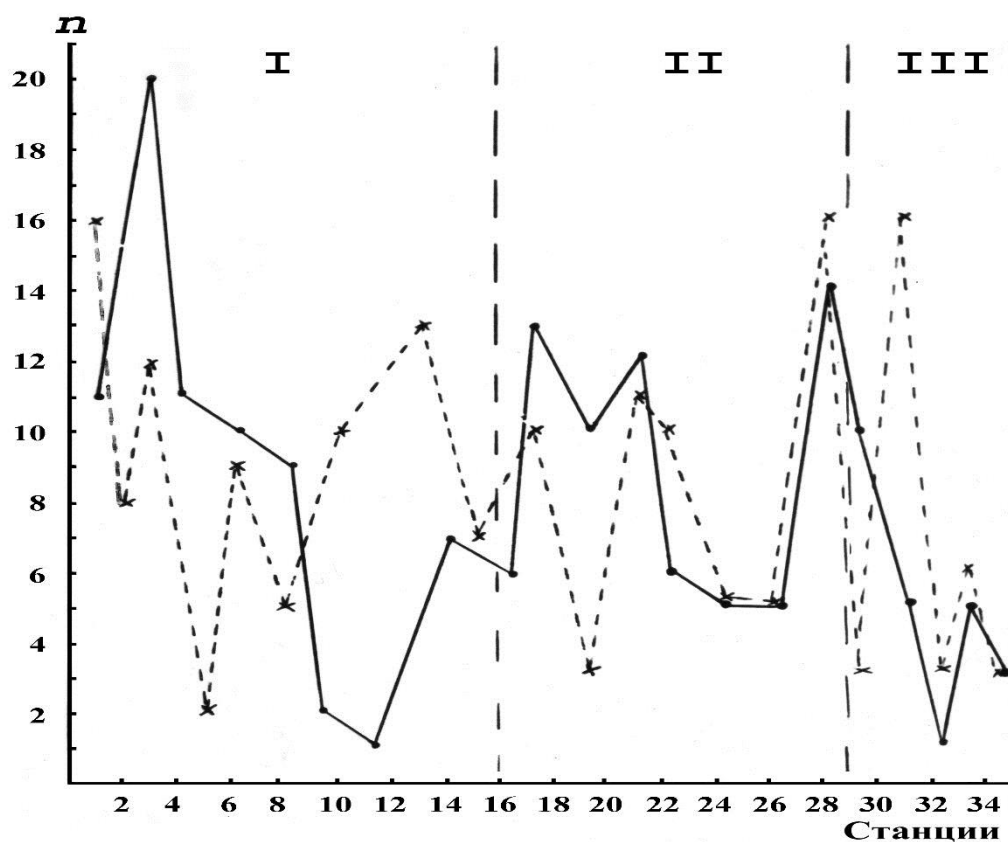


Рис. 2. Динамика количества видов (n) диатомовых водорослей в эпифитоне макрофитов (сплошная линия) и на прочих субстратах (пунктирная линия) Филлофорного поля Зернова в июле – августе 1989 года
I, II, III – гидробиологические разрезы на 34-х станциях.

В целом для моря характерна низкая прозрачность воды, а в придонном слое зарегистрировано снижение температуры, освещённости и насыщения её кислородом, что явно неблагоприятно для жизнедеятельности бентосных организмов.

В сентябре – октябре 1990 найдено 109 видов микроводорослей, из них 105 – ДВ, представленные 44 родами (табл. 4). По встречаемости чаще всего отмечены бентосные виды родов *Nitzschia* – 59 %, *Diploneis* – 51 %, *Amphora* – 49 %, а также *Coscinodiscus* Ehrenb. – 44 %. Осенью наибольшее количество видов ДВ ($n = 27$) и их численность ($3,48 \cdot 10^3$ кл. \cdot см $^{-2}$) с доминированием *Navicula directa* ($N = 2,19 \cdot 10^3$ кл. \cdot см $^{-2}$) отмечены в сообществе *Ph. truncata* + *Ph. crista* (ст. № 47') на глубине 23 м при температуре воды равной 10,8 °С, солёности – 17,48 ‰, прозрачности воды – 2,3 м (рис. 3), содержании фосфатов 86 мкг \cdot л $^{-1}$ и нитратов 13 мкг \cdot л $^{-1}$. Кроме этого, в сентябре 1990 г. при более низкой освещённости воды у дна, которая здесь изменялась от 15 (ст. № 17') до 4500 лк (ст. № 39') ДВ встречались заметно реже и в меньших количествах.

В мае 1993 в микрофитобентосе ФПЗ обнаружено 40 видов ДВ (табл. 4), которые здесь являются преобладающей группой и их встречаемость была выше, чем в предыдущие годы. В основном отмечены пennisные бентосные виды *Halamphora coffeiformis*, *Diploneis smithii*, *Trachyneis aspera*, обычные для побережья Чёрного моря (Рябушко, 2013).

Всего в эпифитоне филлофор обнаружено 88 видов микроводорослей, более 20 из них относятся к бентопланктонным, остальные – планктонным и донным формам, попавшим на поверхность филлофор при оседании планктона в результате шторма, воздействия течений, турбулентного перемешивания или взмучивания подстилающих грунтов под макрофитами.

За период исследования впервые в Чёрном море обнаружен вид диатомеи *Navicula perrhombus* (табл. 2), известный в бентосе северо-западной части Японского моря, позже указан для крымского побережья Чёрного моря (Рябушко, 1991, 2013; Рябушко, Бегун, 2016). Встречаемость видов на ФПЗ по 1–2 раза отмечена у 67 видов (табл. 4).

Таблица 4

Список микроводорослей бентоса Филлофорного поля Зернова по станциям отбора проб (1989, 1990, 1993 гг.)

| Таксоны | Номера станций |
|------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 1 | 2 |
| BACILLARIOPHYTA | |
| <i>Achnanthes longipes</i> | 9' |
| <i>A. pseudogroenlandica</i> | 9, 11, 19 |
| <i>A. septata</i> | 29', 39' |
| <i>Actynoptychus senarius</i> | 27' |
| <i>Amphora arcus</i> | 21, 5', 6', 7', 9', 47', 51', 55', 56', 9 ⁺ , 52 ⁺ |
| <i>A. angusta</i> | 17, 43' |
| <i>A. bigibba</i> | 11 |
| <i>A. caroliniana</i> | 51' |
| <i>A. crassa</i> | 1, 27, 34', 47', 57', 4 ⁺ , 41 ⁺ |
| <i>A. parvula</i> | 7', 9', 13', 17', 40 ⁺ |
| <i>A. proteus</i> var. <i>proteus</i> | 1, 3, 4, 21, 22, 26, 27, 31, 33, 3'-5', 19', 26', 29'-31', 33', 35'-60', 3 ⁺ , 4 ⁺ , 41 ⁺ , 52 ⁺ |
| <i>A. proteus</i> var. <i>oculata</i> | 4, 1', 3', 4', 30', 31' |
| <i>A. proteus</i> var. <i>oculata</i> f. <i>nana</i> | 4, 1' |
| <i>A. subangularis</i> | 3 ⁺ , 9 ⁺ , 52 ⁺ |
| <i>Amphora</i> spp. | 2, 3, 7, 9, 11, 13, 19, 22, 24, 26, 27, 29, 30, 33, 69, 1', 21', 30', 31', 47', 49', 51', 55', 58', 4 ⁺ , 40 ⁺ |
| <i>Anomoeoneis sculpta</i> | 9 |
| <i>Ardissonaea baculus</i> | 22' |
| <i>A. crystallina</i> | 5, 6, 13, 21', 4 ⁺ |
| <i>Bacillaria paxillifera</i> | 1, 19, 22, 9', 45', 47'1 |
| <i>B. socialis</i> var. <i>baltica</i> | 21, 6', 7', 9', 36', 47', 55' |
| <i>Bacteriastrum hyalinum</i> * | 1, 29 |
| <i>Berkeleya rutilans</i> | 7, 22 |
| <i>Biddulphia obtusa</i> | 1, 3, 9 |
| <i>Campylodiscus thuretii</i> | 21, 17' |
| <i>Catacombus gaillonii</i> | 9 ⁺ , 40 ⁺ |
| <i>Cerataulina pelagica</i> * | 3 ⁺ , 52 ⁺ |
| <i>Chaetoceros</i> sp. ^{1*} | 4' |
| <i>Chaetoceros</i> sp. ^{2*} | 19' |
| <i>Climacosphenia monilifera</i> | 3 ⁺ |
| <i>Cocconeis costata</i> | 1, 2, 4, 5, 7, 9, 21, 24, 27, 5', 19', 21', 31', 43', 46', 47', 51', 56', 58', 60', 40 ⁺ |
| <i>C. distans</i> | 19', 60', 3 ⁺ , 4 ⁺ , 9 ⁺ , 41 ⁺ , 52 ⁺ |
| <i>C. kamchatkiensis</i> | 60' |
| <i>C. scutellum</i> var. <i>scutellum</i> | 1, 2, 4, 15, 17, 22, 29, 34, 1', 3', 19', 33', 35' |
| <i>C. scutellum</i> var. <i>parva</i> | 4, 22 |
| <i>C. speciosa</i> | 7, 7' |
| <i>Cocconeis</i> spp. | 1, 3, 15, 26, 27, 33, 5', 51', 60', 3 ⁺ |
| <i>Coscinodiscus apiculatus</i> | 29 |
| <i>C. granii</i> | 34, 4', 39', 43', 45', 51', 56'-59' |
| <i>C. janisechii</i> * | 31' |
| <i>C. jonesianus</i> * | 27' |
| <i>C. perforatus</i> * | 53' |

Таблица 4 (продолжение)

| 1 | 2 |
|--------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <i>C. radiatus</i> | 27', 28', 60' |
| <i>Coscinodiscus</i> sp. 1 | 11 |
| <i>Coscinodiscus</i> sp. 2 | 15', 17', 24', 26' |
| <i>Coscinodiscus</i> sp. 3 | 17', 19', 29', 49' |
| <i>Coscinodiscus</i> sp. 4 | 33' |
| <i>Coscinodiscus</i> sp. 5 | 5', 11', 13' |
| <i>Coscinodiscus</i> sp. 6 | 36' |
| <i>Coscinodiscus</i> sp. 7 | 40' |
| <i>Coscinodiscus</i> sp. 8 | 41', 42', 43' |
| <i>Craticula halophila</i> | 2, 22, 32, 33 |
| <i>Ctenophora pulchella</i> | 26, 9' |
| <i>Cyclotella choctawhatcheeana</i> | 1, 5, 15, 17, 26, 27, 29, 33, 13' |
| <i>Cylindrotheca closterium</i> | 1, 7', 9 ⁺ |
| <i>Cymbella</i> sp. | 21, 30, 7', 9' |
| <i>Dimeregramma minor</i> | 17, 30 |
| <i>Diploneis bombus</i> | 6, 15, 24, 24', 27', 29' |
| <i>D. chersonensis</i> | 30, 43' |
| <i>D. finnica</i> | 11 |
| <i>D. lineata</i> | 47', 49', 56' |
| <i>D. notabilis</i> | 11 |
| <i>D. oblongella</i> | 3, 6, 7, 13, 24, 27, 1', 3', 6', 11', 13', 15', 19', 30', 49', 51', 53', 55', 56', 9 ⁺ |
| <i>D. ovalis</i> | 1, 6 |
| <i>D. parma</i> | 45' |
| <i>D. smithii</i> var. <i>smithii</i> | 1, 3, 5, 9, 11, 15, 21, 27, 30, 1', 5', 6, 7', 13', 24', 27'–31', 33', 36', 42', 43', 45', 47', 53', 55', 56', 60', 3 ⁺ , 9 ⁺ , 4 ⁺ , 41 ⁺ |
| <i>D. smithii</i> var. <i>pumila</i> | 41 ⁺ |
| <i>D. smithii</i> var. <i>rhombica</i> | 41', 42', 43', 57', 60' |
| <i>D. subadvena</i> | 22, 1', 2', 31', 36', 47', 3 ⁺ |
| <i>Ditylum brightwellii</i> * | 13, 29, 36', 43', 49', 59', 60' |
| <i>Donkinia recta</i> | 51' |
| <i>Fallacia forcipata</i> | 6, 22, 24, 5', 13', 15', 28', 42', 45', 47', 51', 53', 57', 58', 9 ⁺ , 52 ⁺ |
| <i>Grammatophora marina</i> | 1, 2, 3, 5, 21, 30, 1', 3', 6', 7', 9', 11', 13', 17', 19', 21', 26'–28', 30', 43', 51', 53', 55', 57', 3 ⁺ , 9 ⁺ |
| <i>Halamphora coffeiformis</i> | 1, 2, 3, 9, 19, 21, 22, 26, 33, 69, 1', 3', 6', 9', 13', 15', 19', 27'–29', 33', 43', 49', 51', 53', 56'–58', 9 ⁺ , 41 ⁺ |
| <i>H. eunotia</i> | 4, 5', 6' |
| <i>H. exigua</i> | 52 ⁺ |
| <i>H. granulata</i> var. <i>granulata</i> | 4, 6', 7', 9' |
| <i>H. granulata</i> var. <i>punctata</i> | 45' |
| <i>H. hyalina</i> | 31', 4 ⁺ , 52 ⁺ |
| <i>H. terroris</i> | 6, 53' |
| <i>Hyalodiscus scoticus</i> | 13, 26, 27, 29, 29' |
| <i>Licmophora abbreviata</i> | 30' |
| <i>L. flabellata</i> | 21' |
| <i>Lyrella circumsecta</i> | 3, 9, 27, 29, 30, 33 |
| <i>L. hennedyii</i> var. <i>hennedyii</i> | 30', 33', 36', 43', 51', 53', 56', 57', 59' |
| <i>L. hennedyii</i> var. <i>neapolitana</i> | 3 |
| <i>L. lyroides</i> | 31 |
| <i>L. perplexa</i> | 24 |
| <i>L. spectabilis</i> | 24', 26'–29' |
| <i>Lyrella</i> spp. | 1, 3, 1, 3, 4, 24, 13', 31', 49', 51', 3 ⁺ , 4 ⁺ |
| <i>Mastogloia braunii</i> | 27, 21' |
| <i>Melosira moniliformis</i> | 1, 3, 33, 1', 3', 9', 11', 17', 19', 39', 3 ⁺ , 4 ⁺ , 9 ⁺ , 41 ⁺ |
| <i>M. lineata</i> | 1, 55', 56' |
| <i>Navicula ammophila</i> var. <i>intermedia</i> | 2, 32, 9 ⁺ , 41 ⁺ |
| <i>N. cryptocephala</i> | 52 ⁺ |

Таблица 4 (продолжение)

| 1 | 2 |
|-----------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <i>N. directa</i> | 1, 4, 11, 5', 6', 9', 11', 13', 19', 27', 31', 36', 41'-43', 45', 47', 49', 51', 53', 55' |
| <i>N. distans</i> | 22, 13', 17', 51' |
| <i>N. palpebralis</i> var. <i>palpebralis</i> | 56' |
| <i>N. palpebralis</i> var. <i>semitplena</i> | 56' |
| <i>N. ramosissima</i> | 9, 17, 22, 24, 32, 5', 9', 30', 45', 47', 49', 51', 53', 55', 59', 60', 9+, 40+ |
| <i>N. retusa</i> var. <i>cancellata</i> | 1, 15 |
| <i>N. perrhombus</i> ** | 22 |
| <i>Navicula</i> spp. | 1-4, 6, 7, 13, 15, 17, 19, 22, 27, 3', 5', 6', 21', 30', 40', 42', 60', 4+, 9+ |
| <i>Nitzschia frustulum</i> | 9+ |
| <i>N. hybrida</i> | 5, 27, 4+, 52+ |
| <i>N. hybrida</i> f. <i>hyalina</i> | 1, 4, 5, 19, 21, 17', 27', 53' |
| <i>N. lanceolata</i> var. <i>lanceolata</i> | 19, 21 |
| <i>N. lanceolata</i> var. <i>minor</i> | 5, 7, 19, 21, 34, 31' |
| <i>N. vidovichii</i> | 6', 7', 9', 28', 43', 45', 47' |
| <i>Nitzschia</i> spp. | 1, 4, 5, 7, 13, 15, 17, 19, 21, 24, 29, 31, 32, 34, 17', 30', 39'-41', 3+, 4+, 9+, 41+, 52+ |
| <i>Paralia sulcata</i> | 1, 6, 1', 4', 5', 11', 19', 27', 30', 31', 33', 39'-43', 47', 51', 55'-60' |
| <i>Parlibellus delognei</i> | 1, 2, 3, 5-7, 13, 19, 21, 22, 26, 27, 33, 34, 9', 13', 15', 28', 30', 31', 36', 41', 47', 49', 52+ |
| <i>P. rhombicus</i> | 7', 9', 13', 43' |
| <i>Pinnularia quadratarea</i> | 1', 3', 13' |
| <i>Pinnularia</i> sp. | 9+ |
| <i>Planothidium hauckianum</i> | 22, 31 |
| <i>Pleurosigma angulatum</i> | 51' |
| <i>Pl. elongatum</i> | 6, 4', 19', 33', 43', 47', 51', 53', 56', 57', 4+, 9+, 52+ |
| <i>Pl. obscurum</i> | 27 |
| <i>Psammodictyon constrictum</i> | 33', 49' |
| <i>Pseudo-nitzschia</i> | 11', 31', 45', 47', 49', 55', 56', 40+, 41+ |
| <i>P. pseudodelicatissima</i> * | 1, 4, 24, 26, 33, 38', 39', 41' |
| <i>P. seriata</i> * | 1, 4, 5, 7, 13, 15, 17, 23, 24, 27, 55', 4+ |
| <i>Pseudosolenia calcar-avis</i> * | 1, 2, 9, 13, 15, 17, 19, 21, 22, 24, 26, 27, 31-34, 1', 3'-6', 9', 11', 17', 19', 27'-36', 38'-43', 45', 47', 51', 53', 55'-60' |
| <i>Rhabdonema adriaticum</i> | 21', 28', 29', 39', 56', 57', 3+, 4+ |
| <i>Rh. arcuatum</i> | 2, 7, 11, 15, 17, 24, 27, 30, 31, 33, 5', 17', 19', 24', 26', 27', 36', 41'-43', 47', 53', 55', 60' |
| <i>Rhoicosphenia marina</i> | 30' |
| <i>Simonsenia</i> sp. | 15' |
| <i>Skeletonema costatum</i> * | 26' |
| <i>Stauriphora salina</i> | 22 |
| <i>Surirella fastuosa</i> | 29', 41', 56', 60' |
| <i>Tabularia fasciculata</i> | 5', 31', 47' |
| <i>T. tabulata</i> | 3-5, 33, 9', 36', 39', 43', 45', 47', 49', 53', 55', 60', 9+, 40+, 41+ |
| <i>Thlassionema nitzschoides</i> * | 21, 5', 31', 47' |
| <i>Thalassiosira eccentrica</i> * | 1, 3, 13, 26, 27, 33, 34, 3', 5', 11', 21', 29', 39', 41', 42', 43' |
| <i>Th. parva</i> * | 56' |
| <i>Toxarium undulatum</i> | 26, 27, 30, 1', 3', 21', 9+ |
| <i>Trachyneis aspera</i> | 1, 21, 3', 7, 13, 21', 53', 55', 56', 60', 61', 4+, 41+ |
| <i>Triceratium antediluvianum</i> * | 29' |
| <i>T. reticulum</i> * | 1 |
| <i>T. acuminata</i> | 11, 21, 24, 27, 29, 3', 7', 9', 13', 15', 17', 19', 43', 47', 51', 53', 55', 61', 40+, 41+ |
| <i>T. granulata</i> | 30', 31', 33', 56' |
| <i>T. marginulata</i> | 21, 52+ |
| <i>Ulnaria ulna</i> * | 31', 45', 51', 61' |
| <i>Udantella anomala</i> | 1, 3 |
| CHRYSOPHYTA | |
| <i>Dictyocha speculum</i> * | 24, 7', 19' |
| НАРТОPHYTA | |
| <i>Emiliania huxleyi</i> * | 32, 9+, 52+ |

Таблица 4 (продолжение)

| 1 | 2 |
|-----------------------------------|---------------------------------|
| DINOPHYTA | |
| <i>Ceratium furca</i> * | 61, 19', 55', 57' |
| <i>Prorocentrum cordatum</i> * | 13, 15, 17, 19, 31–33, 17', 34' |
| <i>P. micans</i> * | 17', 34', 38', 39', 40' |
| <i>Protooperidium brevipes</i> * | 30 |
| CYANOPROKARYOTA | |
| <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> * | 30', 57', 58', 59' |

Примечание к таблице. Номера станций ФПЗ: без штриха – 1989 г., со штрихом – 1990 г., (+) – 1993 г.; * – виды фитопланктона, осевшие на дно; ** – вид впервые указан в Чёрном море.

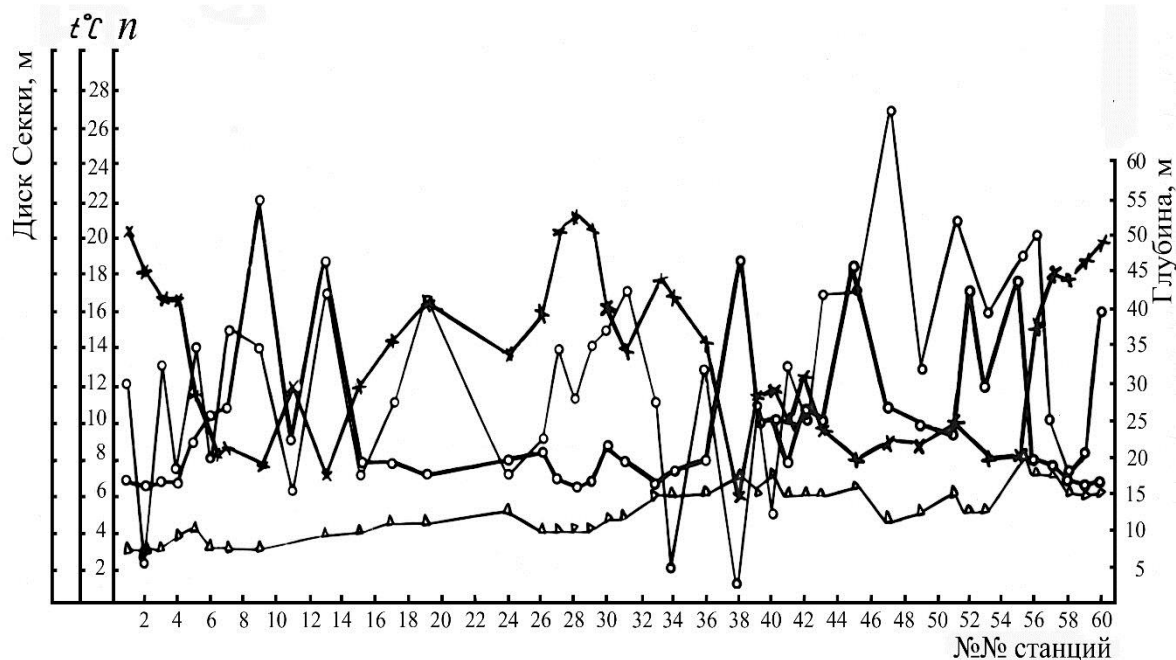


Рис. 3. Распределение числа видов (n) диатомовых водорослей в бентосе Филлофорного поля Зернова в сентябре – октябре 1990 в зависимости от глубины (x), температуры (о – жирная линия) и прозрачности воды в море по диску Секки (Δ)

Кроме этого, в эпифитоне филлофор и на иных субстратах на глубинах от 0,5 до 48,5 м при температуре воды от 6,0 до 18,7 °C обнаружены вредоносные виды микроводорослей. Это токсичные виды ДВ рода *Pseudo-nitzschia* и динофлагеллят – *Prorocentrum cordatum* и *P. micans*, *Noctiluca scintillans*, образующая мощные «красные приливы» в море, а также вид цианобактерии *A. flos-aquae* (табл. 2, 5).

В эпифитоне филлофор летом 1989 года найдено 88 видов ДВ, осенью 1990 – 105, в мае 1993 – 40. В 1989/1990/1993 годы в эпифитоне видов *Phyllophora crispa* зарегистрировано 60 и 61 вид ДВ, *Ph. truncata* – 20 и 58, для обеих филлофор отмечено общих 17/44/24 видов, соответственно. В эпифитоне *Ph. nervosa* f. *nana* найдено 10 видов, *Ph. pseudoceranoides* – 1, *Polysiphonia elongata* – 14, на прочих субстратах – 66 таксонов, из них на раковинах мидии – 15, рапаны – 3.

Наряду с изучением микрофитобентоса исследованы пробы фитопланктона. В августе 1989 года во время шторма на море зарегистрирован «красный прилив», вызванный массовым развитием планктонной гетеротрофной динофлагелляты *N. scintillans* и сопутствующих ей других видов фитопланктона (табл. 6). В сентябре 1990 в Чёрном море у мысов Калиакра и Емене (Болгария) отмечено «цветение» воды – наблюдали множество белёсых комков (так называемый «морской снег»), образованных планктонными видами ДВ *Pseudosolenia calvaravis*, *Thalassiosira* spp. и динофлагеллятами рода *Prorocentrum*.

Таблица 5

Встречаемость вредоносных микроводорослей в бентосе и фитопланктоне
Чёрного моря в период экспедиций (1989, 1990 гг.)

| Дата | Глубина, м | Температура, °С | Субстрат | Микроводоросли | Встречаемость | | |
|------------|------------|---------------------|-----------------------------|-------------------------------|-------------------|-------------------------------|-------------------|
| 03.07.1989 | 30,0 | 6,9 | <i>Phyllophora cripса</i> | <i>Prorocentrum cordatum*</i> | Часто | | |
| | 33,0 | 6,0 | | | Единично | | |
| 04.07 | 21,0 | 9,8 | <i>Phyllophora truncata</i> | | Много, часто | | |
| 07.07 | 38,0 | 7,6 | <i>Ph. truncata</i> | | | | |
| | 41,0 | 6,7 | | | | Глинистый ил | |
| 08.08 | 48,5 | 7,0 | <i>Ph. truncata</i> | | Единично | | |
| | 17,0 | 7,0 | <i>Ph. cripса</i> | | Много | | |
| 10.08 | 0,5 | 18,0 | | | <i>Ph. cripса</i> | <i>Noctiluca scintillans*</i> | «Красный прилив» |
| | 33,0 | – | <i>Ph. truncata</i> | | | <i>Pr. cordatum*</i> | |
| 13.08 | 25,0 | – | Ракушечник | | Единично | | |
| 04.09.1990 | 36,0 | 7,7 | <i>Ph. truncatai</i> | <i>Prorocentrum micans</i> | | | |
| 25.09 | 43,0 | 7,2 | <i>Ph. cripса</i> | | Много, часто | | |
| 26.09 | 15,0 | 18,7 | Гидроиды | <i>Pr. micans</i> | | | |
| | 28,0 | 10,2 | <i>Ph. truncata</i> | | Единично | | |
| 04.10 | 26.09 | 30,0 | | 7,8 | <i>Pr. micans</i> | | |
| | 04.10 | 45,0 | 7,3 | Мидия, песок | | Много, часто | |
| | | 46,5 | 6,6 | | | | <i>Ph. cripса</i> |
| | | 44,0 | 6,8 | | | | |
| | | 46,5 | 6,6 | | | | |
| 48,0 | 6,8 | <i>Ph. truncata</i> | | | | | |

Примечание к таблице. * – виды фитопланктона, осевшие на дно.

Таблица 6

Встречаемость вредоносных микроводорослей в бентосе и фитопланктоне
Чёрного моря в период экспедиций (1989, 1990 гг.)

| Дата | Глубина, м | Температура, °С | Субстрат | Микроводоросли | Встречаемость | | |
|------------|------------|---------------------|-----------------------------|-------------------------------|-------------------|-------------------------------|-------------------|
| 03.07.1989 | 30,0 | 6,9 | <i>Phyllophora cripса</i> | <i>Prorocentrum cordatum*</i> | Часто | | |
| | 33,0 | 6,0 | | | Единично | | |
| 04.07 | 21,0 | 9,8 | <i>Phyllophora truncata</i> | | Много, часто | | |
| 07.07 | 38,0 | 7,6 | <i>Ph. truncata</i> | | | | |
| | 41,0 | 6,7 | | | | Глинистый ил | |
| 08.08 | 48,5 | 7,0 | <i>Ph. truncata</i> | | Единично | | |
| | 17,0 | 7,0 | <i>Ph. cripса</i> | | Много | | |
| 08 | 0,5 | 18,0 | | | <i>Ph. cripса</i> | <i>Noctiluca scintillans*</i> | «Красный прилив» |
| | 33,0 | – | <i>Ph. truncata</i> | | | <i>Pr. cordatum*</i> | |
| 13.08 | 25,0 | – | Ракушечник | | Единично | | |
| 04.09.1990 | 36,0 | 7,7 | <i>Ph. truncatai</i> | <i>Prorocentrum micans</i> | | | |
| 25.09 | 43,0 | 7,2 | <i>Ph. cripса</i> | | Много, часто | | |
| 26.09 | 15,0 | 18,7 | Гидроиды | <i>Pr. micans</i> | | | |
| | 28,0 | 10,2 | <i>Ph. truncata</i> | | Единично | | |
| 04.10 | 26.09 | 30,0 | | 7,8 | <i>Pr. micans</i> | | |
| | 04.10 | 45,0 | 7,3 | Мидия, песок | | Много, часто | |
| | | 46,5 | 6,6 | | | | <i>Ph. cripса</i> |
| | | 44,0 | 6,8 | | | | |
| | | 46,5 | 6,6 | | | | |
| 48,0 | 6,8 | <i>Ph. truncata</i> | | | | | |

Примечание к таблице. * – виды фитопланктона, осевшие на дно.

ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнение результатов исследования микрофитобентоса показало, что на всех станциях ФПЗ, независимо от глубины и типа субстрата, прослеживается сходная тенденция в распределении ДВ. В эпифитоне макрофитов в подавляющем большинстве встречаются живые диатомеи, а на грунтах преобладают пустые их панцири. В местах повышенной концентрации азота и фосфора при увеличении прозрачности воды на небольших глубинах отмечено заметное увеличение количества видов. Меньше всего их наблюдалось в траловых сборах с больших глубин. Встречались преимущественно морские и солоноватоводно-морские виды ДВ, что согласуется с данными, указанными для прибрежий Чёрного, Японского и Азовского морей (Рябушко, 2013; Рябушко, Бегун, 2015; Varinova et al., 2019). Пресноводных и пресноводно-солоноватоводных видов отмечено мало (8 видов).

На различных типах субстратов встречался часто вид потенциально токсичной цианобактерии *A. flos-aquae* – индикатор загрязнения водоёмов. Вид является пресноводным, встречается в планктоне пресных водоёмов, а также отмечен в опреснённых районах Балтийского, Азовского и Чёрного морей (Рябушко, 2003; Hällfors, 2004).

Летом в фитопланктоне северо-западной части этот вид достигал максимальной численности до 34 млн кл.·л⁻¹ (Нестерова, 2001). Здесь указаны некоторые виды пресноводного комплекса, для которых солёность черноморской воды слишком высока, и они приспособились находиться в распреснённой части моря, в которой отмечены основные «поля» минимальной численности и биомассы ДВ (Гусяков, 2002). Несмотря на разные экологические условия, флора черноморских микрофитов во многом близка средиземноморской и характеризуется преобладанием морских форм с высокой долей космополитов (Рябушко, 2013).

Вследствие увеличения содержания азота, фосфора и других биогенных элементов, которые способствуют росту численности вредоносных водорослей, особенно в прибрежных экосистемах Чёрного моря (Рябушко, 2003). Так, в июне 1986 года при температуре воды равной 22–24 °С и солёности 15–18 ‰ авторами была зарегистрирована катастрофическая вспышка вида *Noctiluca miliaris* (теперь вид называется *N. scintillans*), численность которого достигала 6897 млн кл.·м⁻³ с биомассой 558,6 кг·м⁻³ (Зайцев и др., 1988). Для сравнения, в Севастопольской бухте в 1938 году этот вид на глубине 10 м 14 июля достигал численности 72 тыс. кл.·л⁻¹, а 3 декабря – 22100 кл.·л⁻¹ (Морозова-Водяницкая, 1948).

Результаты изучения микрофлоры ФПЗ показали, что численность сапрофитных организмов в донных осадках на 2 порядка выше, чем в придонном слое воды (Лебедь, 1989). Высокие величины липолитических микроорганизмов, характерные для закрытых загрязнённых бухт, а также наличие богатой аэробной и анаэробной микрофлоры, в том числе жизнеспособных бактерий указывают на интенсивность микробиологических процессов в этом регионе. Это свидетельствует о создании бескислородных зон, в которых процессы разложения ОВ значительно замедляются, что приводит к образованию анаэробных условий.

Для более эвтрофных участков крымского побережья численность ДВ в 2–2,5 раза выше, чем в относительно чистых районах моря (Рябушко, 2013). Нами показано, что в районе ФПЗ преобладают β-мезосапробионты – индикаторы умеренного органического загрязнения вод, что характерно для прибрежного микрофитобентоса Чёрного, Азовского и Японского морей (Рябушко, 2013; Рябушко, Бегун, 2015; Varinova et al., 2019).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обобщены результаты инвентаризации и ревизии списка обнаруженных видов с учётом последних изменений в их номенклатуре. Видовое разнообразие микрофитобентоса ФПЗ представлено многовидовыми сообществами одноклеточных водорослей. Обнаружено 138 таксонов микроводорослей, принадлежащих к отделам Bacillariophyta – 129 таксонов (55 родов), Dinophyta – 6 (4 рода), Nartophyta, Chrysophyta и Cyanoprokaryota – по 1 виду. Наибольшее родовое обилие принадлежит 62 бентосным видам ДВ: *Diploneis* (12), *Amphora*

(10), *Navicula* (9), *Halamphora* (7), *Cocconeis*, *Lyrella*, *Nitzschia* и *Coscinodiscus* по 6 таксонов. В эпифитоне филлофор летом 1989 найдено 92 вида микроводорослей, в том числе 88 ДВ, осенью 1990 – 109 видов, 105 ДВ, в мае 1993 – 40 видов ДВ. Количество видов снижается с увеличением глубины, уменьшением освещённости и прозрачности воды в море. Эколого-флористическая характеристика флоры представлена морскими (63 %) и солоноватоводно-морскими (28 %) видами, 68 % β -мезосапробионтов. Космополиты составляют 27 %, аркто-бореально-тропические – 25 % и бореально-тропические – 21 % всех видов. Показано, что более благоприятные условия для развития микроводорослей отмечены для центральной части ФПЗ. Здесь независимо от глубины и типа субстрата преобладают жизнеспособные макро- и микроводоросли. Наибольшая встречаемость микрофитов, представленных в большинстве случаев живыми клетками, наблюдается в эпифитоне филлофор, наименьшая – в основном мёртвыми в грунтах.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ № АААА-А18-118021350003-6.

Список литературы

- Беляев Б. Н. Освещённость водной толщи северо-западного шельфа Чёрного моря в районах Каркинитского залива и Филлофорного поля Зернова // Экология моря. – 1993. – Вып. 43. – С. 75–90.
- Гусяков М. О. Діатомові водорості бентосу Чорного моря та суміжних водойм: автореф. дис. ... д-ра біол. наук: спец. 03.00.05 Ботаніка. – Киев: Інститут ботаніки ім. Н.Г.Холодного НАН України, 2002. – 36 с.
- Зайцев Ю. П., Полищук Л. Н., Настенко Е. В., Трофанчук Г. М. Сверхвысокие концентрации ночесветки *Noctiluca miliaris* Surigaу в нейстали Чёрного моря // Доклады АН УССР. Серия Б. – 1988. – № 10. – С. 67–69.
- Зернов С. А. Фауна филлофоры (Algae Rhodophyceae) – филлофорное поле в северо-западной части Чёрного моря: Зоологическая экскурсия на пароходе «Феда» 11-14 апреля 1909 // Ежегодник зоологического музея Императорской АН. – 1909. – Т. 14, № 3/4. – С. 181–191.
- Калугина-Гутник А. А., Лачко О. А. Состав, распределение и запасы водорослей в районе Филлофорного поля Зернова. – В кн.: Распределение бентоса и биология донных животных в южных морях. – Киев: Наукова думка, 1966. – С. 112–131.
- Калугина-Гутник А. А., Евстигнеева И. К. Пространственная структура ценопопуляций *Phyllophora nervosa* на Филлофорном поле Зернова летом 1989 г. // Экология моря. – 1993. – Вып. 44. – С. 64–70.
- Коновалова Г. В. Динофлагелляты дальневосточных морей России и сопредельных акваторий Тихого океана. – Владивосток: Дальнаука, 1998. – 298 с.
- Лебедь А. А. Микробиологическая характеристика воды и донных осадков Филлофорного поля Зернова // Экология моря. – 1989. – Вып. 31. – С. 13–16.
- Миничева Г. Г. Аллометрический метод определения удельной поверхности водорослей-макрофитов // Альгология. – 1992. – Т. 2, № 4. – С. 93–96.
- Миничева Г. Г. Современная морфофункциональная трансформация сообществ макрофитов Филлофорного поля Зернова // Альгология. – 2007. – Т. 17, № 2 – С. 171–190.
- Морозова-Водяницкая Н. В. Филлофорное поле Зернова и причины его возникновения. Памяти академика С. А. Зернова // Труды Севастопольской биологической станции. Сборник памяти академика С.А.Зернова. – 1948. – Т. VI. – С. 216–226.
- Нестерова Д. А. «Цветение» воды в северо-западной части Чёрного моря (обзор) // Альгология. – 2001. Т. 11, № 4. – С. 502–513.
- Пархоменко А. В., Ковальчук Ю. В. Исследования гидрохимического режима Филлофорного поля Зернова в летний период // Экология моря. – 1993. – Вып. 43. – С. 69–75.
- Прошкина-Лавренко А. И. Діатомові водорості бентосу Чорного моря. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1963. – 243 с.
- Рябушко Л. И. Видовой состав, сезонная динамика плотности и биомассы диатомовых водорослей твёрдых грунтов верхней сублиторали залива Восток Японского моря // Биология моря. – 1990. – № 5. – С. 3–11.
- Рябушко Л. И. Микрофитобентос Филлофорного поля Зернова. – АН Украины. ИнБЮМ им. А. О. Ковалевского: Деп. в ВИНТИ, 2.07.91, № 2981-В91. – Севастополь, 1991. – 28 с.
- Рябушко Л. И. Потенциально опасные микроводоросли Азово-Черноморского бассейна [Ред. В. И. Рябушко]. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – 288 с.
- Рябушко Л. И. Микрофитобентос Чёрного моря [Ред. А. В. Гаевская]. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2013. – 416 с.
- Рябушко Л. И., Бегун А. А. Діатомові водорості мікрофитобентосу Японського моря. Т. 1. – Симферополь – Севастополь: Н. Оріанда, 2015. – 288 с.
- Рябушко Л. И., Бегун А. А. Діатомові водорості мікрофитобентосу Японського моря (Синопис і Атлас). Т. 2. – Севастополь: ПК «КІА», 2016. – 324 с.

Рябушко Л. И., Бондаренко А. В., Барина С. С. Индикаторные микроводоросли бентоса в оценке степени органического загрязнения вод на примере крымского побережья Азовского моря // Морской биологический журнал. – 2019. – Т. 4, № 3. – С. 69–80. DOI: 10.21072/mbj.2019.04.3.07.

Barinova S. S., Bondarenko A. V., Ryabushko L. I., Kapranov S. V. Microphytobenthos as indicator of water quality and organic pollution in the Western coastal zone of the Sea of Azov // Oceanological and Hydrobiological Studies. – 2019. – Vol. 48, no. 2. – P. 21–35. ISSN 1730-413X eISSN 1897–3191.

Hällfors G. Checklist of Baltic Sea phytoplankton species (including some heterotrophic protistan groups) // Baltic Sea Environment Proceedings. – 2004. – Vol. 95. – 210 p.

Hendey N. I. An introductory account of the smaller algae of British coastal waters. Part 5. Bacillariophyceae (Diatoms). – London, 1964. – 740 p.

Kuylensstierna M. Benthic Algal Vegetation in the Nordre Älv Estuary (Swedish West Coast): Dissert. – Göteborg, Sweden. – 1989. – Vol. 1 – 244 p.

Kuylensstierna M. Benthic Algal Vegetation in the Nordre Älv Estuary (Swedish West coast). Dep. of Mar. Bot. Univ. of Göteborg-Sweden. – 1990. – Vol. 2 – 76 p.

Ryabushko L. I. Microphytobenthos of Zernov's Phyllophora Field (the Black Sea) // Ekosistemy. 2020. Iss. 23. P. 16–31.

The results of the study of the composition and ecology of microalgae in the epiphyton of 9 groups of macrophytes and different bottom substrates near the Zernov's Phyllophora field in the Black Sea during three voyages of the research vessel "Akademik Kovalevsky" in 1989, 1990, and 1993 are presented. The samples were collected using the dredger "Ocean" and the trawl "Sigsby" at 99 stations from the depths of 0.5 to 53.0 m at water temperature of 6 to 22 °C, salinity of 16.00–18.31 ‰ and water transparency on the Secchi disk of 1.5–7.5 m. The samples were examined at magnifications of 10×40×2.5 and 10×90×2.5 under the light microscope "BIOLAM L–212". A total of 232 samples of microfitobentos were collected. The research team found species diversity of microphytobenthos represented by 138 taxa of microalgae including Bacillariophyta (129 species, 55 genera), Dinophyta – 6 (4 genera), Haptophyta, Chrysophyta and Cyanoprokaryota – 1 species each. The largest genera number of diatoms belongs to 62 benthic species: *Diploneis* (12), *Amphora* (10), *Navicula* (9), *Halamphora* (7) and *Cocconeis*, *Coscinodiscus*, *Lyrella* and *Nitzschia* (6 taxa each). Eighty-eight diatom species were found in *Phyllophora* epiphyton in 1989 (summer), 105 species – in 1990 (autumn), and 40 species in 1993 (May); the general the number of registered diatom species was 17/44/24, respectively. In 1989 and 1990, 60 и 61 species were recorded in *Phyllophora crispera*, 20 and 58 were registered in *Ph. truncata*. Ecological and phytogeographic characteristics of microalgae are represented mainly by marine (63 %) and brackish-marine species (28 %). There are 28 diatom species with water saprobity indices, 68 % of which belong to β -mezosaprobionts – indicators of moderate organic water pollution. Cosmopolites make up 27 %, arcto-boreal-tropical – 25 % and boreal-tropical – 21 % of all species. The diatoms abundance ($3.48 \cdot 10^3$ cells \cdot cm $^{-2}$) on the thallomes of *Ph. crispera* + *Ph. truncata* was observed in autumn with the dominance of *Navicula directa* ($2.19 \cdot 10^3$ cells \cdot cm $^{-2}$) at the depth of 24 m, water temperature of 10.8 °C, salinity of 17.48 ‰, water transparency of 2.3 m, phosphates 86 and nitrates 13 μ g \cdot l $^{-1}$. The different aspects of research of microphytobenthos of Zernov's Phyllophora field are discussed.

Key words: microphytobenthos, microalgae, diatoms, epiphyton, macrophytes, Zernov's phyllophora field, the Black Sea.

Поступила в редакцию 20.03.20