

Л. И. РЯБУШКО

МИКРОФИТО-
БЕНТОС
ЧЁРНОГО МОРЯ

Национальная академия наук Украины
Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского

Л. И. Р Я Б У Ш К О

**МИКРОФИТОБЕНТОС
ЧЁРНОГО МОРЯ**

СЕВАСТОПОЛЬ

2013

УДК 579: 581.526.323 (262.5)

Рябушко Л. И. Микрофитобентос Чёрного моря. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2013. – 416 с.

ISBN 978-966-02-6971-2

Впервые обобщены результаты оригинальных исследований и литературных данных о видовом разнообразии, систематическом составе, флористике, фитогеографии, экологии, сезонной динамике численности и биомассы микроводорослей в разных экотопах Чёрного моря, а также продуктивности микрофитобентоса. Проанализировано взаимное влияние микрофитобентоса и фитопланктона в прибрежье моря, и показана индикационная роль донных микроводорослей.

Книга предназначена для альгологов, гидробиологов, экологов, аспирантов, преподавателей и студентов учебных заведений.

Рябушко Л. І. Мікрофітобентосу Чорного моря. – Севастополь: ЕКОСІ-Гідрофізика, 2013. – 416с.

Уперше узагальнено результати оригінальних досліджень і літературних даних про видовому розмаїтті, систематичному складі, флористики, фітогеографії, екології, сезонній динаміці чисельності та біомаси микроводоростей в різних екотопах Чорного моря, а також продуктивності мікрофітобентосу. Проаналізовано взаємний вплив мікрофітобентосу і фітопланктону в прибережжя моря, і показана індикаційна роль донних микроводоростей.

Книга призначена для альгологів, гідробіологів, екологів, аспірантів, викладачів і студентів навчальних закладів.

УДК 579: 581.526.323 (262.5)

Ryabushko L. I. Microphytobenthos of the Black Sea. – Sevastopol: EKOSI-Gidrofizica, 2013. – 416 pp.

The book for the first time summarizes results of the original research and the pertinent scientific literature on the species diversity, taxonomic composition, floristics, phytogeography, ecology, seasonal dynamics of the numbers and biomass of microalgae dwelling in ecotopes of the Black Sea and the production performance of the microphytobenthos. Interactions observed between the microphytobenthos and phytoplankton in the coastal zone of the sea and the importance of microalgal benthos as environment indicators are discussed.

The book is intended for algologists, hydrobiologists, ecologists, post-graduates, teachers, lecturers and university students.

СЕВАСТОПОЛЬ

579

ISBN 978-966-02-6971-2

© Л.И. Рябушко, 2013

ОГЛАВЛЕНИЕ

	Стр.
ВВЕДЕНИЕ	5
ГЛАВА 1. МИКРОФИТОБЕНТОС КАК ПРЕДМЕТ ИССЛЕДОВАНИЯ	9
ГЛАВА 2. МИКРОФИТОБЕНТОС МИРОВОГО ОКЕАНА: СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ, ПРОБЛЕМЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	11
ГЛАВА 3. МЕТОДОЛОГИЯ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	28
3.1. Материалы и методы отбора проб.....	29
3.2. Методы обработки материала	41
ГЛАВА 4. ФЛОРИСТИЧЕСКИЙ СОСТАВ МИКРОФИТОБЕНТОСА ЧЁРНОГО МОРЯ И НЕКОТОРЫХ СОПРЕДЕЛЬНЫХ МОРЕЙ ...	47
ГЛАВА 5. СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ВИДОВОГО СОСТАВА И КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ХАРАКТЕРИСТИК МИКРОВОДОРО- СЛЕЙ В РАЗНЫХ ЭКОТОПАХ ЧЁРНОГО МОРЯ	85
ГЛАВА 6. ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ МИКРОФИТОБЕНТОСА ЧЁРНОГО МОРЯ	177
ГЛАВА 7. МИКРОФИТОБЕНТОС И ФИТОПЛАНКТОН КАК ЕДИНЫЙ ЭКОЛОГО-ФЛОРИСТИЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС ВОДОРОСЛЕЙ В ПРИБРЕЖЬЕ МОРЯ	193
7.1. Гидролого-гидрохимическая характеристика вод.....	193
7.2. Микрофитобентос	200
7.3. Фитопланктон	215
7.4. Взаимное влияние микрофитобентоса и фитопланктона	240
ГЛАВА 8. МИКРОВОДОРОСЛИ – ПОКАЗАТЕЛИ СОСТОЯНИЯ МОРСКИХ ЭКОСИСТЕМ	249
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	282
СЛОВАРЬ НЕОБХОДИМЫХ ТЕРМИНОВ И ПОНЯТИЙ	285
ЛИТЕРАТУРА	291
ПРИЛОЖЕНИЕ 1. Таксономическая структура микрофитобентоса Чёрного моря	344
ПРИЛОЖЕНИЕ 2. Видовой состав и эколого-фитогеографическая характеристика микрофитобентоса Чёрного моря	377
ПРИЛОЖЕНИЕ 3. Список микроводорослей бентоса крымского, кавказского побережья и Филлофорного поля Зернова	400
ПРИЛОЖЕНИЕ 4. Список донных микро- и макроводорослей Чёрного и Эгейского морей, египетского побережья Средиземного моря	409

CONTENTS

	Стр.
INTRODUCTION	5
CHAPTER 1. MICROPHYTOBENTHOS AS THE SUBJECT OF INVESTIGATION	9
CHAPTER 2. MICROPHYTOBENTHOS OF THE WORLD OCEAN: THE ACQUIRED KNOWLEDGE, RESEARCH PROBLEMS AND PROSPECTS	11
CHAPTER 3. METHODOLOGY AND METHODS	28
3.1. Materials and sampling methods.....	29
3.2. Methods of sample handling	41
CHAPTER 4. THE FLORISTIC COMPOSITION OF MICROPHYTOBENTHOS IN THE BLACK SEA AND THE ADJACENT SEAS ..	47
CHAPTER 5. THE SEASONAL DYNAMICS OF SPECIES COMPOSITION AND QUANTITATIVE CHARACTERISTICS OF MICROALGAE IN DIFFERENT ECOTOPES OF THE BLACK SEA	85
CHAPTER 6. PRIMARY PRODUCTION OF THE BLACK SEA MICROPHYTOBENTHOS	177
CHAPTER 7. MICROPHYTOBENTHOS AND PHYTOPLANKTON AS AN INTEGRATED ECOLOGICAL AND FLORISTIC ALGAL COMPLEX INHABITING THE COASTAL SEA WATER	193
7.1. Hydrological and hydrochemical characteristics of the sea waters	193
7.2. Microphytobenthos	200
7.3. Phytoplankton	215
7.4. Interaction between microphytobenthos and phytoplankton	240
CHAPTER 8. MICROALGAE AS INDICATORS OF MARINE ECOSYSTEM HEALTH	249
CONCLUSION	282
GLOSSARY	285
REFERENCES	291
APPENDIX 1. The taxonomic structure of microphytobenthos of the Black Sea	344
APPENDIX 2. The species composition, ecological and phytogeographical characteristics microphytobenthos of the Black Sea ..	377
APPENDIX 3. The list of microalgal benthos of the Crimean and Caucasian near-shore ecotopes and Zernov's Phyllophora field	400
APPENDIX 4. The list of micro- and macroalgae of the Black and Aegean seas and the Egyptian coastal sector of the Mediterranean Sea	409

"То, что мы знаем, – ограничено,
а то, чего мы не знаем, – бесконечно".

П. Лаплас

ВВЕДЕНИЕ

Микроводоросли гидросферы отличаются высоким видовым разнообразием и занимают одно из ведущих положений по количеству видов и численности в биосфере. Создавая большую часть глобальной первичной продукции, они представляют собой важный элемент в энергетическом балансе моря, будучи пищевым объектом для многих животных пелагиали и бентали, источником органического вещества и формирования кислородного режима практически любого водоёма. В зависимости от биотопа обитания среди микроводорослей различают микрофитобентос, населяющий бенталь водоёмов, и фитопланктон – обитателей пелагиали. Помимо того, некоторые планктонные водоросли имеют определённые стадии развития, при которых часть их жизненного цикла проходит на дне моря (например, цисты – у динофитовых и золотистых водорослей, покоящиеся споры – у диатомовых).

Микрофитобентос морей представляет собой многовидовое сообщество микроскопических водорослей, которые поселяются на самых разнообразных неорганических субстратах, живых и неживых биосубстратах на дне водоёмов, а также на любых природных и антропогенных субстратах, плавающих в воде или находящихся на дне водоёма. Этим микрофитобентос принципиально отличается от фитопланктона.

В свою очередь, водные животные самых разнообразных таксономических групп, начиная от беспозвоночных и заканчивая позвоночными, используют микроводоросли вообще, и диатомовые в частности в качестве пищевого объекта. Донные диатомовые водоросли имеют разнообразные жизненные формы (экоморфы): одни из них являются прикреплёнными, другие – свободноживущими, они могут быть одиночными или же колониальными, имеющими колонии древовидной формы, лентовидные, зигзагообразные, цепочковидные, вееровидные и т. д.

Выполняя важную роль в структуре и функционировании прибрежных морских экосистем, донные микроводоросли, тем не менее, отличаются нетребовательностью к световому режиму и способностью активно фотосинтезировать практически круглый год. Вместе с тем, на развитие микроводорослей влияют как природные, так и антропогенные факторы среды, наиболее значимым из которых является антропогенное загрязнение, вызывающее увеличение содержания в воде азота, фосфора и других биогенных элементов, что способствует повышению их продуктивности и росту численности гетеротрофных, патогенных и токсичных микроорганизмов.

Некоторые виды способны создавать столь избыточную численность, что вызывают так называемые "цветение" воды и «красные приливы», резко

ухудшающие качество среды обитания гидробионтов и зачастую приводящие тех к гибели.

Одним из наиболее важных компонентов морского фитобентоса являются диатомовые водоросли. Выявление общих и индивидуальных закономерностей в их развитии, численности и распределении в разных экотопах моря вместе с другими сопутствующими микроводорослями в относительно «чистых» и импактных экосистемах моря, находящихся под влиянием антропогенного эвтрофирования, является важным аспектом общей гидробиологии, особенно в связи с проблемами качества воды и охраны природных ресурсов моря. Вместе с тем, отдельные виды микроводорослей планктона и бентоса морей широко используются при мониторинге качества водной среды как универсальные и чувствительные организмы, адекватно реагирующие на негативное воздействие на среду их обитания.

Микрофитобентос морей, подобно фитопланктону, является самостоятельным объектом для изучения таких его аспектов, как биологическое разнообразие (таксономический и флористический состав), фитогеография и экология, структурно-функциональные характеристики, продуктивность и пищевые взаимоотношения в системе продуцент – консумент.

Несмотря на то, что исследования микрофитобентоса Чёрного моря выполняются на протяжении не одного десятка лет, до сего времени практически нет обобщающих сводок по его изучению. В настоящей монографии на основе оригинальных многолетних исследований донных микроскопических водорослей Чёрного моря, с привлечением аналогичных материалов из Азовского, Эгейского, Средиземного и Японского морей, а также многочисленных литературных источников впервые обобщены данные по видовому разнообразию, флористике, таксономии, морфологии и биологии, экологии и фитогеографии донных микроводорослей этого водоёма.

В главе 1 обсуждается вопрос, связанный с дефиницией «микрофитобентос», имеющий отношение к предмету исследования. В главе 2 дан краткий очерк современного состояния изученности бентосных микроводорослей Мирового океана, включая Чёрное море и моря Средиземноморского бассейна. Отмечено, что на первом этапе эти исследования отличались ярко выраженной ботанической направленностью, когда разрабатывались основные классификационные системы и были написаны книги, определители, пособия и т.д., которыми и по сей день пользуются альгологи и диатомисты всего мира. Показано, что изучение экологии микрофитобентоса морей, в том числе разных регионов Чёрного моря, характеризуется мозаичностью, неравномерностью и отсутствием обобщающих сводок, значительным отставанием в исследовании структурных и функциональных характеристик микрофитобентоса морских экосистем.

В связи со слабой разработкой методологии и методов исследования в книгу включена 3-я глава «Методология и методы изучения морского микрофитобентоса», которая посвящена разработке стратегических методологических и методических принципов исследования этой группы микроводорослей. Именно из-за отсутствия соответствующих руководств по методам отбора проб микроводорослей с различных субстратов, их качественной и количественной обработки с помощью световой и электронной микроскопии, микрофотографировании, последующей математической обработки количественных

данных, изучение микрофитобентоса морей серьёзно отстаёт от изучения фитопланктона.

Существенное место в работе занимают исследование биологического разнообразия и анализ таксономической структуры микроводорослей бентоса Чёрного моря, который в настоящее время невозможно выполнить без инвентаризации, ревизии и критического пересмотра их списков. Поэтому при исследовании особенностей распределения микроводорослей в разных экотопах локальных и региональных участков прибрежных зон моря нами использованы ботанико-флористический и экологический подходы. Результаты этих работ представлены в следующей 4-й главе.

На основе анализа таксономической структуры микрофитобентоса установлены общие тенденции динамики видового состава и количественных характеристик микроводорослей эпилимтона, эпифитона, эпизоона и перифитона в зависимости от абиотических и биотических факторов среды. Эти материалы составляют предмет содержания 5-й главы монографии.

Несмотря на высокий продукционный потенциал и производство значительного количества автохтонного органического вещества на шельфе морей, изучению продуктивности и функциональных характеристик микрофитобентоса и их изменениям в зависимости от экологических факторов среды посвящено немного работ. Сказанное справедливо и по отношению к Чёрному морю. Поэтому нами впервые выполнены комплексные исследования структурно-функциональных и продукционных характеристик микрофитобентоса на примере такового каменистых грунтов и фитоперифитона стеклянных пластин крымского побережья Чёрного моря (глава 6). Здесь же дана оценка продукционных характеристик двух экотопов Чёрного моря в сравнении с другими экотопами Мирового океана.

Поскольку практически нет работ, посвящённых изучению взаимного влияния микрофитобентоса и фитопланктона в побережье моря с учётом гидролого-гидрохимических характеристик, в главе 7 представлены результаты таких исследований и показаны основные закономерности пространственно-временной структуры микрофитобентоса и фитопланктона как единого эколого-флористического комплекса водорослей в прибрежной части Чёрного моря.

Учитывая тот факт, что экологическая роль микрофитобентоса слабо освещена в научной литературе, в главе 8 «Микроводоросли – показатели состояния морских экосистем» отражена актуальность изучения потенциально опасных и токсичных видов микроводорослей вообще и в Азово-Черноморском бассейне в частности. Подобная информация крайне необходима для выработки механизмов управления и предупреждения возможного возникновения негативных ситуаций, связанных с «цветением воды», периодически возникающим в море. При проведении биомониторинга качества морской среды рекомендовано использовать в качестве тест-объектов виды-индикаторы донных микроводорослей и их количественные характеристики.

В конце книги дано общее заключение и приведен словарь терминов. Завершают книгу четыре приложения, в которых представлены таксономическая структура микрофитобентоса и списки видов микроводорослей Чёрного и Эгейского морей, египетского побережья Средиземного моря, составленные по результатам 3-х морских экспедиций на НИС «Академик Ковалевский» в 1989, 1990 и 1993 годы.

В целом работа представляет комплексное исследование микрофитобентоса Чёрного моря и не могла быть выполнена без содействия и поддержки руководства ИнБИОМ НАН Украины, а также заведующего отделом аквакультуры и морской фармакологии, д.б.н. В. И. Рябушко и коллег по работе в разные годы. Прежде всего, хочу отметить д.б.н. А. А. Калугину-Гутник, под руководством которой я работала в отделе фитобентоса и культивирования водорослей, оказавшей мне содействие для участия в морских экспедициях по изучению микрофитобентоса Филлофорного поля Зернова в Чёрном море, банок Эгейского моря и египетского побережья Средиземного моря, ей же принадлежит определение видов большей части водорослей-макрофитов. Не могу не вспомнить и д.б.н. Е. Б. Маккавееву, определившую виды брюхоногих моллюсков в эпифитоне черноморских грацилярий. Приношу свою искреннюю благодарность коллегам и соавторам моих трудов, а также всем лицам, оказавшим содействие при подготовке книги, в том числе заведующей библиотекой ИнБИОМ НАНУ О. А. Акимовой – за помощь по нахождению редких литературных источников.

МИКРОФИТОБЕНТОС

КАК ПРЕДМЕТ ИССЛЕДОВАНИЯ.....

Прежде чем приступить к изложению основного материала следует определить, что такое «микрофитобентос» как предмет исследования и дать классификацию некоторым дефинициям, используемым непосредственно в настоящей работе. Понятие «экология» и «бентос» ввёл в науку известный немецкий учёный-натуралист Э. Геккель: «бентос – совокупность не плавающих организмов в море, всех тех животных и растений, которые обитают на дне, прикрепляясь к нему (сессильный бентос) или ползая по субстрату (вагильный бентос)». В конце XIX и начале XX ст. все сообщества гидробионтов, связанные с дном водоёма, объединили под термином «бентос». Поэтому сообщества микроводорослей, жизнь которых проходит на субстрате (прикреплённые и свободноживущие), относят к бентосу. На искусственных субстратах многие обнаруженные там виды диатомовых водорослей близки по своему составу к видам, живущим на природных грунтах (галечник, камни, валуны, скалы) и биосубстратах (донная растительность, кожные покровы млекопитающих, поверхности беспозвоночных животных). В целом для группы донных диатомовых водорослей тип субстрата имеет важное значение, поскольку у них имеются специальные приспособления для жизни на дне водоёмов; к тому же у одних видов существует избирательность к качеству субстрата, у других её нет. Одни виды поселяются на поверхности субстрата (эпибентосные формы), другие, в том числе сверлящие формы, способны вторгаться внутрь какого-либо субстрата, например, заполнять перфорации на поверхности камней, проникать в эпидермис млекопитающих животных (китов, дельфинов), поселяться в кишечнике гидроидов (эндобентосные формы) и т. д.

Существует множество определений термина «микрофитобентос», который рассматривается как вся совокупность фотосинтезирующих микроорганизмов, прикреплённых или подвижных, обитающих как на любом подводном твердом субстрате, образующем дно бассейна, так и на плавающих, природных или искусственных субстратах. Каждое из них либо дополняет, либо повторяет прежнее. Отказываясь от старой терминологии, которой обозначались ассоциации водорослей (Aufwuchs, Bewuchs, Lassion), многие исследователи приняли этот термин (Погребняк, 1960б, в; Прошкина-Лавренко, 1963а; Бодяну, 1979; Планте-Куни, 1982; Чербаджи, 1982; Рябушко, 1986, 2009; Bodeanu, 1964, 1971; MacIntyre et al., 1996; Miller et al., 1996). Однако Н. Бодяну (1979) указывал на то, что этот термин не охватывает микроводоросли, обитающие в рыхлых грунтах, поэтому им выделен *микрофитобентос твёрдых субстратов* и *микрофитобентос рыхлых грунтов*. Дефиниция «микрофитобентос» с учётом поправок Н. Бодяну (1979) совпадает с дефиницией «бентос» по Раунду (Round, 1971), а приставки «микро-» и «фито-» к термину «бентос», т. е. «микрофитобентос» охватывает микроводоросли твёрдых и рыхлых грунтов, макрофитов, а также субстратов, введённых в воду человеком, т. е. перифитон по А.Л. Беннингу (Бенинг, 1924). Термин «фитомикробентос» (фiтoмiкрoбeнтoс), введённый К.С. Владимировой (1960а, б,

1978) для пресноводных водоёмов, не получил широкого применения (Gargas, Gargas, 1982). По мнению М. Планте-Куни (1982), термин «микрофитобентос» является этимологически наиболее точным. Вопрос, касающийся донных микроводорослей, в основном диатомовых, практически решён в его пользу. Однако в ранних терминах рассматриваются фотосинтезирующие живые водоросли. На наш взгляд, это обязательное упоминание необходимо дополнить и гетеротрофными организмами, так как многие микроводоросли являются не только автотрофами, но и гетеротрофами, способными утилизировать растворённое органическое вещество. Поэтому под дефиницией «микрофитобентос» мы понимаем всю совокупность фотосинтезирующих и миксотрофных микроскопических организмов, прикреплённых или подвижных, обитающих на различных подводных субстратах, находящихся на дне водоёма или в толще воды, или проводящих в толще воды часть своего жизненного цикла, ведущих индивидуальный и колониальный образ жизни, способных образовывать как макроформы, видимые невооружённым глазом, так и микроскопические формы колоний. Используя определение морских биотопов по Г. Кларку (Clarke, 1954), Ф. Раунд (Round, 1971) предложил для описания ниш встречаемости диатомовых водорослей применить терминологию, принятую для животных и растений:

- эпифитон – водоросли (эпифиты), обитающие на растительном субстрате;
- эпилитон – водоросли (эпилиты), обитающие на поверхности камня;
- эндолитон – водоросли (эндолиты), занимающие нишу внутри перфораций живых и неживых субстратов;
- эпипелон – водоросли, обитающие на поверхности илистых осадков;
- эндопелон – водоросли, обитающие внутри илистых осадков;
- эпипсаммон – водоросли, прикрепленные к зёрнам песка;
- эпизоон – водоросли, обитающие на поверхности беспозвоночных и млекопитающих животных;

Однако, учитывая разнообразие экоморф донных одноклеточных водорослей, такого разделения явно недостаточно для характеристики заселяемых ими разнообразных ниш обитания. Так, на поверхности каменистых субстратов и донной растительности всегда присутствуют частицы илистых и песчаных фракций, детрита, слоевища или фрагменты живых и мёртвых растений, а также беспозвоночные, которые могут оказаться достаточно привлекательным субстратом для микроводорослей. Как показало изучение биологии видов и жизненных форм (*экоморф*) диатомовых водорослей в разных экотопах моря среди них встречаются и прикреплённые, и свободноживущие, способные передвигаться по субстрату. И те, и другие, отрываясь от субстрата, могут парить и в толще воды в поисках подходящего субстрата. А.И. Прошкина-Лавренко (1963а) отнесла некоторые бентосные виды диатомовых водорослей к видам-обрастателям. Это в основном эпибентосные, прикреплённые формы диатомей, которые можно встретить в эпифитоне, эпилитоне, эпипелоне, эпизооне, но, как правило, они редки в эндопелоне и эпипсаммоне, и хотя иногда встречаются там, но это – не основное их местообитание. Деление диатомовых по нишам обитания является несколько искусственным и не всегда оправданным, поскольку одни и те же виды встречаются в разных экотопах моря, но для оценки встречаемости видов по экотопам обитания такая классификация имеет свои преимущества. Наши исследования морского микрофитобентоса подтверждают эту точку зрения.

МИКРОФИТОБЕНТОС МИРОВОГО ОКЕАНА: СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ, ПРОБЛЕМЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....

В микрофитобентосе морей Мирового океана доминирующее положение занимают диатомовые водоросли, в связи с чем, анализ состояния изученности бентосных микроводорослей во многом сводится к таковому диатомовых. Ещё в 1907 г. было известно 2 000 видов диатомовых водорослей, живущих в пресных и морских водах (Геккель, 1907), а по данным современных авторов, в мире их насчитывается около 200 тыс. видов (Mann, Droop, 1996). Диатомовые водоросли играют существенную роль в трофодинамике водоёмов, дают высокую продукцию (Бондарчук, 1970, 1980; Кузнецов, 1988, 2002; Чербаджи, 1982; Рябушко, 1986, 2009; Алеев и др., 2005; В. Рябушко и др., 2008; Л. Рябушко и др., 2013; Plante-Guny, 1969, 1980; Nickel, Nickel, 1980a, b; Ryabushko et al., 2004) и вносят существенный вклад в осадкообразование морей и океанов (Лисицын, Богданов, 1968; Coles, 1979 и др.). В рыхлых грунтах морей диатомовые водоросли встречаются в массовых количествах на поверхности зёрен песка вместе с бактериями, проникая вглубь донных осадков от нескольких микрон до 20 мм, иногда живые клетки отмечены в песчаном грунте на глубине до 16 см и более (Бондарчук, 1980; Левин и др., 1981; Сабурова и др., 1991; Сабурова, Поликарпов, 2000; Pamatmat, 1968; Colocoloff, Colocoloff, 1973; Taasen, Evans, 1977; Taasen, Nøisaeter, 1981).

Изучению систематического состава этой группы водорослей посвящены десятки, если не сотни работ во многих странах Северной и Южной Америки, в том числе в Канаде (Poulin, Cardinal, 1982, 1983), США (Cupp, 1943; Hustedt, 1955; Patrick, Reimer, 1966, 1975; McIntire, Overton, 1971; Main, McIntire, 1974; Matheke, Horner, 1974; DeFelice, Lynts, 1978; Lobban, 1983, 1989, 1990; Marles, 1983, 1984; Thursby, Davis, 1984; Cahoon, Laws, 1993; McGee, 2005), Мексике (Siqueiros, Morzaria, 1999; Siqueiros, López, 2006) и Бразилии (Procopiak et al., 2006; Eskinazi-Leça et al., 2010), на островах Атлантического океана – Виргинских (Hagelstein, 1938), Канарских (Gil-Rodríguez et al., 2003) и Багамских (Hein et al., 2008), в странах африканского континента (Giffen, 1973, 1975, 1976; Foged, 1975; Maillard, 1977; Buzer, Sym, 1983) и тихоокеанского региона, включая Филиппины (Mann, 1925; Martines-Goss, 1995, 2001), Китай (Huang, Li, 1984; Jin et al., 1985) и Вьетнам (Особенности структуры ..., 2006). Не остались без внимания исследователей диатомовые Австралии и Новой Зеландии (Crosby, Wood, 1959; Wood, 1961; Underwood, 1984), Аравийского (Joseph, Joseph, 1977) и Каспийского (Караева, 1972, 1975; Караева, Бухтиярова, 2010; Karayeva, 1999) морей, а также бентосные микроводоросли Индийского океана у берегов Индии (Musra, 1956; Silva et al., 1996) и диатомовые водоросли Кувейта (Al-Yamani, Saburova, 2011) и т. д.

Европейский регион выделяется большим числом работ, посвящённых изучению систематики, флористики, биологии и экологии бентосных диатомовых водорослей, выполненных в Белом (Мережковский, 1878; Петров, 1967; Бондарчук, 1970, 1979; Бондарчук и др., 1985a, 1987; Бондарчук, Кузнецов, 1988; Сабурова и др., 1991; Сабурова, 1995), Баренцевом (Короткевич, 1960; Кузнецов, 1988, 1991a, б,

2002; Кузнецов и др., 1994, Кузнецов, Шошина, 2003; Витченко, 2005), Северном (Taasen, Evans, 1977; Taasen, 1979; Taasen, 1981) и Балтийском (Вильбасте, 1990; Cleve, 1891, 1895; Cleve-Euler, 1952, 1953; Aleem, 1973; Colina, 1981; Sundbäck, 1982, 1987; Kuylenstierna, 1989 – 1990; Snoeijs, Kautsky, 1989; Snoeijs, Prentice, 1989; Intercalibration ...1993 – 1996, 1998; Ulanova et al., 2009) морях, а также в прибрежных водах Великобритании (Smith, 1853, 1856; Aleem, 1949a, b; 1950; Hendeу, 1954, 1964) и т.д.

Особый интерес вызывает изучение микроводорослей, и прежде всего, диатомовых, поселяющихся на разнообразных субстратах в Арктическом (Порецкий, 1939; Усачев, 1946; Бондарчук и др., 1985б; Мельников, Бондарчук, 1987; Кузнецов, 1989; Мельников, 2005; Kawecka, 1986; Polar ..., 1990) и Антарктическом бассейнах (Николаев, 1975, 1983, 1984а, б; Николаев, Дмитраш, 1985; Рябушко, 2005в; Герасимюк, 2008; Burcle, 1975, 1987; Palmisano, Sullivan, 1982; Clarke, 1982 – 1983; Garrison, 1982; Ligowski, 1987; Rivkin, 1987; Gusliakov et al., 2004). За более чем вековой период исследования этих организмов в сообществах морского льда Арктики и Антарктики здесь отмечено 150 видов одноклеточных водорослей, в основном диатомовых (Horner, 1976), хотя в Антарктике обнаружены также и синезелёные водоросли (Белякова, 1985). В результате изучения функциональных и продукционных характеристик криофильных сообществ показано, что продукция одноклеточных водорослей, населяющих снег, затапливаемый водой, во много раз выше, чем у фитопланктона. В микрофитобентосе антарктических вод наибольшего обилия водоросли достигают антарктической весной (сентябрь – ноябрь), что соответствует весенним месяцам (март – май) северного полушария (Рябушко, 2005в). В условиях низкой освещённости подо льдом диатомовые могут фотосинтезировать при освещённости до 0,02 % от падающей радиации (Palmisano, Sullivan, 1983).

Сведения о современных морских динофлагеллятах и диатомовых водорослях с ограниченным участием бентосных видов приведены для вод Камчатки и Сахалина, Берингова, Охотского и Японского морей (Еленкин, 1914; Гайл, 1950; Шешукова-Порецкая, 1967; Сёмина, Жузе, 1959; Беляева, 1961; Кашина, 1975; Бондарчук, 1979; Гребенникова, 1982; Цой, Шастина, 1999; Van Baalen, O'Donnel, 1983; Kociolek, 1988). Кроме того, имеются данные о систематическом составе бентосных синезелёных (цианобактерий) различных субстратов дальневосточных морей (Белякова, 1975, 1981, 1987а, б, 1988, 1989).

Регион наших работ – Чёрное море – находится практически на одной широте с Японским морем, поэтому для сравнения микрофитобентоса названных водоёмов, выявления возможных черт их сходства и различия более подробно остановлюсь на характеристике состояния изученности диатомовых водорослей. В немалой степени этому способствует и тот факт, что в 1980 – 1990-е годы автором данной монографии выполнен цикл работ, связанных с изучением микрофитобентоса залива Петра Великого Японского моря, а также района Курильских островов Тихоокеанского бассейна.

Прежде всего, отметим ряд работ японских исследователей, изучавших качественные и количественные характеристики диатомовых в зависимости от глубины их обитания в донных отложениях заливов Муцу (о. Хонсю) и Урунчу (о. Сикоку) (Oshite, 1954), а также эпифитные диатомовые водоросли литорали, обрастающих камни, мидию, макрофиты в бухтах о. Хоккайдо (Takano, 1961, 1962,

1963, 1964; Mizuno, 1977; Mizuno, Okuda, 1985). Интересна публикация, посвящённая изучению диатомовых водорослей, прикреплённых к каменистым грунтам в солоноватых водах эстуария р. Йодо (Gotoh, 1979).

Современные морские диатомовые водоросли микрофитобентоса российских вод северо-западной части Японского моря до недавнего времени были исследованы слабо. У М.М. Забелиной (1953) приведены сведения о 52 формах донных диатомовых из глубоководных илов зал. Петра Великого. Отрывочные данные о литоральных формах из этой акватории имеются в ряде работ по фитопланктону Японского моря (Гайл, 1950; Коновалова, 1984, Орлова, 1984, Паутова, 1984; Стоник, 1999). Однако Б.В. Скворцовым (Skvortzow, 1932a, b, c, d) выявлено 132 вида и ввт диатомовых водорослей, из которых 108 указано для литорали этого залива. Одновременно им дано описание кратких морфологических характеристик каждого вида диатомовых, отрывочные данные по их фитогеографии с указанием встречаемости видов на определённых субстратах. Наиболее полно систематический состав бентосных диатомовых зал. Посъета, входящего в состав зал. Петра Великого, исследован В. А. Николаевым (1966, 1970а, б, в, 1976) в летний период на различных типах субстратов, обнаружившим 273 таксона диатомовых, в том числе 242 бентосные формы.

Уникальные по методологическому подходу выполнены исследования качественного состава, количественного соотношения диатомовых водорослей и бактерий в микронном слое донных осадков (толщиной от 3 до 490 мкм), находящихся на поверхности твёрдого, илистого и песчаного грунтов среди зарослей морской травы и вне их, в бухте Витязь зал. Посъета на глубине от 1 до 27 м (Левин и др., 1991; Рябушко, 1986). Показано, что соотношение биомасс диатомовых / бактерии на разных станциях варьирует между собой на 3 порядка. Средняя численность диатомовых, рассчитанная на единицу объёма, находится в обратной зависимости от глубины залегания и толщины осадка, причём на твёрдых грунтах она в 3 раза выше, чем на песках. При этом с глубиной наблюдалось увеличение числа подвижных форм диатомовых по сравнению с малыми глубинами, на которых преобладали прикреплённые формы.

Значительный вклад в изучение видового состава и количественных характеристик сезонного распределения донных диатомовых на различных типах субстратов внесли работы по зал. Восток, также входящего в состав зал. Петра Великого (Кузнецов, 1980; Чербаджи и др., 1980; Рябушко и др., 1981; Рябушко, 1982, 1984, 1986, 1990; Чербаджи, 1982; Чербаджи, Бондарчук, 1985; Рябушко, Рябушко, 1991). В эпилимне залива было зарегистрировано 148 видов и ввт диатомовых, из них впервые для морей СССР отмечено 6 видов (*Amphora cruciata* Östrup, *Berkeleya obtusa* (Grev.) Grunov, *Navicula dumontiae* Baardseth et Taasen, *Navicula ulvoides* (Ralfs) Ryabushko, *Proschkinia complanata* (Grunov) Ryabushko, *Bellerochea spinifera* Hargraves et Guillard 1974) и 41 вид и ввт – впервые для Японского моря (Рябушко, 1986). В работе приведены экологические и фитогеографические характеристики диатомовых, более 56 % из которых составляли полигалобные, 29 % мезогалобные и 12 % олигогалобные виды. Большинство из найденных видов принадлежат к бореальному комплексу (85 форм) с довольно высоким количеством космополитов (25) и аркто-бореальных форм (17). Кроме того, зарегистрирован весенний максимум численности диатомовых в эпилимне зал. Восток на глубинах от 0,5 до 10 м с пиком в марте ($80 \cdot 10^3$ кл.·см⁻²) на

глубине 5,0 м (Рябушко, 1986). При изучении продукционных характеристик микрофитобентоса каменистых и рыхлых грунтов зал. Восток впервые были получены их функциональные параметры (Тарасов, Чербаджи, 1976; Кузнецов, 1980; Чербаджи и др., 1980; Луцик, 1981; Чербаджи, Пропп, 1981; Чербаджи, 1982). Валовый фотосинтез донных сообществ микрофитобентоса каменистых грунтов залива в феврале и августе составлял в среднем 840 и 1977 мл $O_2 \cdot m^{-2} \cdot сут^{-1}$ (Чербаджи, и др., 1980), а фотосинтез микрофитобентоса рыхлых грунтов летом достигал 20 мл $O_2 \cdot m^{-2} \cdot ч^{-1}$ (Чербаджи, Тарасов, 1980; Рябушко и др., 1981).

В последующие годы в зал. Петра Великого были продолжены исследования видового состава и количественных характеристик диатомовых водорослей перифитона антропогенных субстратов, выявления роли водорослей в качестве возможных биоиндикаторов разного типа загрязнений (Бегун, Рябушко, 2008в; Бегун и др., 2009, 2010а, б).

Интересные данные касаются изучения флоры уникальной экосистемы кальдеры Кратерной морского вулкана Ушишир на Курильских о-вах (Тарасов и др., 1986; Тарасов, Жирмунский, 1989). Комплексные исследования в зоне активного вулканизма показали, что в преобразовании продуктов вулканической деятельности бухты Кратерной важную роль играют не только бактерии, но и донные диатомовые водоросли, которые совместно формируют мощные альгобактериальные маты, видимые невооруженным глазом в местах выхода как горячих, так и холодных вулканических газо-гидротермальных вод (Рябушко, Тарасов, 1989; Старьинин и др., 1989; Ryabushko, 1998). Валовый фотосинтез в сообществах каменистого и песчаного грунтов бухты характеризуется высокими значениями ($150 \cdot ml \cdot O_2 \cdot m^{-2} \cdot ч^{-1}$), а скорость фотосинтеза выше потребления кислорода ($25 \cdot O_2 \cdot m^{-2} \cdot ч^{-1}$) донными сообществами, т. е. экосистема кальдеры способна полностью обеспечить себя энергией за счёт продуцирования сообществ альгобактериальных матов (Тарасов, 1988).

Вместе с тем, приходится констатировать, что работ по количественному распределению донных микроводорослей в разных экотопах моря явно недостаточно, а список публикаций, касающихся изучения структурно-функциональных характеристик микрофитобентоса морей Мирового океана всё ещё довольно ограничен (Рябушко и др., 1981; Рябушко, 1982, 1986, 1990, 1993а, 1994а, б, 2006, 2008, 2009; Чербаджи, 1982; Чербаджи, Бондарчук, 1985; Левин и др., 1991; Рябушко, Рябушко, 1991, 2001; Рябушко и др. 2013; Mare, 1942; Plante, 1966; Plante-Cuny, 1969; Hunding, Hargrave, 1973; Colocoloff, 1974; Pryfogle, Lowe, 1979; Taasen, 1979; Admiraal, Peletier, 1980; Admiraal et al., 1980; Taasen, Høisaeter, 1981; Rhodes, 1982; Hudon, Bourget, 1983; Riaux, 1983; Colijn, de Jonge, 1984; Underwood, 1984; Huang, Boney, 1985; Bodeanu, 1987–1988; De Jong, Colijn, 1994; Brandini et al., 2001; Blanchard et al., 2004; Totti et al., 2004, 2007).

Следующий аспект изучения микрофитобентоса, на котором следует остановиться несколько подробнее, это исследования эпифитона разнообразных видов донной растительности таких, как анфельция (Чельшева, 1955; Каменский, 1972), филлофоры (Рябушко, 1991б, 1994б, 1990), грацилярии (Рябушко, 1988б, 1991а, 1993а, 1994б), ламинарии (Короткевич, 1960; Бондарчук, 1970; Рябушко, Буянкина, 1982; Рябушко, 1986; Левченко, Бегун, 2008; Tanaka, 1984), цистозиры (Гаевская, 1954, 1956; Маккавеева, 1960; Куваева, 1962; Ковалевская, 1982; Рябушко, 1986, 1994б, 2009; Рябушко и др., 2003, 2005; Ryabushko, 1996), фукусы

(Ballantine, 1979; Colina, 1981), некоторые зелёные макроводоросли (Рябушко, 1994б, 2009; Huang, Boney, 1984, Lee et al., 1985). Достаточно активно заселяются диатомовыми и динофитовыми водорослями также морские травы (Маккавеева, 1976; Лысенко, 1985; Вехов, 1992; Рябушко, 2009; Бегун, Рябушко, 2008б; Левченко, Бегун, 2008; Takano, 1962, 1987; Dodd, 1966; Jacobs, Noten, 1980; Jacobs et al., 1983; Tanaka, 1984; Cullinane et al., 1985; Siqueiros, Ibarra-Obando, 1985). При этом макроводоросли используют макрофит как субстрат для поселения, конкурируя с ним как топически, так и трофически.

В природных условиях макроводоросли и макрофит-базифит представляют экологически сбалансированную систему, которая в отдельные сезоны нарушается массовой вспышкой численности одноклеточных водорослей. В это время доля продукции водоросли-макрофита может снижаться по сравнению с микроэпифитами более чем в 5 раз (Бондарчук, 1980). Механизмы взаимоотношения диатомовых водорослей с водорослями-макрофитами, которых микрофиты используют в качестве субстрата для поселения, до сих пор слабо исследованы. Эта проблема особенно актуальна в связи с развитием марикультуры, поскольку талломы перспективных для выращивания бурых, красных и зелёных водорослей активно заселяются диатомовыми водорослями, что не может не сказаться на продуктивности культивируемых видов водорослей-макрофитов.

В Японском море при культивировании бурой водоросли *Saccharina japonica* (J. E. Aresch.) C. E. Lane et al. (= *Laminaria japonica*) иногда наблюдалась вспышка численности популяций отдельных видов диатомовых, например, родов *Licmophora* C. Agardh, *Tabularia* (Kütz.) Williams et Round, сплошным ковром покрывающих слоевища водоросли-базифита (Рябушко, Буянкина 1982). В частности, подобное явление отмечено в природных условиях в эпифитоне бурых водорослей *Pilayella littoralis* (Lyngb.) Kjellmann и *Fucus vesiculosus* L. в Балтийском море, в прибрежье Шотландии (Colina, 1981; Huang, Boney, 1985).

Диатомовые водоросли достаточно активно поселяются на поверхности морских двустворчатых моллюсков, в том числе на раковинах мидий (Кучерова, 1960; Рябушко, 1988а, 2009; Рябушко, Рябушко, 1991б, 1998, 2001; Ryabushko, Ryabushko, 2000; Ryabushko, Kozintsev, 2003), гастропод (Рябушко, 1986, 1990; Medlin, 1980), а также на коже дельфинов (Рябушко и др., 1992; Биркун, Гольдин, 1997; Рябушко, 2002, 2009) и китов (Усачев, 1940; Ивашин, 1958; Кляшторин 1962; Зинченко, 1986; Зинченко, Михалев, 1986; Bennett, 1920; Hinton, 1925; Hart, 1935; Hustedt, 1952; Holmes, 1985). И на это обстоятельство также следует обратить внимание, учитывая хозяйственную ценность выращиваемых моллюсков и социальную значимость млекопитающих, содержащихся в демонстрационных океанариумах.

Вместе с тем, успешное развитие исследований количественных характеристик макроводорослей напрямую связано с применяемыми для этих целей методами. Существующий метод прямого учёта клеток диатомовых в счётной камере является трудоёмким (Киселёв, 1956), но имеет свои преимущества, позволяя количественно оценить вклад отдельных компонентов микрофитобентоса в первичную продукцию и функционирование донных сообществ водоёма. Однако этим методом для количественного учёта бентосных макроводорослей пользуются достаточно ограничено, поэтому биомассу микрофитов определяют в основном по содержанию хлорофилла "а" в осадке или грунте.

Первичную продукцию микрофитобентоса измеряют радиоизотопным, с применением ^{14}C , и кислородным методами. Несмотря на значительное количество работ, посвящённых изучению продукционных характеристик морей северных, тропических и умеренных широт, все они касаются исследования первичной продукции и фотосинтеза в основном микрофитобентоса рыхлых грунтов (Луцки, 1981; Плант-Куни, 1982; Кузнецов, 1988, 2002; Витченко, 2005; Marshall et al., 1971; McIntire, Overton, 1971; Bunt et al., 1972; Colocoloff, 1972, 1974; Colocoloff, Colocoloff, 1973 a, b; Cadee, 1974; Colocoloff, Sourmia, 1976; Plante-Cuny, 1966, 1969, 1979, 1980; Palmisano, Sullivan, 1980; Asmus, 1982; Rhodes, 1982; Riaux, 1983; Colijn, Jonge 1984; Plante-Cuny et al., 1986; Montesanto et al., 1999a, b). Соответствующих данных, касающихся изучения продукции микрофитобентоса каменистых грунтов (Чербаджи и др., 1980; Алеев и др., 2005; В. Рябушко и др., 2005, 2008; Рябушко, 2009; Jones, 1974; Ryabushko et al., 2004; Ryabushko et al., 2005), в том числе перифитона антропогенных субстратов (Чербаджи, Пропп, 1981; Рябушко и др., 2013; Brandini et al., 2001), всё ещё недостаточно.

Тем не менее, высокий вклад морского микрофитобентоса в первичную продукцию шельфовых сообществ – установленный факт. Отмечено, к примеру, что наибольшей скоростью фотосинтеза обладают массовые виды-убиквиствы, прикрепленные диатомовые водоросли родов *Licmophora*, *Tabularia*, *Cocconeis*, широко распространённые в морях умеренных широт. Их валовая продукция в эпифитоне бурых водорослей *Pylaiella* Vogt и *Ectocarpus* Lyngb. из Белого моря составляла от 80 до 520 $\text{мг}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{ч}^{-1}$ (Бондарчук, 1980).

Ещё один аспект изучения микроводорослей бентоса – морфофункциональный. Связь диатомовых с субстратом накладывает определённый отпечаток на ряд их биологических особенностей. Они имеют разнообразные жизненные формы (экоморфы), помогающие им приспособиться к жизни на разных типах субстратов в море. Одни из них – прикрепленные, другие – свободноживущие, но способные активно передвигаться и по субстрату. Бентосные виды диатомовых водорослей не имеют специальных локомоторных органов, а движение и прикрепление клеток к субстрату осуществляется с помощью слизи, которая выделяется через сложную систему швов (Baumann, 1981), либо через другие перфорации створок, что способствует прикреплению клеток к субстрату, либо скольжению по его поверхности. Подвижность – одна из отличительных особенностей шовных, одиночных и подвижных бентосных диатомовых, необходимая им для перемещения по субстрату для достижения оптимальных условий обитания и размножения (Baumann, 1981; De Jonge et al., 1981). Подвижные формы являются основным компонентом микрофитобентоса, составляя в сублиторали морей до 70 % всех бентосных диатомей. У разных видов донных водорослей скорость движения колеблется в зависимости от температуры воды от 1,0 – 5,2 до 44 – 550 $\text{мкм}\cdot\text{с}^{-1}$ (Hopkins, 1963; Бондарчук, 1979б). Бентопланктонные диатомей *Cylindrotheca closterium* (Ehrenb.) Reim. et Lewin и *Stauropora salina* (W. Smith) Mereschk. могут двигаться при температуре воды 0°C, но движение у большинства видов наибольшее при 10 – 17,5°C, выше этой температуры скорость движения клеток уменьшается. Однако скорость деления клеток у различных видов микроводорослей зависит от многих факторов среды их обитания (Роцин, 1994). Показано, что темпы деления одиночных и подвижных диатомовых водорослей

выше, чем колониальных и прикрепленных форм, и часто не зависят от обогащения среды биогенными элементами (Tanaka, 1984).

В результате эволюционной адаптации водорослей к жизни на дне водоёмов у видов выработался ряд защитных приспособлений, одним из них является колониальность. Диатомеи продуцируют межклеточные полимерные вещества, которые помогают создавать различные формы колоний в виде стеблей, кустиков, желатиновых трубок, слизистых плёнок, волокнистых и студенистых образований, играющих важную экологическую роль (Chamberlain, 1976; Chalain, Cook, 1979; Ohgai et al., 1984a, b; Hoagland et al., 1993). Изучение адгезии у прикреплённых диатомовых водорослей позволило понять механизм прилипания клеток водорослей к субстрату с помощью мукополисахаридных образований для построения разнообразных колоний. Некоторые виды диатомовых водорослей имеют прикрепленные формы колоний (*Licmophora*, *Tabularia*, *Rhoicosphenia* Grunov, *Gomphonema* и др.). Слизь, выделяемая клетками представителей указанных родов, играет как физиологическую, так и защитную роль. В зимний период у микроводорослей происходит образование разнообразных типов колоний, как защитная форма приспособления к экологическим факторам среды.

У некоторых видов морских бентосных диатомовых существуют хорошо развитые адаптационные механизмы к значительным изменениям факторов среды, что позволяет им обитать во многих акваториях Мирового океана и проникать на значительные глубины. Так, на банках Эгейского моря в эпифитоне водорослей-макрофитов отмечены диатомовые *Licmophora*, *Cocconeis* Ehrenb., *Tabularia*, на глубине до 80 – 100 м (Рябушко, 1993д; Ryabushko, 1999).

Пространственное и временное распределение микроводорослей, как и у других организмов, связано с абиотическими и биотическими факторами среды. Для морей эти связи изучены не так полно, как для пресных водоёмов. Известно, что водоросли являются хорошими индикаторами условий среды, поэтому биоиндикационные аспекты их экологии достаточно хорошо разработаны, но преимущественно для диатомовых пресных водоёмов (Макрушин, 1974; Bahls, 1979; Round, 1993; Бухтиярова, 1999; Баринаова, Медведева, 1998; Баринаова и др., 2006). Для морского микрофитобентоса из-за его недостаточной изученности они слабо применимы (Прошкина-Лавренко, Алфимов, 1954; Алфимов, 1959; Гусяков и др., 1992; В. Рябушко и др., 2003; Алеев и др., 2005; Бегун и др., 2009, 2010а, б; Рябушко, 2009; Zalat, 2002).

Среди микроводорослей есть виды светлюбивые и тенелюбивые, автотрофные и гетеротрофные. Поэтому при перемещении бентосных диатомовых в глубину рыхлого грунта или при подъёме на его поверхность, или в толщу воды водоросли могут соответственно адаптироваться к воздействию света. Диатомовые водоросли, способные расти при очень низких плотностях потока фотонов (ППФ), более устойчивы к относительно высоким ППФ по сравнению со жгутиковыми и цианобактериями (Richardson et al., 1983).

Суточные миграции некоторых донных диатомей в интерстициали песчаного грунта связывают с суточными изменениями освещённости или приливо-отливными ритмами (Round, 1979).

Диатомовые водоросли реагируют на освещённость по-разному. Так, у холодноводного планктонного вида *Thalassiosira nordenskiöldii* Cleve, известного в Японском и Чёрном морях, наиболее интенсивный рост отмечен при слабом

освещении в температурном диапазоне от -1,5 до +6°C, причем не только в верхних слоях, но и на значительной глубине (Baars, 1982). Диатомовые *Amphora ovalis* (Kütz.) Kütz. и *Nitzschia sigmoidea* (Nitzsch) W. Smith, известные в бентосе Чёрного моря, лучше развиваются при освещённости 4200 лк. Интенсивность освещённости влияет как на общую биомассу (Round, 1971), так и на плотность эпибентосных диатомовых водорослей (McIntire, Overton 1971), а также на вертикальную структуру сообществ (Hudon, Bourget, 1981, 1983). При этом наиболее структурно сложные ассоциации диатомовых в природных условиях более чувствительны к разрушению, чем простые.

Говоря об адаптивных возможностях диатомей, в данном случае нельзя не отметить и их способность реагировать на лимитирующее действие некоторых факторов среды, в частности, переходом к гетеротрофному энергообеспечению. Будучи автотрофными организмами, диатомовые используют миксотрофный и гетеротрофный типы питания, активно ассимилируя органическое вещество из окружающей среды, что позволяет им обитать в условиях низкой освещённости (Lewin, Lewin, 1960; Castenholz, 1963; Lewin, Guillard, 1963; Round, 1971; Lewin, Helluebust, 1976; Admiraal, Peletier, 1980).

Лимитирующим фактором, ограничивающим численность и биомассу микроводорослей, является низкая концентрация биогенных веществ в воде (Морозова-Водяницкая, 1940; Пропп, Пропп, 1981; Коновалова, 1984). Наличие в море достаточного количества растворенных биогенных элементов (кремния, фосфора, азота) оказывает благотворное влияние на развитие планктонных и бентосных микроводорослей (Рябушко и др., 1999, 2000, 2004; Смирнова и др., 1999а, б; Рябушко, Рябушко, 2001). Некоторые авторы отмечали, что наличие детрита на субстратах является одним из факторов, влияющих на развитие микроводорослей (Шаловенков, 1983, 1985; Hudon, Bourget, 1981), что, кстати, неоднократно отмечалось и в наших работах (Рябушко, 1994а, б, 2008; Рябушко, Рябушко, 2001). Многие виды диатомей обильнее заселяют разрушенные талломы водорослей-макрофитов, а также чаще и предпочтительнее развиваются в массе в присутствии растительного детрита. Микроводоросли, например, гаптофитовые, динофлагелляты и некоторые бентосные диатомеи родов *Amphora* Ehrenb., *Licmophora* C. Agardh, *Navicula* Bory, *Striatella* C. Agardh, *Cocconeis* Ehrenb. предпочитают воду, обогащённую растворённым органическим веществом.

Важнейшим из элементов в жизнедеятельности диатомовых водорослей является кремний, из которого в основном состоит их панцирь, поэтому они активно извлекают его из воды. Недосток этого элемента в воде ведёт к снижению толщины панциря и уменьшению количественного развития диатомовых водорослей (Воронков, Кузнецов, 1984; Paasche, Kristiansen, 1973; Volcani, 1978; Sullivan, Volcani, 1981). Концентрация кремния в природных водах часто значительно снижается во время массового развития диатомовых. У морских диатомей содержание кремния более низкое по сравнению с пресноводными видами, что может быть связано с их адаптацией к более низким концентрациям этого элемента в морской воде, различиями в скорости погружения морских и пресноводных водорослей, а также непосредственным влиянием солёности на скорость потребления кремния (Blank, Sullivan, 1979). В процессе кремневого метаболизма у морских диатомей скорость переноса $Si(OH)_4$ изменяется на разных фазах роста клетки.

На границе раздела грунт-вода на морском шельфе поселяется значительное количество животных и растений, поэтому в экологии донных водорослей наряду с разнообразными абиотическими факторами среды существенную роль играют биотические факторы, в частности, выедание водорослей различными группами беспозвоночных, рыб и млекопитающих животных. При анализе пищевого тракта у многих беспозвоночных, наряду с пищевыми остатками животного происхождения, указаны диатомовые водоросли (Турпаева, 1953; Кузнецов, 1982; Цихон-Луканина, 1982, 1987; Биология ..., 1989). В некоторых публикациях просто отмечено, что беспозвоночные и рыбы питаются диатомовыми водорослями как таковыми, часто без подробного рассмотрения их видового спектра. В других работах приведен видовой состав диатомовых в пищеварительных трактах гидробионтов (Миронов, 1941; Рябушко, 1986, 19906; Чепурнов, 1987, 1988; Argumedo-Hernandez, Siqueiros-Beltrones, 2010).

Экспериментальные исследования свободноживущих нематод показали, что они питаются мелкими пеннатными диатомеями родов *Nitzschia* и *Navicula* (Jensen, 1982, 1984, 1987; Bouwman, 1983; Romeyn, Bouwman, 1983), при этом у них выражена избирательность пищевого аппарата к качеству пищи. Представители указанных родов чаще всего отмечены в желудочно-кишечном тракте разнообразных беспозвоночных животных, которые выборочно отбирают определенные виды водорослей, или вместе с грунтом заглатывают сами микроводоросли (Цихон-Луканина, 1982, 1987).

Многие брюхоногие моллюски родов *Collisella*, *Acmaea*, *Rissoa*, живущие на цистозире, а также бокоплавы и амфиподы часто проявляют большую избирательность в питании к диатомовым водорослям, обрастающим водорослимакрофиты, чем к самим макрофитам (Гаевская, 1954, 1956; Грезе 1963, 1973; Hudon, 1983). Некоторые бентосоядные рыбы (кефаль, морской ёрш, смарида и др.), черноморские гарпактикоиды и баянусы (Погребняк, 1952, 1960а, б, в; Маккавеева, 1960, 1963, 1979; Свиренко, 1960; Чепурнов, 1987, 1988), а также инфузории (Заика, Павловская, 1970; Бурковский и др., 1980) употребляют в пищу в основном диатомовые водоросли. Это обстоятельство широко используется в практике ведения марихозяйств, где широко культивируют микроводоросли, в том числе и диатомовые, в качестве кормового объекта как для устриц и других съедобных моллюсков, так и для мелких ракообразных, которыми, в свою очередь, кормят мальков выращиваемых рыб (Коновалов, 1963; Лавровская, 1979; Раков, 1984; Эрхард Сежен, 1984; и др.).

И всё же о стратегии питания гидробионтов диатомовыми водорослями по-прежнему нет единого представления, одни авторы считают, что селективность в питании существует, другие – что её нет. К примеру, изучив пищевой спектр брюхоного моллюска *Haliotis fulgens Philippi* из Калифорнийского залива (Мексика), авторы установили, что моллюск питается диатомовыми водорослями не селективно, а подряд, т. е. у животного нет избирательности к таксономическому составу водорослей, который был представлен 144 видами (Argumedo-Hernandez, Siqueiros-Beltrones, 2010). Однако считается, что фитофаги, питающиеся диатомовыми водорослями, могут значительно снижать их численность, которая после выедания беспозвоночными может восстановиться (Castenholz, 1981, Smith et al., 1985).

До недавнего времени сезонную флуктуацию численности и биомассы микрофитобентоса морей связывали в основном с абиотическими факторами среды. При этом роль биотических факторов в развитии бентосных микроводорослей оставалась слабо изученной. Вместе с тем, в ряде работ показано влияние фактора выедания на бентосные популяции диатомовых водорослей (Гаевская, 1954, 1956; Бурковский, 1979; Бурковский и др., 1980, Заика, Павловская, 1970; Рябушко, 1986, 1990; Плант-Куни, Бодуа, 1989; Nicotri, 1977; Plante-Cuny, Bodoou, 1987). Из-за определённых методических трудностей практически слабо исследован размерный спектр многих видов микроводорослей в питании гидробионтов (Jakobsen, Hansen, 1997), в том числе диатомовых водорослей размером менее 10 мкм, которых предпочитают употреблять в пищу некоторые виды гастропод (Гаевская, 1973; Paine, 1971; Medlin, 1980; Underwood, Jernakoff, 1981).

Изучение трофических взаимоотношений морских беспозвоночных с объектами их питания – одна из интересных и важных задач трофологии и гидробиологии. Нарушение баланса в трофической структуре экосистемы, вероятно, может спровоцировать вспышку численности некоторых видов продуцентов, в случае, если они не востребованы консументами. К тому же, увеличение биомассы одного или одновременно нескольких видов водорослей может привести к эвтрофикации водоёма.

Микрофитобентос морей Средиземноморского бассейна

Первые работы по изучению диатомовых водорослей, включая бентосные виды, в морях Средиземноморского бассейна касались в основном изучения систематического состава и морфологических структур панцирей диатомовых водорослей, сохранившихся в современных донных осадках, и имели таксономическую направленность. Эти данные вошли в соответствующие статьи, атласы и определители по диатомовым водорослям (Castracane, 1886; H. Peragallo, M. Peragallo, 1897 – 1908; Van Heurck, 1899; Balsamo, 1903; Zanon, 1941, 1947, 1948; Voight, 1958, 1960, 1963; Acara, 1960). Затем появляются работы, посвящённые изучению не только видового состава диатомовых, но их количественному распределению на природных и искусственных субстратах в заливах и внутренних морях средиземноморья (Pavillard, 1925; Rampi, 1931; Aleem, 1950, 1951; Luchini, 1971, 1974; Cinelli et al., 1975; Riggio, Mazzola, 1976; Barone et al., 1978; Cattaneo, 1978; Mazzella et al., 1978; Barone, 1979; Licot, 1985; Aboal et al., 1996; Barranguet, 1997; Trobajo, 2005). Кроме того, получены данные по первичной продукции микрофитобентоса Средиземного моря (Plante-Cuny, 1966, 1969, 1979; M. Colocoloff, 1972; Colocoloff, Colocoloff, 1973a, b; C. Colocoloff, 1974; Barranguet et al., 1996; Barranguet, 1997).

Следует отметить, что почти во всех работах, в которых приведены списки видов диатомовых водорослей, имеется определённое количество общих видов с Чёрным морем. Так, например, из 60 видов Bacillariophyta, указанных в бентосе порта Искья – вулканического острова в Тирренском море, северной части входа в Неаполитанский залив, у западного побережья Италии (Mazzella et al., 1978), более 30 видов являются общими с бентосом Чёрного моря.

Ряд работ касается изучения микрофитобентоса Адриатического моря (Frenguelli, Orlando, 1958; Stachowitsch et al., 1990; Welker et al, 2002; Totti et al., 2004,

2007), а в обзоре по водорослям-макрофитам этого моря отмечены и некоторые бентосные виды диатомовых (Riedl, 1963).

Кроме диатомовых, достаточно активно исследуются бентосные синезелёные, таксономический статус которых подвергнут ревизии, а также описаны новые виды цианобактерий, в том числе живущие внутри каменистых грунтов Эгейского моря (Pavillard, 1925; Anagnostidis, Komárek, 1982; Anagnostidis, Pantazidou, 1982, 1985; Tomas, 1982; Montesanto et al., 1999a, b; Panayotidis et al., 1999; Anagnostidis, 2001). Одновременно с указанными работами, можно отметить исследование бентосных диатомовых греческого острова Самос (Foged, 1985) и наши данные о встречаемости диатомовых в эпилитоне и эпифитоне водорослей-макрофитов на банках Эгейского моря на значительных глубинах (Рябушко, 1993д; Рябушко, 2009; Ryabushko, 2000a, b).

Сравнивая данные по бентосным диатомовым водорослям турецкого побережья Эгейского моря с черноморской флорой этой группы, мы установили, что из 9 видов рода *Nitzschia* (Sabanci, 2010) 4 вида встречаются и в бентосе Чёрного моря: *N. microcephala* Grunov, *N. scalpelliformis* Grunov (= *Nitzschia obtusa* var. *scalpelliformis* Grunov), *N. vermicularis* (Kütz.) Hantzsch, *N. vidovichii* Grunov (Рябушко, 2006). Представители этого рода известны как важные индикаторы органического загрязнения вод, что делает их значимыми при биомониторинге качества морских акваторий (Тробајо et al. 2004),

Однако по-прежнему ограничено количество информации о составе микрофитобентоса таких районов Средиземного моря, как, например, побережье Египта близ Суэцкого канала и Порт-Саида (Рябушко, 1993д, 2009; Ryabushko, 1999; Zalat, 2002; и др.).

Микрофитобентос Чёрного и Азовского морей

Первые сведения о диатомовых Чёрного моря принадлежат Л.В. Рейнгарду (1909, 1910), описавшему морфологию и систематику 17 видов, обнаруженных им в бухтах Севастополя и Одесском заливе, а также К.С. Мережковскому (1903), указавшему для моря 456 таксонов. В работах, посвящённых исследованию диатомовых водорослей приустьевых районов турецкого побережья близ Трапезунда (Stockmayer, 1909) и болгарского шельфа (Петков, 1919, 1943), приведены в основном списки, таксономия и описание морфологии видов, без указания каких-либо экологических особенностей. В статье Н.Ф. Алексеенко (1931) по диатомовым обрастаниям каменистых грунтов Севастопольской бухты впервые представлены данные о конкретном субстрате и местообитании видов. В середине XX ст. в Чёрном море были выполнены исследования морских донных микроводорослей от Батуми до устья реки Дунай, вышел ряд статей и монографий по диатомовым водорослям Азово-Черноморского бассейна (Прошкина-Лавренко, 1963а, б, в; Морозова-Водяницкая, 1940, 1948, 1954), в том числе основной фундаментальный труд А.И. Прошкиной-Лавренко, посвящённый диатомовым водорослям бентоса Чёрного моря (1963а), не потерявший своей значимости и в настоящее время. Данные этих работ вошли в общую систематическую сводку по микрофитобентосу Чёрного моря (Рябушко, 2006). Огромный вклад в исследование микрофитобентоса румынского шельфа Чёрного моря, который в этом плане является наиболее изученным, принадлежит Н. Бодяну (Бодяну, 1979; Bodeanu, 1961, 1964, 1968, 1970, 1971, 1976, 1993; Black Sea ..., 1997). В обзорной работе

цитируемого автора впервые приведено суммарное количество видов фитопланктона и микрофитобентоса румынского сектора Чёрного моря (1181 вид и ввт микроводорослей, в том числе 747 – диатомовых) (табл. 1) с указанием их экологии и фитогеографии, представлены также количественные данные по их распределению, включая и некоторые токсичные виды (Bodeanu, 1987–1988, 1993). В это же время исследовались бентосные диатомовые водоросли болгарского шельфа (Петрова-Караджова, 1977, 1985; Петрова-Караджова, Темнискова-Топалова, 1994; Black Sea ..., 1998a). В грузинском (Black Sea ..., 1998b) и турецком (Black Sea ..., 1998c) секторах моря изучением охвачен в основном фитопланктон, в составе которого отмечены отдельные бентосные или бентопланктонные виды диатомовых водорослей.

Сведения о встречаемости синезелёных (цианобактерий) в бентосе моря мы находим в работах Н.Н. Воронихина (1908–1909), указавшего 6 видов у берегов Севастополя, З.Н. Михайловской (1937), обнаружившей ряд бентосных видов в фитопланктоне Новороссийской бухты, К.Н. Декенбаха (1902) – в Балаклавской бухте, Е.С. Зиновой (1935), зарегистрировавшей ряд видов в эпифитоне водорослей-макрофитов и Е.К. Косинской (1948), отметившей синезелёные на разных субстратах в море.

Данные об общем количестве видов микроводорослей бентоса Чёрного моря, указанные разными авторами, весьма противоречивы и отражают, прежде всего, их неравномерную изученность в отдельных регионах моря (табл. 1).

Табл. 1. Состояние изученности микроводорослей бентоса Чёрного моря

Чёрное море и его регионы	Количество видов и внутривидовых таксонов (ввт)		Литературный источник
	Всего	в том числе диатомовых	
Российский сектор	345 **	338 **	Рябушко, 2006
Украинский сектор	–	341	Гусяков, 2002
«	–	409	Неврова и др., 2003
«	772 **	630 **	Рябушко, 2006
Болгарский сектор	311	311	Темнискова-Топалова и др., 1994
«	285 **	285 **	Black Sea ... Bulgaria, 1998a
Грузинский сектор	55 **	42 **	Black Sea ... Georgia, 1998b
Румынский сектор	520	412	Black Sea ... Romania, 1997
«	440 **	404 **	–«–
Турецкий сектор	141 **	122 **	Black Sea ... Turkey, 1998c
Чёрное море	–	343	Прошкина-Лавренко, 1963a
«	–	450 *	Прошкина-Лавренко, 1971
«	1 181 *	747 *	Bodeanu, 1987–1988
«	–	499	Karayeva, 1999
«	970 **	812 **	Рябушко, 2006
«	1 007 ***	808 ***	Рябушко, 2009

(*) – суммарное количество видов фитопланктона и микрофитобентоса; (**) – инвентаризация и ревизия видового состава (Рябушко, 2006) и (***) (Рябушко, 2009)

С внедрением в практику исследований микроводорослей электронной микроскопии и появлением разнообразных классификационных систем, которые

постоянно совершенствуются по мере накопления новых знаний, многие названия водорослей претерпели неоднократные изменения, о чём свидетельствует их обширная синонимика (Рябушко, 2006). Несмотря на то, что были предприняты шаги по упорядочению ряда таксономических названий, в альгологической литературе, в том числе и в справочниках, часто наблюдаются нарушения в указании паспортных данных вида и принципа приоритета в названии таксонов. Это приводит к значительной путанице при составлении списков видов в работах по изучению биоразнообразия водных экосистем.

В опубликованных ранее списках видов микроводорослей Чёрного моря многие таксоны присутствуют одновременно под старыми и новыми названиями без указания их синонимии, автора и года описания. Для уменьшения подобных ошибок и унифицирования номенклатурных названий при составлении списков видов нами подготовлен чек-лист микроводорослей бентоса Чёрного моря, первоначально включавший 870 таксонов и более 1000 наименований синонимии. Этот список был подготовлен по собственным и литературным данным, по справочникам, пособиям и периодическим изданиям, включая Международную альгологическую базу данных (Рябушко, 2006).

В настоящей монографии в Приложениях 1 и 2 приведен переработанный чек-лист микроводорослей бентоса Чёрного моря с учётом новых видов и внутривидовых таксонов, насчитывающий в настоящее время 1025 видов и ввт, в том числе более 819 видов; отдел *Vacillariophyta* в нём представлен 851 таксоном.

Отметим достаточно широкую изученность видового состава, численности, биомассы микрофитобентоса каменистых грунтов крымского побережья Чёрного моря (Миронов, 1967; Гусяков, 1978, 1981; Неврова, Гусяков, 1988; Неврова, 1991, 1992а; Чепурнов, 1988, 1989; Рошин и др., 1992; Рябушко, 1994а; Неврова и др., 2003; Неврова, Петров, 2007; Ли, Рябушко, 2009, 2010, 2011, 2012) и его продукционных характеристик (Алеев и др., 2004, 2005; В. Рябушко и др., 2008; Рябушко 2008а, в, 2009; Рябушко и др., 2013), а также жизненных циклов донных диатомовых водорослей (Рошин, 1976, 1984, 1986, 1989, 1994; Рошин, Чепурнов, 1992; Давидович, Чепурнов, 1993; Davidovich, Bates, 1998; Davidovich et al., 2006; Kaczmarska et al., 2007). Однако, другие группы микроводорослей, включая отдельные виды синезелёных (цианобактерий) (Садагурьска, Маслов, 2001; Садагурьска, 2005), особенно золотистых (Рябушко, Чубчикова, 2002; Рябушко, Ли, 2008) и зелёных микроводорослей, изучены крайне слабо.

Количественные характеристики микрофитобентоса Чёрного моря исследовались в разных экотопах, в том числе диатомовая флора донных осадков и рыхлых грунтов (Ольштынская, 1996, 1999; Герасимюк, Тарасова, 2000; Гусяков, Ковтун, 2000; Сапожников, 2001, 2002, 2003; Ковтун, 2008, 2009), эпифитона макрофитов (Маккавеева, 1960; Кучерова, 1969; Гусяков, Маслов, 1987; Рябушко, 1988б, 1991а, 1993а, 1994б, 2009; Неврова, 1992б; Рябушко и др., 2003, 2005; Рябушко, Горская, 2005, 2006; Рябушко и др., 2013б; Ryabushko, 1996), эпизоона мидии (Гусяков, Герасимюк, 1983; Бондарчук и др., 1987; Неврова, 1998; Рябушко, Рябушко, 1998, 2001; Рябушко, 2009; Рябушко, Козинцев, 2003; Сапожников, 2003; Ryabushko, Ryabushko, 2000; Ryabushko, Kozintsev, 2003), мидии и крабов (Кучерова, 1960), а также перифитона антропогенных субстратов (Кучерова, 1957, 1973; Горбенко, 1977; Рябушко, Завалко, 1992; Миничева и др., 1998; Рябушко, 2009; Лохова, 2012; Рябушко, Лохова, 2012; Рябушко и др., 2013).

В настоящее время растёт интерес исследователей к изучению покоящихся спор и цист планктонных водорослей, обнаруженных на дне морей, поскольку часть их жизненного цикла проходит в рыхлых грунтах: у динофитовых и золотистых водорослей в виде цист, у диатомовых водорослей – покоящихся спор, которые при неблагоприятных условиях опускаются на дно водоёмов в более глубокие и холодные слои моря (Морозова-Водяницкая, 1948; Прошкина-Лавренко, 1955). В илистых грунтах Чёрного моря на глубине 70 м и ниже во все сезоны года находили покоящиеся споры диатомовых водорослей (Згуровская, 1978, 1979). В фитопланктоне количество цист динофлагеллят на дне моря достигало 17,5 тыс. экз. под 1 м² (Морозова-Водяницкая, 1954).

Несмотря на определённую изученность диатомовых водорослей, обитающих на поверхности донной растительности Чёрного моря, многие аспекты их экологии остаются недостаточно освещёнными. Так, до недавнего времени отсутствовали данные о видовом составе и количественных характеристиках диатомовых эпифитона черноморских агароносных водорослей (Рябушко, 1991а, 1993а; Рябушко и др., 2003а). Вместе с тем, количественные показатели донных сообществ микроводорослей позволяют описать особенности их развития, распределения, межвидовые взаимодействия не только на популяционном уровне, но и на уровне сообществ в целом, а также выявить иерархию заселения микрофитами водорослей-макрофитов.

Без должного внимания исследователей остаются отдельные аспекты биологии, аутоэкологии видов, плотности популяций, функциональных характеристик микрофитобентоса в разных экотопах моря, роли первичных продуцентов в питании беспозвоночных, млекопитающих животных и рыб. До недавнего времени отсутствовали работы по изучению взаимного влияния фитопланктона и микрофитобентоса в прибрежной зоне моря (Рябушко и др., 1999, 2000, 2004; Смирнова и др., 1999б; Рябушко, Рябушко, 2001).

Серьёзную озабоченность вызывает широкое расселение и развитие в Мировом океане, в том числе и в Азово-Черноморском бассейне, водорослей, способных продуцировать яды, опасные для морских обитателей и человека. Явления «цветение» воды и «красные приливы» в различных водоёмах сопровождали человечество на протяжении всей его истории. Палеоэкологические исследования показали, что цианобактериальное «цветение» воды в Балтийском море было отмечено более 8000 лет назад (Bianchi, 2000).

В бентосе Чёрного и Азовского морей выявлены токсичные и потенциально опасные виды микроводорослей (Рябушко, 1991б, 2003а, б; Рябушко, Торская, 2005, 2006; Рябушко, Бондаренко, 2011; Vodeanu, Usurelu, 1979; Vodeanu, 1993). Именно эти организмы могут быть использованы как чувствительные индикаторы состояния среды обитания при экспресс-анализе качества морской воды, а также для прогноза возникновения биологически опасных явлений в море. Наибольшую опасность для человека представляют динофлагелляты, которые по видовому разнообразию и токсическому действию превосходят другие виды водорослей. Они являются обычными компонентами фитопланктона и часто составляют значительную часть рациона беспозвоночных-фильтраторов.

Некоторые виды бентосных прикреплённых видов диатомовых водорослей при неблагоприятных условиях в море (шторм, прибой, течения, вертикальная циркуляция) отрываются от субстрата и попадают в толщу воды. При массовом

развитии многочисленные колонии планктонных водорослей после отмирания опускаются на дно моря, иногда покрывая его значительные площади, поэтому их скопления представляют опасность для донных обитателей, особенно, если водоросли токсичные. Иногда «цветение» воды, вызываемое вредоносными водорослями, является причиной гибели рыб и зообентоса, как это отмечено для болгарских прибрежных вод (Moncheva et al., 1995). Ряд потенциально токсичных микроводорослей встречается на поверхности мидий, часто у сифона, а при фильтрации воды они попадают в её желудок (Bodeanu, 1993, Bodeanu, Gomoiu, 1964; Рябушко, Рябушко, 2001; Вершинин, Моручков, 2003; Vershinin, Kamnev, 2001).

В северо-западной части Чёрного моря, у крымского и кавказского побережья в эпицитоне и эпифитоне водорослей-макрофитов встречаются потенциально токсичные виды динофитовых водорослей рода *Prorocentrum* Ehrenb., способные продуцировать окадаевую кислоту и формирующие «красные приливы» в Чёрном море (Нестерова, 1979; Петрова-Караджова, 1985). Бентосный теплолюбивый вид *P. lima* был обнаружен в эпифитоне бурой водоросли *Cystoseira barbata* и на сопутствующих ей водорослях-эпифитах *Ceramium* Roth, *Polysiphonia* Grev., *Cladophora* Kütz. у крымских (Рябушко, Торская, 2006) и кавказских берегов (Вершинин, Моручков, 2003; Vershinin, Kamnev, 2000; Leighfield et al., 2002).

Еще в 50-е годы прошлого столетия появились сообщения о паралитическом моллюсковом отравлении местного населения, вызванном токсинами *Prorocentrum micans* в водах Португалии (Pinto et al., 1956) и Южной Африки (Horstman, 1981). «Цветение» воды, формируемое этим видом, впервые было обнаружено в водоёмах Чили в марте 1983 г. (Lembeye, Campodonico, 1984). Изучение сигуатоксина, выделенного в клетках *P. micans*, показало, что этот биотоксин физиологически влияет на человека в диапазоне от легкой диареи до серьезных неврологических дисфункций (Bagnis, 1993). Опасность отравления токсинами домоевой кислоты, которую продуцируют диатомовые водоросли рода *Pseudo-nitzschia* H. Peragallo, обитающие во многих морях Мирового океана (Hasle, 2002; Lundholm et al., 2003), в том числе и в Чёрном море (см. гл. 8), может угрожать в большей степени людям, употребляющим в пищу морепродукты, чем самим моллюскам, например мидиям, фильтрующим воду с микроводорослями для своего питания.

И, наконец, коротко, отметим состояние изученности микрофитобентоса Азовского моря, также входящего в состав морей Средиземноморского бассейна. Первые работы по исследованию микроводорослей бентоса Азовского моря относятся к началу XX ст. и принадлежат К.С. Мережковскому (1902), который отметил 58 видов диатомовых. Позже список водорослей был расширен за счёт включения данных по Сивашу и Молочному лиману, устьям рек, в том числе и по фитопланктону (Мейер, 1925; Прошкина-Лавренко, 1938, 1945, 1950, 1962а, б; Иванов, 1959; Владимирова, 1960а, б; Иванов, 1960а, б). Большинство работ касается изучения фитопланктона Азовского моря, его заливов и лиманов, а также фитонейстона (Пиццык, 1950, 1963; Прошкина-Лавренко, 1963в; Лялюк, Липницкая, 1997; Ластивка, 1998а, б; Лялюк, 1998, 2000). Некоторые из них включают также информацию о бентосных видах водорослей, участвующих в обрастании гидробионтов (Парталы, 2006). К примеру, в обрастании гидроида *Garveia franciscana* (Торгеу) из Азовского моря обнаружено 76 видов и ввт микроводорослей (Парталы, 2006). Следует отметить работы Г.В. Ковалёвой (2006, 2008), в которых

наряду с исследованием фитопланктона приведены данные по изучению микроводорослей бентоса российской части Азовского моря.

В последнее десятилетие значительно возрос интерес к изучению донных микроводорослей разных экотопов украинского сектора Азовского моря, в том числе акваторий, подверженных антропогенному влиянию (Липницкая, Третьяк, 1999; Борисюк, 2001; 2002; Белич и др., 2002; Садагурская и др., 2006; Бондаренко, 2010, 2012; Бондаренко, Рябушко, 2008 – 2010; Рябушко, Бондаренко, 2011; Рябушко и др., 2012). В перифитоне моря указано 177 таксонов микроводорослей, относящихся к 5 отделам с преобладанием пресноводного комплекса видов и значительной долей (более 20 %) планктонных форм (Борисюк, 2002).

Кроме диатомовых водорослей, изучают также прокариотные организмы Казантипского заповедника (см. гл. 8) и гиперсолёных лагун Арабатской стрелки (Герасименко и др., 1989, 1992). Альгобактериальные маты лагун, питание которых происходит за счёт фильтрации вод Сиваша через рыхлую пересыпь из ракушняка, представляют собой сообщества бентосных микроорганизмов с тесными трофическими связями, среди которых *Suaenoprokaryota*, как отмечают авторы, являются основными продуцентами органического вещества и отвечают за структуру сообщества (Герасименко и др., 1992). В разное время года микрофлора матов имеет постоянный состав, но при изменении погодных условий, меняющих солёность лагун, происходит замена одних доминирующих форм *Suaenoprokaryota* другими (Герасименко и др., 1989).

Следует заметить, что при этом во всех альгобактериальных матах наряду с цианобактериями всегда присутствуют и бентосные диатомовые водоросли, как это, к примеру, отмечено нами на Курильских о-вах в бухте Кратерной морского вулкана Ушишир (Рябушко, Тарасов, 1989).

Не меньший интерес представляет изучение макроскопических разрастаний на солончаках побережья Азовского моря, представленных в виде серо-коричневых плотных «кожистых» образований толщиной 0,2 – 0,8 см, легко отслаивающихся от грунта (Яровой и др., 2008). Для них указан бентосный вид цианобактерии *Lyngbye aestuarii* (Mertens) Liebman ex Gomont, который является корковым типом обрастания, отмеченным в пониженных, затопляемых и пересыхающих участках кос и берегов лиманов, а также в галинных и гипергалинных водоёмах и засоленных грунтах. Этот вид ранее указан в бентосе Молочного лимана и Сиваша (Владимирова, 1960а, б).

Другой вид цианобактерии *Leptolyngbya fragilis* (Gomont) Anagn. et Komárek встречается в фитопланктоне Сиваша (Иванов, 1960) и относится к плёнковому типу, образуя вместе с другими видами тёмно-каштановую песчаную почву (Яровой и др., 2008). К этому типу авторы относят и два вида рода *Nodularia*. Один из них – *N. harveyana* (Thwaites) Thuret найден в фитопланктоне Азовского моря (Ластивка, 1998а; Яровой и др., 2008), другой – *N. spumigena* Mertens ex Born. et Flah. впервые обнаружен летом 1891 г. А.А. Остроумовым (1892), а затем указан в фитопланктоне моря и другими авторами (Усачёв, 1927; Пицык, 1963, Ластивка, 1998а, б; Фуштей, 2002; Фуштей, Матецкая, 2002; Ковалёва, 2008). Вид *Nostoc linckia* (Roth) Born. ex Born. et Flah. зарегистрирован в бентосе акватории Казантипского заповедника (Белич и др., 2002; Садагурская и др., 2006). Некоторые виды, встречающиеся в бентосе и планктоне прибрежной части Азовского моря, отмены также в почвах близ моря.

Опубликованные аннотированные списки водорослей Азовского моря, содержащие результаты инвентаризации видового состава фитопланктона и микрофитобентоса российского сектора Азовского моря (Ковалева, 2006, 2008; Воловик и др., 2008), а также собственные данные по украинскому сектору моря показали необходимость критического пересмотра имеющихся списков и проведения инвентаризации видового состава микроводорослей планктона и бентоса всего Азовского моря и его сопредельных акваторий (Рябушко, Бондаренко, 2011). В результате установлено, что в этом водоёме насчитывается 1064 вида и ввт микроводорослей, принадлежащих к 9 отделам: Cyanoprokaryota (169), Bacillariophyta (539), Chlorophyta (152), Dinophyta (125), Euglenophyta (24), Chrysophyta (25), Cryptophyta (13), Haptophyta (10), Raphidophyta (7).

Кроме того, в Азовском море, подобно Чёрному морю, выявлены токсичные виды микроводорослей, которые могут быть использованы как чувствительные индикаторы состояния среды обитания при экспресс-анализе качества морской воды, а также для прогноза возникновения биологически опасных явлений в море (Рябушко, 2003б, 2008). Предварительно в Азовском море отмечено 60 потенциально опасных видов, среди них 30 относится к токсичным водорослям: 15 видов динофлагеллят, 4 – цианобактерий, 5 – рафидофитовых и 2 вида диатомовых водорослей (Рябушко, Бондаренко, 2011).

Следует отметить, что антропогенное загрязнение Чёрного и Азовского морей способствует увеличению гетеротрофных видов, среди которых в значительных количествах встречаются динофлагелляты и цианобактерии, в том числе потенциально опасные, а их избыточная численность вызывает нарушение устойчивого равновесия природных экосистем и ухудшает среду обитания гидробионтов. При этом нельзя не учитывать факт постоянного водообмена между указанными морями, активные миграции многих пелагических рыб через Керченский пролив в обоих направлениях, а, следовательно, и возможный занос в каждый из этих водоёмов тех или иных видов микроводорослей, в том числе и токсичных.

Безусловно, в данной книге не представляется возможным проанализировать все аспекты изучения донных микроводорослей, однако представленный краткий обзор литературы свидетельствует о состоянии изученности микрофитобентоса Мирового океана и его морей, о той важной роли, которую играют представители этой группы в жизни моря, о необходимости и актуальности их дальнейшего изучения.

Изучение морского микрофитобентоса как направления следует развивать с учётом новых подходов и широты исследований, накопившихся данных, для этого необходимо было должным образом уделить внимание разработке методологии, стратегии, задач и методов исследования (Рябушко, 2009).

Суть методологического подхода в изучении микрофитобентоса морей заключается в постановке и решении следующих задач: I. Исследование и обобщение данных таксономической структуры и видового разнообразия донных микроводорослей шельфа морей: проведение инвентаризации и ревизии таксономического состава микроводорослей бентоса; составление их аннотированных списков; сравнительный анализ флор микроводорослей из разных морей, их регионов и локальных местообитаний; исследование закономерностей распределения систематического состава микроводорослей в зависимости от сезона года, характера субстрата и факторов среды; обобщение данных по экологии и фитогеографии микроводорослей. II. Исследование и анализ количественных характеристик микрофитобентоса разных экотопов моря, в том числе сезонной динамики видов-доминант, обилия видов, численности и биомассы водорослей в зависимости от типа субстрата и факторов среды их обитания; сравнительный анализ структурных параметров микрофитобентоса по экотопам и районам исследования. III. Изучение первичной продукции микрофитобентоса разных экотопов моря. IV. Исследование микрофитобентоса и фитопланктона как единого эколого-флористического комплекса в зоне активного движения масс в прибрежье моря. V. Выявления потенциально опасных видов микроводорослей для целей использования их при биоиндикации качества морских вод.

За последние годы накопился значительный банк разнообразных данных по изучению микрофитобентоса Чёрного моря, который был проанализирован и обобщён. Установлены некоторые общие закономерности и тенденции в формировании видового состава и количественной структуры микрофитобентоса в зависимости от ряда факторов среды: типа субстрата, глубины, температуры воды, освещённости и прозрачности воды, состава биогенных элементов в море, а также проведены сравнительные экспериментальные исследования микроводорослей перифитона антропогенных субстратов при кратковременных и долговременных сроках экспозиции в море в зависимости от сезона разных лет (Рябушко, 2009). Проведена инвентаризация и ревизия таксономического состава микрофитобентоса Чёрного моря, а также фитопланктона и микрофитобентоса Азовского моря (Рябушко, 2006; Рябушко, Бондаренко, 2011).

В настоящее время из всех микроводорослей бентоса морей диатомовые водоросли являются наиболее изученной группой, на примере которой нами проиллюстрированы основные закономерности их пространственно-временного распространения, а также оценён вклад их в составляющую фитопланктонного сообщества как единого эколого-флористического комплекса микроводорослей прибрежного шельфа.

3.1. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ОТБОРА ПРОБ

Метод – это алгоритм действия. Основой для получения адекватных результатов изучения донных микроводорослей является дифференцированный методический подход с учётом разных экотопов их расселения. Для этих целей нами разработан ряд методов качественного и количественного исследования морского микрофитобентоса. Методы сбора и обработки проб микрофитобентоса различаются между собой в зависимости от особенностей исследуемых типов субстрата: эпифитона донной растительности, эпилитона (поверхность камней и галечника), эпипсаммона (песчаные грунты), эпипелона (илистые грунты), эпизоона (поверхность беспозвоночных и млекопитающих животных) и перифитона (антропогенный субстрат) и описаны в ряде работ (Рябушко, 1984, 1986а, 1990, 1991а, б, 1993, 1994, 2002, 2009; Левин и др., 1991; Рябушко, Рябушко, 1991, 1998, 2001; Рябушко, Завалко, 1992; Рябушко и др., 2003; Рябушко и др., 2013 и др.).

В зависимости от целей исследования материал собирали ежемесячно, либо ежеквартально, либо еженедельно, либо ежедневно в течение годового цикла развития водорослей конкретного экотопа. Для целей мониторинга пробы отбирали на постоянных станциях на одних и тех же глубинах и субстратах в течение года. При изучении видового состава и структуры микрофитобентоса определенного экотопа, пробу, собранную с определённого местообитания, субстрата, или глубины, микроскопировали в прижизненном состоянии для учёта полноты всей пробы, а затем фиксировали формалином или спиртом для подсчёта клеток в счётной камере. Для количественной оценки водорослей пробы отбирали ежемесячно в течение всех сезонов года на постоянных станциях, а обработка проб выполнялась одними и теми же средствами и методами. Специфика отбора количественных проб заключалась в минимизации потерь одноклеточных водорослей.

Крымское побережье Чёрного моря. Многолетние исследования диатомовых водорослей проводили с 1987 по 2013 гг. в разных регионах и экотопах Чёрного моря (рис. 1).



Рис. 1. Станции отбора проб микрофитобентоса крымского побережья Чёрного моря

Эпилитон. Образцы твёрдого грунта (галька, мелкие камни) с глубины 0,5 м отбирали ручным способом, по три экземпляра с каждой точки. Камни помещали каждый отдельно в полиэтиленовые мешки или пластмассовые бутылки с широким горлом с добавлением придонной воды. В лаборатории с каждого камня делали соскоб с помощью скребка или щётки, производили смыв, добавляя немного придонной воды. Суспензию соскобов после просмотра пробы в чашке Петри сливали в ёмкость для хранения, обрабатывали фиксатором (из расчета 5 мл 40 % формалина на 100 мл пробы, или 2 мл 96 % спирта на 100 мл пробы) и этикетировали.

Эпипсаммон, эпипелон. Для количественного анализа водорослей эпипсаммона, представленного песчаными и илистыми (эпипелон) грунтами, использовали мелкозернистый песок со средним размером фракций до 0,1 мм. Пробы грунта водолаз отбирал с помощью трубки определенного диаметра, погружая её в грунт на глубину осадка до 5 см, затем колонку грунта снизу подрезал и концы трубки закрывал пробками. В лаборатории с помощью поршня слой осадка выдавливали в ёмкость, добавляли фильтрованную морскую воду и пробы фиксировали 2 - 4 % формалином. Методика отбора проб илистого грунта для количественных целей сходна со способом отбора проб песчаного грунта, но толщина слоя грунта должна быть меньше из-за трудностей обработки проб ила, поскольку в этих пробах прозрачность воды значительно ниже из-за мелких фракций и повышенной численности бактерий, что значительно затрудняет микроскопирование проб. Кроме того, пробу необходимо фиксировать более концентрированным фиксатором, в отличие от пробы песка. В рейсах по Чёрному морю отбор проб рыхлого грунта осуществляли с помощью дночерпателя «Океан».

Микрофитоперифитон. Методика отбора проб микроводорослей с искусственных субстратов (бетонных плит, стеклянных пластин, имитационных модулей водорослей-макрофитов) и эпилитона во многом имеет сходные черты. Для исследования количественных характеристик микроводорослей перифитона использовали стеклянные пластины, а также материалы, имитирующие макрофиты с разной удельной площадью поверхности, близкой соответствующим природным видам макрофитов. Эксперименты проводили в бухтах Севастополя (рис. 1 – 4): Мартыновой и Карантинной (на глубинах 0,5 – 2,0 м с марта по июнь 1988 г.), а также в бух. Круглая (с февраля по середину марта 1989 г.) в зависимости от влияния прибоя и вне прибоя. Субстраты-имитаторы устанавливали у дна в море внутри закрытой части акватории Карантинной бухты (рис. 1, 3), отделённой железобетонной конструкцией, и за пределами бухты в открытой части моря (Рябушко, Завалко, 1992). В качестве модельных объектов-субстратов выбраны водоросли-макрофиты родов *Cystoseira*, *Ceramium*, *Cladophora*, *Ectocarpus*, обладающие осевым строением талломов, для которых известны следующие диапазоны значений удельной поверхности слоевища (S'/V'): 5,8 – 9,4; 21,6 – 44,6; 47,8 – 85,6 и 172,9 мм²/мм³, соответственно (Миничева, 1989).

Для сопоставления морфологических параметров субстратов использовали величину их удельной поверхности (S'/V') – отношение площади поверхности субстрата (S' , мм²) к его объёму (V' , мм³). Для имитации указанных макрофитов использовали пучки из лески 20 мм длиной и от 0,02 до 1 мм в диаметре. Леску подбирали такого диаметра, чтобы значения S'/V' изготавливаемых структур были близкими к значениям удельной поверхности имитируемых, указанных выше, макрофитов-модулей.

В зависимости от диаметра лески количественные показатели S'/V' составляли от 3,2 до 166,7 $\text{мм}^3 \cdot \text{мм}^{-3}$. В соответствии со значениями удельной поверхности субстрат, имитируемого макрофита, обозначали родовым названием, взятым в кавычки. Было изготовлено 4 серии искусственных осевых субстратов (пучков) – «Cystoseira», «Ceramium», «Cladophora» и «Ectocarpus», имеющих значения S'/V' , равные 3,4; 27,8; 41,0 и 166,7 $\text{мм}^2/\text{мм}^3$, соответственно. Кроме осевых структур, были изготовлены пластинчатые субстраты «Enteromorpha», имитирующие слоевища зелёной водоросли *Enteromorpha intestinalis* (L.) Nees, значения S'/V' которой находятся в диапазоне 36,0 – 39,0 $\text{мм}^2/\text{мм}^3$ (Миничева, 1989). Пластинчатые субстраты-модули типа «Zostera» представляли собой пластиковую ленту длиной 35 – 40 мм, шириной 10 мм и толщиной 0,024 мм, с удельной поверхностью равной 81 $\text{мм}^2/\text{мм}^3$ (Рябушко, Завалко, 1992). Искусственные субстраты экспонировали в бухте Карантинной от 1 до 2 недель на глубине 2 м в двух акваториях, отделенных друг от друга молем. Внешнюю часть акватории бухты, открытую к морю, в дальнейшем будем называть внешней стороной бассейна (ВНСБ) в отличие от внутренней стороны (ВНУСБ). В марте – апреле экспонировали 2 типа моделей, удельная поверхность и форма которых были близки к удельной поверхности и форме макрофитов родов *Cladophora* и *Enteromorpha*. В мае – июне экспонировали 3 типа моделей с удельной поверхностью и формой таллома, близким к таковым макрофитов из родов *Ectocarpus*, *Ceramium*, *Cystoseira*.

Перифитон стеклянных пластин. Материалом для исследования заселения микроводорослями стеклянных пластин послужили пробы трёх экспериментов по их экспозиции в закрытой части Карантинной бухты (44°36'37"N, 33°30'0"O), отделённой от моря заграждением из бетонных бун, на глубине 2,0 м от поверхности воды и от дна (рис. 3). Экспериментальная установка представляла собой металлическую конструкцию с закреплёнными на ней кассетами с набором стеклянных пластин, каждая размером 70 x 28 мм с площадью поверхности 1960 мм^2 . С января 2007 по февраль 2008 гг. проведен годичный цикл наблюдений за развитием сообществ микроводорослей перифитона стеклянных пластин с накопительным сроком экспонирования от 1 – до 13 мес. и с кратковременной экспозицией пластин в течение 4, 7, 11, 15 и 20 суток, а также с декабря 2010 по январь 2012 гг. – со сроком экспозиции в один месяц. Во всех экспериментах пробы отбирали ежемесячно. Температура воды в период исследований колебалась от 4,5 (февраль) до 28°C (август) при солёности 17,49 ‰. Основные продукционные показатели фитоперифитона стеклянных пластин получены радиоуглеродным методом (Рябушко и др., 2013).

Численность микроводорослей определяли методом прямого подсчёта клеток в счётной камере Горяева объёмом 0,0009 мл в 3-х повторностях в световом микроскопе «Axioscop 40» С. Zeiss с программой AxioVision Rel. 4.6 при увеличениях 10x40 и 10x100. Численность клеток (N , кл.· см^{-2}) и биомассу (B , мг· см^{-2}) рассчитывали по формулам, приведенным ранее (Рябушко и др., 2003; Ryabushko et al., 2003). Фотографии макро- и микроводорослей на стеклянных пластинах выполнены непосредственно на пластинах, простоявших соответствующий срок в море, с помощью фотоаппаратов Sony DSC-P200 и Canon A-640, а микросъёмка – на микроскопе «Axioscop-40».



(фото О.Ю. Ерёмин)

Рис. 2. Вид на Карантинную бухту, Чёрное море



(фото О.Ю. Ерёмин)

Рис. 3. Вид на экспериментальную установку со стеклянными пластинами в кутовой части Карантинной бухты, отделённой от моря заграждением, 2008 г.



Рис. 4. Вид на Севастопольскую бухту, Чёрное море (ориг.)



Рис. 5. Вид на Каламитский залив, Чёрное море (ориг.)



Фото А.А. Бегуна

Рис. 6. Вид на Караджинскую бухту Каламитского залива

Эпифитон донной растительности. Методы отбора проб эпифитона (донная растительность: красные, бурые и зелёные водоросли, морские травы) зависят от типа субстрата и глубины обитания, поэтому с глубин 1,0 - 20 м пробы макрофитов собирали с помощью водолазов. Водоросли-макрофиты извлекали из воды, слоевища или их фрагменты помещали в кювету, добавляли воду, чтобы она немного покрывала пробы. Альгологические объекты и морские травы изучали как в прижизненном состоянии, так и в гербарии, то есть в предварительно высушенных образцах. В морских экспедициях пробы макрофитов отбирали с помощью драги, трала, дночерпателя. Свежесобранные образцы обрабатывали мягкой, но достаточно упругой щёткой, аккуратно смывая с поверхности талломов и стеблей растения микрослой осадка. Смыв микроводорослей фиксировали 4 % формалином или 70 % спиртом. Всего собрано и обработано более 90 проб. Эпифитон донной растительности исследовали в Казачьей бухте рядом с вольерами морских млекопитающих (дельфины, сивучи) (ст. № 7, рис. 3). Собрано 11 видов водорослей-макрофитов:

- бурые – *Cystoseira crinita* Duby, *Ectocarpus confervoides* (Roth) Le Jolis, *Sphacelaria cirrosa* (Roth) Agardh;
- зелёные – *Chaetomorpha linum* (O.F. Müll.) Kütz., *Ulothrix tenuissima* Kütz., *Ulva prolifera* O.F. Müller, *U. rigida* C. Agardh;
- красные – *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf., *G. dura* (C. Agardh) J. Agardh, *Ceramium rubrum* (Huds.) C. Agardh, *Lomentaria clavellosa* (Turn.) Gail.

В лаборатории с талломов водорослей осторожно снимали сопутствующие виды макроэпифитов и беспозвоночных животных, а затем идентифицировали их видовую принадлежность.

Для целей мониторинга качественного и количественного состава диатомовых водорослей в эпифитоне природных популяций двух видов красных водорослей рода *Gracilaria* Grev. использовали *Gr. verrucosa* и *Gr. dura*. Основные запасы грацилярий располагаются в восточной части Казачьей бухты на илисто-песчаных и песчаных грунтах среди зарослей zostеры на глубине 3 – 8 м (Калугина-Гутник и др., 1987).

Казачья бухта (44°35'26" N; 33°24'31" N) располагается между мысом Манганари и мысом Западным. Вершина бухты разделена на две части небольшим полуостровом, отходящим от южного берега (рис. 7). Берега довольно высокие, но пологие и окаймлены отмелями. От вершины к устью Казачья бухта ориентирована по оси юг-север и поэтому при северных ветрах её акватория подвержена сильному волновому воздействию. Примерно на середине западного берега бухты располагается Научно-исследовательский центр «Государственный океанариум» МО и НАН Украины. Сбор макрофитов сырой массой 10 – 40 г осуществляли водолазы на двух станциях, расположенных на глубинах 1 – 3 и 5 – 7 м, в 1987 – 1989 гг. (рис. 7, ст. № 3 и № 4). Пробы отбирали с каждой глубины в отдельные ёмкости. В каждой пробе определяли сырую массу грацилярий и эпифитных животных, обитающих на них. Микроводоросли смывали с талломов макрофита-базифита и суспензию фиксировали 2 – 4 % формалином. Параллельно исследовали эпифитон грацилярий *G. verrucosa* и *G. dura*, выращиваемых в садках на экспериментальных носителях, установленных при выходе из Казачьей бухты (рис. 7, ст. № 5). Садки в виде сетчатых гирлянд из полиэтилена с грациляриями устанавливали на глубинах от 1 до 4 м в 1987 г. со сроками экспозиций в море: I – с 25 августа по 15 сентября

(4 м); II – 28 августа – 14 октября (4 м); III – 28 августа – 21 октября (4 м); IV – 28 августа – 17 ноября (1 м); V – 28 августа – 17 декабря (4 м). Для исследования грацилярии и её микроэпифитона в лабораторных условиях водоросли доставляли садки с культивируемой водорослью на берег. После отбора проб садки возвращали в море для дальнейшего подрощивания водорослей в море.

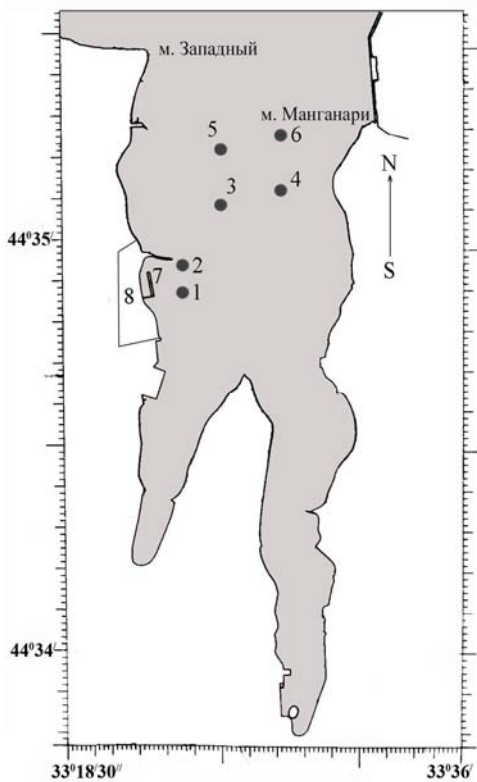


Рис. 7. Станции отбора проб в Казачьей бухте: 1, 2 – станции отбора проб фитопланктона и микрофитобентоса, а также воды для гидрохимических анализов; 3, 4 – станции отбора проб водорослей рода *Gracilaria*; 5 – район выращивания грацилярий в садках; 6 – станция отбора проб *Gracilaria dura* для экспериментального выращивания в лабораторных условиях; 7 – вольеры с морскими млекопитающими, станция отбора проб камней, мидий и макроводорослей; 8 – Государственный океанариум Украины

Сбор гидрохимических проб осуществляли с мая 1995 по июнь 1996 г. синхронно с отбором проб микрофитобентоса и фитопланктона в Казачьей бухте на глубине 0,5; 2,5; 4,5 м от поверхности моря с помощью пробоотборника (рис. 7). В это время регистрировали ветро-волновые процессы в бухте, являющиеся основной причиной взмучивания поверхностных осадков в море и поступления в толщу воды дополнительных органических веществ и продуктов их деструкции. В пробах воды определяли рН, растворенный кислород, биохимическое потребление кислорода за пять суток (БПК₅), взвешенное вещество, температуру воды (Руководство..., 1977; Методы ..., 1978). В фильтрате после отделения фитопланктона определяли концентрацию фосфатов, аммония, нитратов, нитритов, кремния в 5 параллельных пробах для каждого горизонта (Смирнова и др., 1999).

Микроэпифитон грацилярии также изучали при определении продукционных характеристик *G. dura* в условиях лабораторного культивирования (Рябушко и др., 2003а). Образцы грацилярии отбирали в море (рис. 7, ст. № 6) для её дальнейшего выращивания в непроточных респирометрах. Культивирование грацилярии проводили в аквариальной ИнБИОМ НАНУ в условиях многофакторного 30-суточного эксперимента с мая по июнь 1987 г. Перед опытами грацилярию тщательно промывали в проточной воде для удаления сопутствующих макро- и микроводорослей. Всего выполнено 9 серий опытов в 3-х повторностях в 27 замкнутых аквариумах объёмом 1 и 2 л с ежедневной сменой морской воды, профильтрованной через фильтр (газ № 77). Факторные эксперименты по выращиванию грацилярии проводили в заданных режимах освещённости, температуры, неорганических соединений азота и фосфора. Пробы грацилярии отбирали на 19 и 28 сутки эксперимента для определения количественных характеристик макрофита и диатомовых

водорослей эпифитона. Параллельно проводили контроль гидрохимических показателей как в море, так и аквариальном эксперименте.

При исследовании количественного распределения микроводорослей эпифитона цистозир *Cystoseira barbata* (Stackhouse) С. Agardh в зависимости от возраста её структурных элементов была отработана методика сбора и обработки проб (табл. 2). Образцы талломов цистозир отбирали вручную для нескольких целей: измерение площади поверхности структурных элементов по морфологическим параметрам водоросли – диаметру и длине осевых структур; изучение видового состава микроводорослей в эпифитоне макрофита-базифита и его сопутствующих макроэпифитов; определение количества видов и численности микроводорослей в эпифитоне цистозир в зависимости от возраста её структурных элементов (рис. 8), а также от места обитания; проведение сравнительного анализа полученных данных для разных по трофности районов крымского побережья Чёрного моря; определение возраста цистозир по её структурным элементам по методикам, описанным ранее (Фирсов, 1984; Рябушко и др., 2003б). Талломы цистозир состоят из разновозрастных элементов, имеющих разную функциональную нагрузку (рис. 8).

Табл. 2. Районы исследования микроводорослей эпифитона (МЭФ) *Cystoseira barbata* и сопутствующих макроэпифитов (МАФ) крымского побережья Чёрного моря (лето, 2002 г.)

Дата отбора проб	Районы исследования	Глубина, м	T, °C	Количество проб микроэпифитона		
				<i>C. barbata</i>	МАФ	МЭФ
23.07.	Мартынова бухта	1,5	27	3	–	10
30.07.	Троицкая балка	1,0	27	1	1	7
08.08.	Стрелецкая бухта	1,5	18	1	1	8
12.08.	Мыс Айя	1,5	20	5	3	9
21.08.	Казачья бухта	0,5	23	1	2	9
27.08.	Бухта Матюшенко	0,5	20	1	–	7
28.08.	Мыс Херсонес (ст. № 1)	0,5	20	1	–	6
28.08.	Мыс Херсонес (ст. № 2)	0,5	20	1	–	6
Итого:				14	7	62

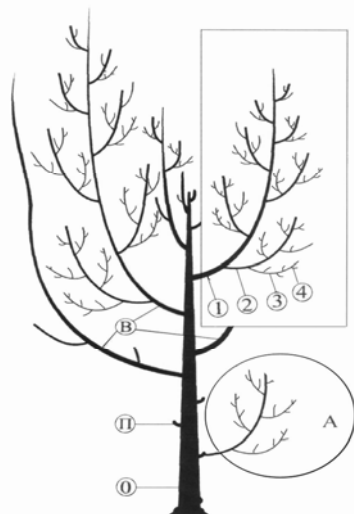


Рис. 8. Схема строения слоевища *Cystoseira barbata*: О – ствол (ось нулевого порядка); В – верхушечные ветви (основные); А – адвентивные ветви; П – пеньки. 1 – ось первого порядка; 2 – ось второго порядка; 3 – ось третьего порядка; 4 – ось четвёртого порядка

Для анализа выделены следующие структурные элементы цистозир:

1. Ствол (K_0 – ось 0 порядка) возрастом от 2,5 до 3,5 лет ($T_{2,5-3,5}$). Многолетний ствол выполняет у водорослей опорную функцию.

2. Ветви возрастом до 2 месяцев ($t_{0,2}$). У ветвей этой возрастной группы увеличивается количество осей высших порядков и интенсивность фотосинтеза.

3. Ветви возрастом 3 мес. (t_3). Они обычно полностью сформированы и в структуре присутствуют оси всех порядков. Ветви не несут репродукционную функцию из-за отсутствия органов размножения – рецептакулов.

4. Ветви возрастом 4–5,5 мес. ($t_{4,5,5}$) выполняют репродукционную функцию (отмечено максимальное количество рецептакулов) и имеют наибольшую массу.

5. Ветви возрастом 6–7 мес. ($t_{6,7}$), относящиеся к осям разных порядков, которые постепенно отмирают и опадают, их биомасса снижается.

6. А – адвентивные ветви (вторично образованные) ($t_{адв.}$) образуются на месте опавших основных ветвей.

За год на стволе цистозеры образуются укороченная и удлиненная зоны роста, на которых ветви расположены соответственно чаще и реже (Сабинин, Щапова, 1964). Это даёт возможность вычислять возраст слоевища цистозеры по сумме количества зон, делённой на 2.

После того, как А.А. Калугина-Гутник (1975) установила, что за год на стволе цистозеры образуется в среднем 11 ветвей, определение возраста слоевищ упростилось, т. е. общее количество ветвей и пеньков (опавших ветвей) необходимо разделить на 11.

Для оценки возраста цистозеры и макроэпифитов использовали формулу определения возраста слоевища цистозеры по длине ствола (Хайлов, Парчевский, 1983) и данные подсчёта среднегодового образования ветвей (Калугина-Гутник, 1975). Анализ морфологических параметров цистозеры из разных мест обитания позволил установить, что длина ствола её слоевищ является стабильным признаком (Фирсов, 1984). Скорость линейного роста ствола не изменяется на протяжении всего онтогенеза водоросли. Однако стабильность этого признака и независимость от глубины обитания не обязательно означают его независимость от других экологических переменных величин (Хайлов, Парчевский, 1983), поэтому для оценки возраста цистозеры и макроэпифитов использовали формулу определения возраста слоевища по длине ствола и данные подсчёта среднегодового образования ветвей.

В лаборатории с талломов *C. barbata* снимали сопутствующие водоросли-макроэпифиты, а затем с каждого образца цистозеры соответствующего возраста специальной щёткой тщательно счищали микроводоросли и смывали их в отдельную ёмкость для анализа видового состава и количественных характеристик.

Эпизоон. В море практически все типы субстратов, в том числе биосубстраты, включающие поверхность тел беспозвоночных и млекопитающих животных, заселяются микроорганизмами, а также макро- и микроводорослями.

Эпизоон раковин мидий. При исследовании микроводорослей поверхности двустворчатого моллюска – мидии *Mytilus galloprovincialis* Lam. отбор проб производили ежемесячно с мая 1995 по июнь 1996 г. в Казачьей бухте (рис. 7, ст. № 7). По 3 – 4 экз. разновозрастных мидий (длина раковины от 40 до 107 мм, ширина – 20 – 54 мм) в возрасте от полугода до 10 лет отбирали на глубине 0,5; 2,5 и 4,5 м со свай и из природных поселений недалеко от вольеров с дельфинами и мест культивирования моллюсков. Каждый образец мидий помещали в отдельную ёмкость с небольшим количеством воды, затем макро- и микрообрастания счищали с поверхности обеих раковин и смывали морской водой, в которой находились моллюски. Всего обработано 130 экз. мидий.

Кожные покровы дельфинов-афалин. Исследования кожных покровов дельфинов-афалин *Tursiopsis truncatus ponticus* Varabasch (рострум, спин-

ные, грудные и боковые плавники, хвостовая лопасть, брюшная часть, область анальных отверстий и других частей тела животных) проводили на животных, содержащихся в бассейнах и вольерах Карадага. Пробы воды, соскобы со стенок бассейнов и вольеров отбирали в местах содержания дельфинов в апреле, мае, июне, декабре 1989, феврале, марте, мае, июле, декабре 1990, апреле 1991 гг. (всего 109 проб, из них 31 – соскобы с дельфинов). Соскобы со стенок Карадагского дельфинариума собирали с трёх горизонтов (с теневой и освещённой сторон): в верхнем, среднем и нижнем горизонтах на глубине от 1,0 до 5,0 м.

В апреле 1998 г. на животных, содержащихся в вольерах Государственного океанариума МО и НАН Украины в Казачьей бухте (см. рис. 7, ст. № 7), собрано 6 проб, из них соскоб с кожи одного дельфина. Для сравнения аналогичные пробы отбирали в Океанариуме Малого Утриша (31 проба, из них 8 – с дельфинов). В сравнительных целях исследовали также каменистый грунт в море недалеко от дельфинариумов.

Северо-восточный регион Чёрного моря (Геленджикская и Голубая бухты, мыс Малый Утриш, Россия) (рис. 9). Бухта Рыбацкая, или Голубая (44°34' N; 37°59' O) расположена к северо-востоку от мыса Дооб. В вершину бухты впадает река Ашамба. Берега бухты окаймлены каменистой отмелью с глубинами до 5 м. Геленджикская бухта (44°34' N; 38°02' O) расположена в 2-х милях к северо-востоку от бухты Голубой, вдаётся в берег между мысами Тонкий и Толстый. Берега бухты невысокие, обрывистые, флишевые, пляж из искусственно намывтого песка, изредка каменистый, вдоль береговой линии с зарослями макрофитов. Климатической особенностью является то, что ветры южных и юго-западного направлений бывают довольно сильными, а северо-восточный ветер, или бора достигает иногда скорости $20 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$ и более.



Рис. 9. Станции отбора проб микрофитобентоса в Геленджикской и Голубой бухтах (Россия)

Северо-западный регион Чёрного моря. При изучении эпифитона черноморских филофоров пробы отбирали в районе Филлофорного поля Зернова с помощью дночерпателя «Океан» и трала «Сигсби» на 7 разрезах (105 станций) в диапазоне глубин от 8 до 53 м: летом 1989 г. на 3 разрезах (31 ст.), осенью 1990 г. – 48 ст., весной 1993 г. – 26 станций (рис. 10).

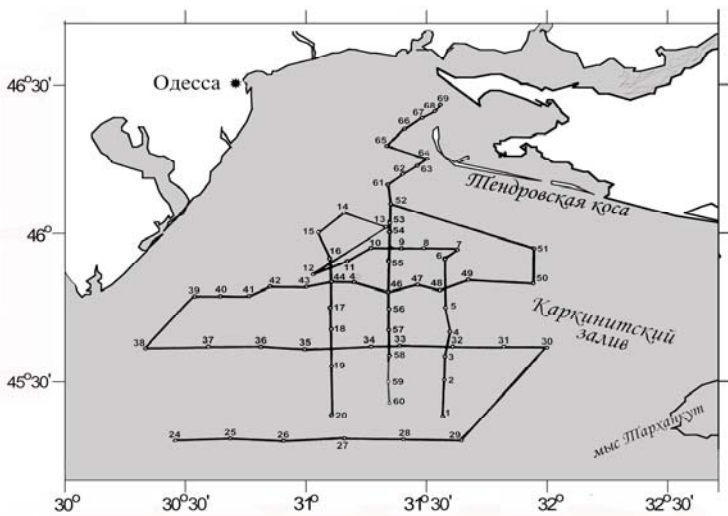


Рис. 10. Станции отбора проб в северо-западной части Чёрного моря и районе Филлофорного поля Зернова в период экспедиций на НИС «Академик Ковалевский»

Исследования микроводорослей эпифитона разных видов филлофор и сопутствующих видов макроводорослей, а также и их подстилающих субстратов поля Зернова проводили в период 3-х морских экспедиций на НИС «Академик Ковалевский»: 115-й рейс, июль-август 1989 г.: I разрез, ст. № № 1 – 7; 9, 11, 13, 15, 17 с координатами: 42°41'3"N – 45°50'0"N; 30°45'8"O – 32°02'8"O. Характеристика мест отбора проб: глубина – 22 – 33 м, температура воды (t) – 6 – 16°C; солёность – 16,96 – 18,31 ‰; II разрез, ст. № № 19, 21, 22, 24, 26, 27, 29 (46°02'3" N – 45° 25'2" N; 31°21'0"O): 21– 48 м; t = 5,9 – 12,2°C; 17,05– 18,04 ‰; III разрез, ст. № № 30 – 34 (45°18'0"N – 45°17'1" N; 31°17'0"O – 30°21'5"O): 21 – 48 м; t = 6,7 – 7,6 °C; 17,05 – 18,04 ‰. 119-й рейс в сентябре – октябре 1990 г.: IV разрез, ст. № № 1 – 7, 9, 11, 13, 15, 17, 19 (45°25'4"N – 46°02'2"N; 31°21'2" – 31°34'7"O): 17 – 53 м; t = 6,4 – 22,0°C; 16,65 – 18,09 ‰; V разрез, ст. № № 24, 26 – 29 (45°16'9"N – 46° 17'3" N; 31°30'0"O – 30°30'3"O): 34 – 53 м; t = 6,4 – 8,3°C; 17,77 – 17,93 ‰; VI разрез, ст. № № 30 – 34, 36, 38 – 43, 45, 47, 49, 51 – 53, 55 – 60 (45°37'1" N – 46°02'2"N; 32°00'0"O – 31°34'7"O): 13 – 46,5 м; t = 2,82 – 18,7°C; 16,48 – 17,92 ‰). 127-й рейс, 19 – 21 мая 1993 г. VII разрез (45°16'7"N – 45°59'4"N; 31°58'5"O – 31°09'8"O): 18 – 50 м; t = 14,0 – 17,2°C; 16 – 18 ‰. Координаты мест отбора проб взяты из «Люци Черного моря» (1976).

Микроводоросли Филлофорного поля Зернова исследовали в эпифитоне водорослей-макрофитов, принадлежащих к отделам Phaeophyta – *Cystoseira crinita* Duby, *Sphacelaria cirrosa* (Roth) Agardh, *Stilophora rhizodes* (Ehrenb.) J. Agardh, Rhodophyta – *Phyllophora crispa* (Huds.) P.S. Dixon (= *Ph. nervosa* (D.C.) Grev.), *Ph. nervosa* f. *nana* Kalug., *Ph. truncata* (Pall.) Zinova (= *Ph. brodiaei* (Turn.) J. Agardh), *Ph. pseudoceranooides* (S.G. Gmel.) Newt. et Tayl., *Polysiphonia elongata* (Huds.) Harv. и Chlorophyta – 1 вид, а также 15 типов субстратов: илесто-песчаный грунт, ил, глинистый ил с ракушей и без ракуши, чёрный ил с запахом сероводорода, глинистый, серый илистый песок, белый песок с ракушей, тонкозернистый песок с примесью ила и ракушей с запахом сероводорода, ракушечник, камни, обросшие губ-

ками, мшанками, литотамниевыми водорослями, створки живых мидий и рапан, ракушечник, трубки полихет.

Материал собран в трёх морских экспедициях на НИС «Академик Ковалевский» в разные сезоны 1989, 1990, 1993 гг. на глубинах 17 – 53 м в диапазоне температур 6,0 – 22,0°C, солёности 16,00 – 18,31 ‰ и прозрачности воды по диску Секки 1,5 – 7,5 м. В период экспедиций в Чёрном море в августе 1989 г. наблюдали «красный прилив», а в сентябре 1990 г. у берегов Болгарии – «цветение» воды, поэтому с разных горизонтов глубин на 3-х станциях с помощью батометра были отобраны 9 проб фитопланктона.

Средиземноморский регион (рис. 11). Исследования микрофитобентоса банок Эгейского моря: Джонстон, Монселл, Стокс, Брукер проводили в период двух научных экспедиций на НИС «Академик Ковалевский» в июле 1989 и сентябре 1990 гг.



Рис. 11. Станции и районы отбора проб микрофитобентоса в период экспедиций: Филлофорное поле Зернова, Чёрное море, Эгейское море и египетское побережье Средиземного моря (близ г. Порт-Саида)

Пробы отбирали дночерпателем “Океан” и тралом “Сигсби” на глубинах 43 – 115 м, в диапазоне температур 14,2 – 17,1°C, солёности 37,90 – 39,72 ‰ и прозрачности воды по диску Секки 28 – 29,5 м. Материалом для исследования микроводорослей послужили разнообразные грунты и 10

видов водорослей-макрофитов: бурые водоросли *Cystoseira spinosa* Sauvag., *Laminaria rodriguezii* Bornet, *Sargassum salicifolium* (Bert.) J. Agardh, *Sphacelaria cirrosa*, красные *Halopteris filicina* (Cratell.) Kütz., *Lithothamnion* sp., *Lophosiphonia obscura* (C. Agardh) Falkenb., *Peyssonnelia squamaria* (Gmelin) Decne, *Vidalia volubilis* (L.) J. Agardh и зелёная водоросль *Bryopsis plumosa* (Huds.) C. Agardh (Приложение 4).

Египетское побережье Средиземного моря. В районе г. Порт-Саида (рис. 11) с 22 по 23 июля 1989 г. с борта НИС «Академик Ковалевский» с помощью дночерпателя “Океан” и трала “Сигсби” на 9 станциях с глубин 25 – 80 м выполнен сбор проб песчаного, илистого грунта, сердцевидного морского ежа вместе с песчаным грунтом и образцы донной растительности: зелёные водоросли *Caulerpa prolifera* (Forsk.) Lamour., *Codium bursa* (L.) C. Agardh, бурая водоросль *Cystoseira* sp., два вида морских трав *Zostera marina* L. и *Z. noltii* Horn. (Приложение 4). Температура воды в эти дни составляла 26,0 – 26,3°C, солёность 37,27 ‰, прозрачность воды по диску Секки 9,5 м.

3.2. МЕТОДЫ ОБРАБОТКИ МАТЕРИАЛА

Диатомовые водоросли составляют большую часть морского микрофитобентоса, поэтому пробоподготовка для их видовой идентификации имеет существенное значение. Насколько хорошо будет очищен их панцирь от органического материала, настолько качественными получатся образцы створок для определения их видовой принадлежности в постоянных препаратах с иммерсией в световом микроскопе (СМ) и для работы в электронном сканирующем микроскопе (СЭМ) (рис. 12, 13). При изучении видового состава и количественных характеристик донных водорослей, обитающих на разных типах субстратов, нами использованы разнообразные методы качественной и количественной обработки проб, поскольку для этих целей требуется дифференцированный подход в соответствии с задачами исследования.

Методы световой и электронной микроскопии в изучении морфологической структуры диатомовых водорослей в настоящее время обязательны, особенно для спорных видов. Из методов очистки их панцирей были отобраны те, которые отвечают следующим критериям: методы должны быть описаны подробно (в литературе, как правило, описания представлены в неполном виде, а некоторые детали обработки материала опущены); безопасность, доступность и эффективность очистки панцирей; наименьшая трудоёмкость, но эффективность метода (время обработки проб удлиняется за счёт безопасности метода). В основу разработки метода пробоподготовки черноморского материала положены стандартные рекомендации по диатомовому анализу (Диат. анализ ..., 1949; Рябушко, 1986) и методики, используемые для исследования в СЭМ (Ma, Jeffrey, 1978, 1993в).

Следует заметить, что при очистке панцирей диатомей из Чёрного моря (рис. 12) из-за наличия большого количества органического материала на их створках, метод не дал того результата, какой был получен ранее при очистке панцирей диатомей из Японского моря (Рябушко, 1986; Рябушко, 1993в). Однако «холодный» способ обработки материала по методу (Кольбе, 1916), полученный на образцах из Японского моря, показал прекрасные результаты (рис. 13).

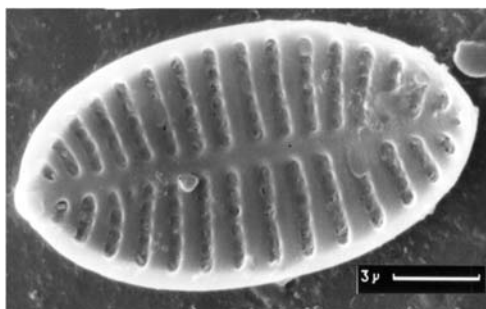


Рис. 12. Панцирь диатомовой водоросли *Cocconeis costata* плохо проработан в кислоте, структура видна слабо (ориг., ув. 2 000, СЭМ)

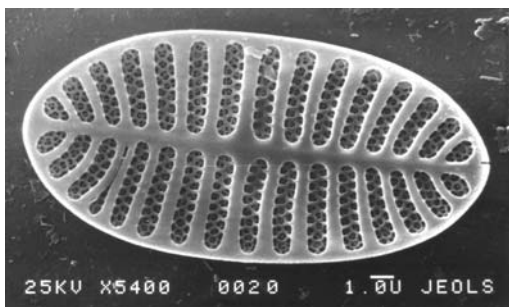


Рис. 13. Структура панциря *C. costata* после «холодного» способа обработки в кислоте видна идеально (ориг., ув. 5400, СЭМ)

Наряду с «холодным» способом, существует «горячий» метод очистки панцирей с помощью кипячения проб в кислотах (Диат. анализ ..., 1949). Этот метод

является более предпочтительным для клеток диатомовых, покрытых большим слоем органического материала, т. е. более подходит для черноморских образцов в сочетании с холодным способом обработки. Следовательно, при очистке панцирей диатомей от органических примесей необходим дифференцированный подход при выборе метода, либо следует использовать сочетание разных методик.

Микрофотографии диатомовых водорослей, выполненные в СЭМ, ТЭМ марки «JEOLS», «JSM-35 С», PL изготовлены в Институте сверхтвёрдых материалов НАН Украины (г. Киев), Институте ботаники им. Н.Г. Холодного, Институте геохимии и геофизики АН Беларуси (г. Минск), Институте морских наук (Ердемли, Турция). Фотографии водорослей-макрофитов и микроводорослей в прижизненном состоянии выполнены также в ИнБЮМ НАНУ в световых микроскопах (СМ) «БИОЛАМ Л-212» и марки С. Zeiss «Axioscop – 40» с программой AxioVision Rel. 4.6 при увеличениях 10x40 и 10x100 с помощью фотоаппаратов Sony DSC-P200 и Canon A-640.

Количественная обработка материала

При изучении количественных характеристик сообществ микрофитобентоса мы использовали анализ репрезентативности объёма выборки проб микроводорослей (Рябушко, 1986). Для этого была проведена работа по анализу соскобов микроводорослей с одинакового размера камней в количестве 12 шт., изъятых одновременно в прибрежной части моря на глубине 1,0 м. Подсчёт клеток водорослей осуществляли в счётной камере Горяева в 3-х повторностях. Обработано 33 препарата. Среднее число клеток диатомовых в каждой пробе составляло 71 ± 15 . Просчитано более 2300 клеток и определено число видов в выборке. Анализ показал, что после просмотра выборки из 16 проб с 6 камней выявлено большинство видов и в дальнейшем новые виды уже не встречались.

Репрезентативная выборка для обнаружения всех видов донных диатомовых водорослей составляла не менее 1300 – 1500 клеток. При обработке 9 проб или просмотре проб с 3 камней в 3-х повторностях выявлены основные доминирующие виды как по численности, так и по биомассе. Для подсчёта более 90 % клеток водорослей от общей численности достаточно ограничиться просмотром примерно 500 клеток с 3-х камней в 3-х повторностях, при этом биомасса подсчитанных клеток составляет более 99 % общей биомассы. Следовательно, мы получили то количество проб, которое необходимо для анализа видового состава и количественных характеристик сообществ диатомовых водорослей эпилитона.

Обработка количественных проб, собранных с поверхности камней, таллов макрофитов и раковин мидии, имеет много сходных черт, поэтому описание для разных субстратов сведено в общую методику. С поверхности камня тщательно счищали микрослой осадка упругой щёткой, затем пробу сливали в мерный стакан для определения её объёма, необходимого для расчёта численности клеток на единицу поверхности субстрата. Затем пробы фиксировали 2 % формалином. В случае необходимости пробы отстаивали в течение 2 – 3 сут до полного оседания микроводорослей и затем декантировали до определённого объёма.

Эпилитон. Перед просмотром пробы под микроскопом, суспензию, полученную после смыва микроводорослей с субстрата, тщательно взбалтывали, поскольку бентосные диатомеи имеют удельный вес больше единицы ($1,2 \cdot 10^{-9}$ мг·мкм⁻³) и могут достаточно быстро опускаться на дно сосуда. Количественный учёт клеток водо-

рослей проводили в камере Горяева объемом 0,0009 мл в световом микроскопе при увеличении 250 – 1000 раз в 2 – 3-х повторностях. Рекомендуется просматривать полностью всю камеру Горяева, поскольку выборочный учёт только нескольких квадратов камеры не позволяет охватить всё видовое разнообразие и количество видов, что может привести к значительному недоучёту клеток и ошибке результатов подсчёта. При количественной обработке необходимо учитывать площадь субстрата, на котором поселяются микроводоросли. В зависимости от типа субстрата существуют разные методы определения площади его поверхности.

Площадь поверхности камней (y , см²) определяли по формуле Р. Кэлоу (Calow, 1972):

$$y = 2,22 + 0,26 (dn),$$

где d – наибольшая длина камня, см; n – наибольший периметр камня, см.

Численность (N , кл·см⁻²) микроводорослей рассчитывали по формуле:

$$N = n \cdot V / S \cdot V_k,$$

где n – число клеток в камере Горяева; V – объём пробы, мл; V_k – объём счётной камеры Горяева, равный 0,0009 мл.

Сырую массу микроводорослей (B , мг·см⁻²) рассчитывали по формуле:

$$B = h \cdot V \cdot b / S \cdot V_k,$$

где b – сумма биообъёмов клеток в камере Горяева, в мкм³; h – удельный вес микроводорослей, равный для бентосных диатомовых $1,2 \cdot 10^{-9}$ мг·мкм⁻³, остальных – $1 \cdot 10^{-9}$ мг·мкм⁻³ (Оксиюк, Юрченко, 1971); V – объём пробы, мл; V_k – объём камеры Горяева, мл.

Площадь поверхности экспериментальных образцов грунта при определении первичной продукции микрофитобентоса каменистых грунтов Чёрного моря вычисляли по формуле (Graham et al., 1988):

$$S = \pi/3 (xy + yz + xz),$$

где x , y , z – линейные размеры субстрата, использованного в эксперименте. Ошибка определения площади поверхности грунта составляла $\pm 5\%$.

Объём каждой клетки рассчитывали по её размерам и форме методом геометрического подобия по номограммам (Численко, 1968), либо с использованием трёхмерных геометрических моделей клеток микроводорослей (Макарова, Пичкилы, 1970; Сеничкина, 1978; Рябушко, 1986, 2009; Лях, 2010; Kirschtel, 1996).

Перифитон. При изучении диатомовых водорослей перифитона искусственных макрофитов-модулей определяли их индивидуальную площадь поверхности (\bar{S}_i), объём (\bar{V}_i) и удельную поверхность (\bar{S}_i / \bar{V}_i) по линейным размерам клеток микроводорослей в сообществе фитообрастаний антропогенных субстратов (Рябушко, Завалко, 1992). Площадь поверхности (S_i) и объём (V_i) популяции i -го вида вычисляли, используя значения численности клеток (N_i):

$$S_i = \bar{S}_i \cdot N_i \cdot V_i = \bar{V}_i \cdot N_i$$

Площадь поверхности (S_Σ) и объём (V_Σ) всего сообщества вычисляли по формуле:

$$S_\Sigma = \sum_{i=1} S_i, V_\Sigma = \sum_{i=1} V_i,$$

Удельную поверхность сообщества вычисляли по формуле:

$$\left(\frac{S}{V}\right)_{\Sigma} = \frac{S_{\Sigma}}{V_{\Sigma}}, \text{ мм}^2/\text{мм}^3$$

Эпизоон. Количественное распределение (обилие видов, численность и биомассу) видового состава микроводорослей изучали на раковинах мидии *Mytilus galloprovincialis* в зависимости от сезона года и глубины отбора проб: 0,5; 2,5 и 4,5 м (рис. 7, ст. № 2). Для этого площадь поверхности раковин мидии (S , см²) определяли по формуле (Михайлова и др., 1987):

$$S = 0,956 L^{2,085},$$

где L – расстояние от макушки до заднего края (высота) раковины, в см.

Индивидуальный возраст мидии определял А.Ф. Козинцев (Рябушко, Козинцев, 2003) по методу, разработанному В.Н. Золотарёвым (Шурова, Золотарёв, 1988; Золотарёв, 1989), который основан на подсчёте годовых слоёв (колец) роста на раковинах моллюсков. Линейный рост мидии не всегда зависит от индивидуального возраста моллюска, поэтому для анализа были выделены три возрастные группы животных: I группа – от 0,5 до 2,0 лет; II – от 2,5 до 4,0 лет и III – от 4,5 до 10 лет. Следует отметить, что высота раковин мидии у разных возрастных групп перекрывалась и варьировала в следующих пределах: I группа – 40 – 88 мм; II – 63 – 94 мм; III – 77 – 107 мм.

Эпифитон. Для количественной оценки микроводорослей (численность, биомасса) эпифитона макрофита-базифита необходимо определить площадь поверхности базифита, на которой поселяются одноклеточные водоросли. Для этого в лаборатории с талломов водорослей осторожно снимали сопутствующие виды водорослей-макроэпифитов и беспозвоночных животных, идентифицировали их видовую принадлежность. В смывах с макрофитов отделяли микроэпифиты по такой же схеме, как и при обработке проб макрофита-базифита. Затем у образцов разных частей талломов водоросли измеряли диаметр слоевищ.

Площадь поверхности водоросли-макрофита вычисляли по формуле аллометрической зависимости площади удельной поверхности макрофита от диаметра слоевища (Миничева, 1989):

$$S/W = 3334/d^{0,916}$$

где S/W – удельная поверхность макрофита, см²·г⁻¹; S – площадь поверхности базифита, см²; W – сырая масса макроводорослей, г; d – диаметр слоевищ водоросли, см. Удельную поверхность (S/W) макрофита определяли экспериментально, которая у двух видов грацилярий варьирует от 73,3 до 97,7 см²·г⁻¹ в зависимости от сезона года и глубины обитания (Рябушко, 1993а). Обработку количественных данных осуществляли методами математической статистики (Лакин, 1980).

Структура микрофитобентоса

Существует множество методов, широко применяемых при описании структуры макробентоса и планктона, которые позволяют анализировать видовое и количественное распределение видов в пространстве. Однако ещё недостаточно часто используют разнообразные коэффициенты и индексы разнообразия, позволяющие описать структуру бентосных сообществ диатомовых водорослей в разных экотопах моря (Рябушко, Рябушко, 1991, 2001; Рябушко, 2009; Nicotri, 1977; DeFelice, Lynts, 1978; Riaux, 1983). При анализе структурных показателей видового

разнообразия (H) и флористического сходства видов (Ks) микрововодорослей донных сообществ использовали следующие характеристики: численность клеток на единицу площади субстрата (N , кл·см⁻²); обилие видов (n) в пробах; биомассу клеток на единицу площади соответствующего субстрата (B , мг·см⁻²), с помощью которых были получены значения по следующим формулам индексов и коэффициентов. Индекс видового разнообразия (H) Шеннона-Вивера (Shannon, 1948; Shannon, Weaver, 1949):

$$H = \sum n_i / \log_2(n_i/N),$$

где n_i – оценка значимости каждого вида; N – сумма оценок значимости.

Индекс выровненности Пиелу (e) видов в сообществе (Pielou, 1966):

$$e = H / \log_2 n,$$

где H – индекс Шеннона; n – число видов.

Индекс флористического сходства, или коэффициент общности видов Чекановского-Сёренсена (Ks) (Sørensen, 1948):

$$Ks = 2C / (A + B),$$

где A – число видов в пробе A ; B – число видов в пробе B ; C – число общих видов в обеих пробах.

Определение первичной продукции микробиобентоса каменистых грунтов

Продуктивность микробиобентоса твердых грунтов Карантинной бухты (рис. 3) исследовали методом замкнутых респирометров (Алеев и др., 2005). Выполнено 12 ежемесячных серий экспериментов. В каждой серии опытов использовали по 12 – 20 интактных образцов грунта в виде гальки или щебня размером 3 – 4 см, которые помещали в герметичные тёмные и светлые респирометры (4 экспериментальных и 2 контрольных сосуда), а затем экспонировали в природных условиях на глубине 0,3 – 0,5 м от поверхности моря. Длительность экспозиции респирометров составляла 2 – 3 ч в светлое время суток. Во время проведения экспериментов определяли температуру воды, освещённость и условия инсоляции в респирометрах.

Концентрацию кислорода в респирометрах определяли по методу Винклера в модификации (Методы..., 1979) в 3-х повторностях из каждого экспериментального и контрольного сосудов. По разнице выделенного или потреблённого кислорода за время экспозиции респирометров в море определяли скорость фотосинтеза и дыхания микробиобентоса с введением поправок на контрольные сосуды. Полученные величины выражали в единицах органического углерода ($C_{орг}$) с учётом того, что метаболизм 1 г O_2 соответствует метаболизму 0,375 г $C_{орг}$ для стехиометрии CO_2 (Tang, Peters, 1995). После окончания экспозиции респирометров в море определяли концентрацию хлорофилла a ($C_{хл a}$) микробиобентоса в ацетоновых экстрактах (в 4-х повторностях) фотоколориметрическим методом по Лоренсену в модификации (Методы..., 1979).

Определение фотосинтеза и валовой продукции фитоперифитона

Интенсивность фотосинтеза фитоперифитона стеклянных пластин при кратко- и долговременных сроках экспозиции в Карантинной бухте (рис. 3) определяли стандартным радиоуглеродным методом в модификации Ю.К. Фирсова, которая была использована им при определении интенсивности фотосинтеза бурой водоросли цистозиры из Чёрного моря (Фирсов, 1978).

После экспозиции в море три экспериментальные стеклянные пластины переносили в лабораторию и помещали в стеклянные аквариумы с морской водой объёмом 1 л, в которые затем вносили 1 мл раствора бикарбоната натрия $NaH^{14}CO_3$ при концентрации 5 МБ $к\cdot л^{-1}$. Время экспозиции экспериментальных стеклянных пластин составляло 2 ч. По результатам экспериментов с учётом общей сухой массы ($W_{сух.}$) перифитона стеклянных пластин рассчитывали величины валовой первичной продукции и интенсивности фотосинтеза фитоперифитона, а также оценивали динамику их значений (Рябушко и др., 2013).

ФЛОРИСТИЧЕСКИЙ СОСТАВ МИКРОФИТОБЕНТОСА ЧЁРНОГО МОРЯ И НЕКОТОРЫХ СОПРЕДЕЛЬНЫХ МОРЕЙ.....

Чёрное море относится к внутренним полузакрытым морям, является уникальным по своему географическому положению, биологической продуктивности и экологическим особенностям. Исследование микрофитобентоса Чёрного моря охватывает значительную часть его побережья: болгарский, румынский, российский и украинский секторы стран, имеющих выход к морю, однако практически не исследован турецкий сектор и имеются только отрывочные сведения по грузинскому побережью. Нами обобщены результаты изучения видового состава микроводорослей бентоса всех стран Черноморского бассейна (рис. 14): России, Украины, Болгарии, Румынии, Грузии и Турции (Рябушко, 2006, 2009) по оригинальным и литературным данным.



Рис. 14. Районы исследования микрофитобентоса Чёрного моря (по оригинальным и литературным данным)

При инвентаризации и ревизии списков водорослей особенно важным атрибутом для установления валидности номенклатурных названий соответствующих таксонов и их поиска в литературных источниках является указание автора, описавшего таксон, и год его обнародования. Замечу, что таксономия одноклеточных водорослей в настоящее время претерпевает коренные изменения, особенно с внедрением новых методов изучения с помощью электронных микроскопов (СЭМ и ТЭМ), компьютеров и молекулярно-генетических методов. Однако основные определители всё ещё базируются на явно устаревших данных световой микроскопии, что вызывает трудности в идентификации видов; при этом многие авторы при составлении соответствующих списков используют одновременно и старые, и новые названия водорослей, неверно указывая авторов и годы описания видов.

Анализ литературных источников показал, что во многих альгологических и, особенно, гидробиологических работах имеются противоречивые и даже ошибочные разночтения по номенклатуре отдельных видов и значительно увеличивается их общее количество (Bodeanu, 1987–1988; Black Sea ..., 1997, 1998a – d; Парталы, 2006; Воловик и др., 2008; Ковалёва, 2008 и др.). Иногда приводятся

сомнительные таксоны с ошибочными сведениями об их авторах, имеются грамматические ошибки в написании латинских названий, которые с годами множатся. Всё это вносит неразбериху и путаницу, затрудняет работу при определении состава и сравнительном анализе флор отдельных морей Мирового океана.

Общая характеристика таксономического состава донных микроводорослей

В результате инвентаризации и ревизии таксономического состава микроводорослей Чёрного моря, а также на основании собственных данных составлен чек-лист микроводорослей, включавший 970 видов и ввт (Рябушко, 2006). В цитируемой монографии были уточнены диагнозы некоторых видов диатомовых водорослей и внесены изменения в старые номенклатурные названия, выполненные в соответствии с правилами «Международного кодекса ботанической номенклатуры» (2000). Некоторые внутривидовые таксоны были либо возведены в ранг более высокого статуса (номенклатурный вид), либо переведены в синонимы, что значительно сократило список видов, указанных ранее в литературных источниках, а синонимика составила более 1200 наименований. Вне списка остались водоросли, не идентифицированные до вида, но в него были включены некоторые планктонные виды, у которых имеются цисты или стадии покоящихся спор, периодически отмечаемые в бентосе моря. После публикации в 2006 г. цитируемой монографии список микрофитобентоса Чёрного моря был значительно переработан и дополнен 55 таксонами (Приложение 1, 2).

При анализе таксономической структуры микрофитобентоса Чёрного моря (Приложение 1) использованы различные классификационные системы, принятые ранее, с внесёнными изменениями и дополнениями современных авторов, опубликованными в статьях, монографиях и справочниках. Для диатомовых водорослей использована в основном система Ф. Раунда с соавторами (Round et al., 1990), а также работы, включающие изменения и дополнения по отдельным таксонам водорослей (Cox, 1975a, b, 1977b, 1981, 1983a, b, 1988, 1990; Paddock, Sims, 1980; Witkowski et al., 2000; Бухтиярова, 2007; Levkov, 2009), для динофитовых (Коновалова, 1998), зелёных микроводорослей (Царенко, 1990, 2000; Царенко, Петлеванный, 2001) и прочих водорослей (Identifying..., 1997; European ..., 2001; Algae of Ukraine, 2006, 2009), а также для цианобактерий (Komárek, Anagnostidis, 1986; Anagnostidis, Komárek, 1988; Anagnostidis, 2001) с учётом Международной альгобазы (www.algaebase.org) (Приложение 1).

В результате ревизии списков микроводорослей Чёрного и Азовского морей автором выполнены новые комбинации в названии 35 таксонов из 19 родов диатомовых водорослей, одного вида динофитовых и двух видов цианобактерий.

Список новых комбинаций таксонов, выполненных автором

BACILLARIOPHYTA

Ardissonaea brockmannii (Hust.) L.I. Ryab. 2006

A. superba (Kütz.) L.I. Ryab. 2009

Bennettella ceticola (Nelson et Bennett) Holmes var. *subsalina* (Proschk.-Lavr.)

L.I. Ryab. 2011

Craticula halophila var. *convergens* (Proschk.-Lavr.) L.I. Ryab. 2006
Cyclostephanos dubius var. *romanicus* (Bodeanu) com. nov.
Delphineis surirella var. *australis* (Petit) L.I. Ryab. 2006
Fallacia forcipata var. *punctata* (Cleve) L. I. Ryab. 2011
F. phyllophorae (Gusl.) L.I. Ryab. 2006
F. septifera (Proschk.-Lavr.) L.I. Ryab. 2006
Halamphora coffeiformis var. *tenuissima* (Proschk.-Lavr.) L.I. Ryab. 2011
H. granulata var. *costata* (Proschk.-Lavr.) comb. nov.
H. granulata var. *punctata* Proschk.-Lavr. comb. nov.
H. laevigata var. *provincialis* (Peragallo) comb. nov.
H. eunotia var. *holsatica* (Hust.) comb. nov.
Hyalosynedra laevigata var. *provincialis* (Perag.) L.I. Ryab. 2009
Lyrella clavata f. *elongata* (Perag.) L.I. Ryab. 2006
L. hennedyi f. *cuneata* (A. Schmidt) L.I. Ryab. 2006
L. hennedyi var. *neapolitana* (Cleve) L.I. Ryab. 2006
L. lyra f. *typica* (Hust.) L.I. Ryab. 2006
L. perplexa (H. Perag. et M. Perag.) L.I. Ryab. 2006
Paralia sulcata var. *parva* (C. Mereschk.) L.I. Ryab. 2011
Parlibellus delognei var. *pararhombicus* (Proschk.-Lavr.) L.I. Ryab. 2006
P. delognei var. *remotiva* (Proschk.-Lavr.) L.I. Ryab. 2006
P. hamulifera var. *plicatus* (Grunov) L.I. Ryab. 2006
Petrodictyon gemma var. *reniformis* (Proschk.-Lavr.) L.I. Ryab. 2006
Plagiotropis maxima var. *dubia* (Cleve et Grunov) L.I. Ryab. 2011
Proschkinia complanata L.I. Ryab. 1986
Psammodictyon constrictum f. *parva* (Grunov) L.I. Ryab. 2011
P. panduriforme var. *minor* (Grunov) L.I. Ryab. 2006
Rhoicosphenia abbreviata var. *sessilis* (C. Mereschk.) L.I. Ryab. 2011
Tryblionella punctata var. *aralensis* (Borscov) L.I. Ryab. 2006
T. punctata var. *elongata* (Grunov) L.I. Ryab. 2006
T. punctata var. *minutissima* (Poretzky) L.I. Ryab. 2006
Ulnaria ulna var. *contracta* (Østrup) L.I. Ryab. 2008
Undatella lineolata (Ehrenb.) L.I. Ryab. 2006

DINOPHYTA

Prorocentrum cordatum var. *aralensis* (Kisselev) L. I. Ryab. 2011

CYANOPROKARYOTA

Dolichospermum knipovitschii (Ussaczev) L.I. Ryab. 2011

D. solicola (Kondr.) L.I. Ryab. 2011

В настоящее время список микрофитобентоса Чёрного моря включает 1025 видов и внутривидовых таксонов (ввт), относящихся к 8 отделам, 18 классам, 63 порядкам, 115 семействам, 231 роду и 819 видам и 206 ввт (рис. 15; табл. 3, 4; Приложение 1).

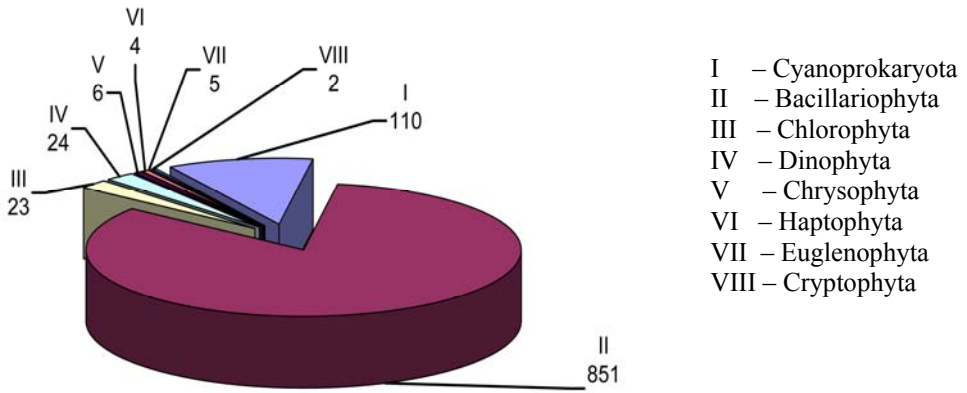


Рис. 15. Количество видов и внутривидовых таксонов микрофитобентоса Чёрного моря

Табл. 3. Таксономическое разнообразие микрофитобентоса Чёрного моря

Отдел	Класс	Порядок	Семейство	Род	Вид	Всего таксонов
Цианопрокариота	4	9	14	40	94	110
Bacillariophyta	3	33	65	139	661	851
Chlorophyta	3	6	17	22	23	23
Dinophyta	1	5	8	13	24	24
Chrysophyta	3	3	5	6	6	6
Нартопхита	2	4	4	4	4	4
Euglenophyta	1	2	2	3	5	5
Cryptophyta	1	1	2	2	2	2
Всего:	18	63	115	231	818	1025

Табл. 4. Родовое обилие микрофитобентоса Чёрного моря

Отдел	Класс	Порядок	Семейство	Род	<i>n</i> *
Bacillariophyta	Bacillariophyceae	Thalassiosiphysales	Catenulaceae	<i>Nitzschia</i>	69
«	«	Bacillariales	Bacillariaceae	<i>Navicula</i>	66
«	«	Naviculales	Naviculaceae	<i>Amphora</i>	40
«	«	«	Diploneidaceae	<i>Diploneis</i>	34
«	«	Achnanthales	Cocconeidaceae	<i>Cocconeis</i>	32
«	«	«	Achnanthaceae	<i>Mastogloia</i>	28
Цианопрокариота	Hormogoniophyceae	Hormogonales	Scytonemataceae	<i>Calothrix</i>	13
«	«	Oscillatoriales	Oscillatoriaceae	<i>Phormidium</i>	9
«	«	«	«	<i>Leptolyngbya</i>	8
Dinophyta	Dinophyceae	Procentrales	Procentraceae	<i>Prorocentrum</i>	7

П р и м е ч а н и е. (* *n*) – количество видов и внутривидовых таксонов (ввт).

Более 130 таксонов водорослей являются массовыми и широко встречаются вдоль всего побережья Чёрного моря (Рябушко, 2006). Общих номенклатурных единиц для украинского и болгарского побережья выявлено более 220, украинского и румынского – более 330. Сравнение систематического состава микроводорослей бентоса румынского и украинского секторов Чёрного моря, как наиболее изученных регио-

нов, показало достаточно высокое сходство флор и количества обнаруженных таксонов (табл. 5).

Табл. 5. Систематические группы водорослей микрофитобентоса украинского и румынского секторов Чёрного моря

Отделы водорослей	Украина ** (из: Рябушко, 2006)	Румыния * / ** (из: * Bodeanu, 1987–1988; ** Рябушко, 2006)
Суанопрокарыота	101	6 / 6
Vacillariophyta	661	404 / 353
Chlorophyta	14	6 / 8
Chrysophyta	6	6 / 6
Dinophyta	14	17 / 14
Euglenophyta	2	1**
Cryptophyta	2	-
Всего:	812 **	440 * / 388 **

И всё же тот факт, что водоросли микрофитобентоса акваторий причерноморских стран изучены неравномерно и недостаточно полно, нашло своё отражение в количестве обнаруженных видов по секторам моря: в Украине зарегистрировано более 800 видов и ввт микроводорослей, Румынии – 388 (440), России – 370, Болгарии – 285, Турции – 141, Грузии – 55 (Bodeanu, 1987–1988; Koray, 1999; Black Sea..., 1997, 1998a – d).

Обобщение литературных данных по микроводорослям бентоса Чёрного моря показало, что сравнительный анализ межрегиональных флор возможен только для наиболее исследованных участков моря, каковыми являются украинский, российский, болгарский и румынский секторы. В чек-лист микрофитобентоса Чёрного моря были включены типично бентосные виды из сводок по фитопланктону по малоизученным грузинскому и турецкому секторам моря, явно случайно отмеченные авторами в планктоне этих регионов.

Микрофитобентос региональных зон Чёрного моря

Микроводоросли бентоса прибрежной зоны Чёрного моря исследовались нами в течение 20-летнего периода (1987 – 2008 гг.) в разных акваториях Крыма (бухты Казачья, Круглая, Карантинная, Мартынова, Севастопольская, Стрелецкая, Матюшенко, Круглая, Балаклавская, мысы Песочный, Ая и Фиолент, Феодосийский и Каламитский заливы, Карадаг), у кавказского побережья и на Филлофорном поле Зернова в разных экотопах моря: эпилитоне, эпифитоне, перифитоне и эпизооне, более фрагментарно – в рыхлых грунтах на глубинах от 0 до 60 м.

Крымское побережье. В бентосе этого региона нами обнаружено 344 вида, разновидностей и форм микроводорослей (Приложение 3), из них 81 впервые указан для бентоса и 67 являются новыми для моря, в том числе отмечено 48 видов и ввт Vacillariophyta (см. ниже).

Bacillariophyta

- Achnathes septata* A. Cleve *
Amphora helensis Giffen
Anomoeoneis sculpta (Ehrenb.) Cleve *
Ardissonea robusta (Ralfs ex Pritch.) De Not. *
A. superba (Kütz.) L.I. Ryab. *
Biddulphia obtusa (Kütz.) Ralfs et Pritch. *
Cocconeis costata Gregory *
C. engelbrechtii B.J. Cholnoky *
C. kamchatkiensis Mann *
C. pediculus Ehrenb. *
C. speciosa Gregory *
C. scutellum var. *ornata* Grunov *
Ctenophora pulchella (Ralfs ex Kütz.) Williams et Round *
D. parma Cleve *
D. subcincta (A. Schmidt) Cleve *
Fallacia subforcipata (Hust.) D.G. Mann *
Fragilaria striatula Lyngb. *
Grammatophora spinosa Proschk.-Lavr. *
Gomphonemopsis pseudexigua (Simonsen) Medlin *
G. prolongatum var. *closterioides* (Grunov) Cleve *
Haslea crystallina (Hust.) Simonsen 1974 *
Lyrella circumsecta (Grunov ex A. Schmidt) D.G. Mann *
L. perplexa (H. Perag. et M. Perag.) L.I. Ryab. *
Navicula ammophila var. *intermedia* Grunov *
N. perrhombus Hust. *
N. bottnica Grunov *
N. menisculus Schum. *
Neosynedra provincialis (Grunov) Williams et Round *
Nitzschia palea var. *tenuirostris* Grunov *
N. rectilonga Takano 1983 *
Pauliella taeniata (Grunov) Round et P.W. Basson *
Placoneis climentis (Grunov) E.J. Cox *
Plagiogramma staurophorum (Gregory) Heib. *
Plagiotropis gibberula Grunov 1880 *
Planothidium hauckianum (Grunov) Round & Bukhtiyarova *
Proschkinia complanata L.I. Ryab. *
Pleurosigma obscurum W. Smith *
Psammodictyon panduriforme var. *continua* (Grunov) Snoeijis *
Pseudo-nitzschia calliantha Lundholm, Moestrup et Hasle *
Rhabdonema arcuatum var. *ventricosum* A. Cleve *
Rhoicosphenia pullus M. Schmidt *
Scoliolepora westii (W. Smith) Grunov *
Seminavis ventricosa (Gregory) M.Garcia-Baptista *
Tabellaria flocculosa (Roth) Kütz. *
Triceratium reticulum Ehrenb. *
Tryblionella marginulata f. *minuta* (Grunov) M. Poulin *
Undatella quadrata (Bréb. ex Kütz.) T.B.B. Paddock et P.A. Sims *

Cryptophyta

- Hillea fusiformis* (Schiller) Schiller *

Cryptomonas erosa Ehrenb.*

Chrysopyta

Chrysomeoba radians G.A. Klebs *

Chrysoglena verrucosa Wislouch *

Haptophyta

Emiliana huxleyi (Lohm.) Hay et Mohler

Oolithotus fragilis (Lohm.) Martin et O.F. Müll.

Euglenophyta

Trachelomonas caudata (Ehrenb.) Stein *

T. volvocina var. *papillata* Lemm. *

Dinophyta

Amphidinium operculatum Clap. et Lachm.

Noctiluca scintillans (Macart.) Kof. et Swezy

Peridiniopsis thompsonii (Thompson) Bour.

Prorocentrum compressum (Bailey) Abé ex Dodge

P. cordatum (Ostenf.) Dodge

P. gracile Schütt

P. lima (Ehrenb.) Dodge

P. micans Ehrenb.

P. minimum (Pavill.) Schiller

P. vaginula (Stein) Dodge

Protoberidinium brevipes (Paulsen) Balech

Scrippsiella trochoidea

Chlorophyta

Actinochloris sphaerica Korschikov *

Acutodesmus obliquus (Turpin) P. Tsarenko *

Coelastrum microporum Nägeli ex A. Braun *

Coenocystis obtusa Korshikov *

Golenkinia radiata Chodat *

Hexasterias problematica Cleve *

Micractinium pusillum Fresen. *

Pyramichlamys vectensis (Kuff.) H. Ettl et O. Ettl *

Raphidocelis rotunda (Korshikov) Marvan et al. *

Selenochloris quadriloba (Korsch.) Ettl *

Synechococcus elongatus (Nägeli) Nägeli *

Cyanoprokaryota

Aphanizomenon flos-aquae (L.) Ralfs *

Pseudanabaena catenata Lauterborn *

Spirulina meneghiniana (Zanardini) Zanardini ex Gomont

(*) – новые таксоны для флоры Чёрного моря.

Все обнаруженные виды относятся к 8 отделам водорослей, принадлежат к 127 родам, в том числе диатомовые – 266 видов и ввт (81 род), зелёные – 17 (16), динофитовые – 14 (6), золотистые – 4 (4), эвгленовые – 3 (1), гаптофитовые – 2 (2), криптофитовые – 2 (2 рода) и синезелёные (цианобактерии) – 21 (14) (Приложение 3).

В зависимости от экотопа, сезона года, глубины обитания микроводорослей выделено 42 вида доминант и субдоминант: зимой – 17, весной – 20, летом – 22, осенью – 21 (табл. 6). Основными доминирующими видами, относящимися к массовым формам с широкой частотой встречаемости на разнообразных субстратах являются следующие диатомовые водоросли: *Achnanthes brevipes*, *A. longipes*, *Seminavis ventricosa*, *Halamphora coffeiformis*, *Amphora hyalina*, *A. proteus*, *Ardissonea baculus*,

A. crystallina, *Berkeleya rutilans*, *Cocconeis costata*, *C. scutellum*, *Cylindrotheca closterium*, *Grammatophora marina*, *Licmophora abbreviata*, *L. dalmatica*, *L. flabellata*, *Navicula ammophila* var. *intermedia*, *N. directa*, *N. pennata* var. *pontica*, *N. ramosissima*, *Nitzschia hybrida* f. *hyalina*, *N. lanceolata*, *N. rupestris*, *Parlibellus delognei*, *Plagiotropis lepidoptera*, *Pleurosigma elongatum*, *Striatella unipunctata*, *Tabularia fasciculata*, *Trachyneis aspera* (табл. 7).

Табл. 6. Количество видов микрофитобентоса, обнаруженных в крымском побережье Чёрного моря в разные сезоны года

Время года	Кол-во доминирующих видов			Всего видов-доминант
	Эпилитон 1988-1989 гг.	Эпифитон 1987-1989 гг.	Эпизоон 1995-1996 гг.	
Зима	15 / 4	47 / 8	77 / 7	17
Весна	12 / 2	43 / 7	74 / 13	20
Лето	12 / 5	45 / 7	72 / 16	22
Осень	17 / 4	55 / 7	66 / 14	21
Всего:	32 / 9	77 / 24	114 / 25	42

Табл. 7. Сезонная встречаемость доминирующих видов микроводорослей в бентосе Чёрного моря у побережья Крыма

Сезон	Доминирующие виды	Эпилитон	Эпифитон	Эпизоон
1	2	3	4	5
Зима	<i>Berkeleya rutilans</i>	+	+	+
	<i>Cocconeis costata</i>	-	+	-
	<i>Entomoneis paludosa</i>	-	+	-
	<i>Gomphonemopsis pseudexigua</i>	+	-	-
	<i>Halamphora coffeiformis</i>	-	-	+
	<i>Licmophora abbreviata</i>	-	-	+
	<i>L. flabellata</i>	-	-	+
	<i>Navicula ramosissima</i>	+	-	-
	<i>N. hybrida</i> f. <i>hyalina</i>	+	+	-
	<i>Nitzschia lanceolata</i>	-	+	-
	<i>N. rupestris</i>	-	-	+
	<i>Striatella unipunctata</i>	-	-	+
	<i>Tabularia fasciculata</i>	-	+	+
	<i>Toxarium undulatum</i>	-	+	-
Весна	<i>Achnanthes brevipes</i>	-	-	+
	<i>A. longipes</i>	-	-	+
	<i>Amphora hyalina</i>	-	-	+
Всего:	17	4	8	7
	<i>Ardissonaea baculus</i>	-	-	+
	<i>Berkeleya rutilans</i>	-	-	+
	<i>Cylindrotheca closterium</i>	-	+	-
	<i>Gyrosigma fasciola</i> var. <i>prolongatum</i>	-	+	-
	<i>G. tenuissimum</i>	-	-	+

Продолж. табл. 7

1	2	3	4	5
	<i>Licmophora abbreviata</i>	+	+	+
	<i>L. flabellata</i>	-	-	+
	<i>Navicula ammophila</i> var. <i>intermedia</i>	-	+	-
	<i>Navicula directa</i>	-	+	-
	<i>Nitzschia hybrida</i> f. <i>hyalina</i>	-	-	+
	<i>N. tenuirostris</i>	+	-	-
	<i>Plagiotropis lepidoptera</i>	-	+	-
	<i>Pleurosigma elongatum</i>	-	-	+
	<i>Striatella unipunctata</i>	-	-	+
	<i>Tabularia fasciculata</i>	-	-	+
Всего:	20	2	7	13
Лето	<i>Achnanthes longipes</i>	-	-	+
	<i>Amphora hyalina</i>	-	-	+
	<i>Seminavis ventricosa</i>	-	-	+
	<i>Bacillaria paxillifera</i>	-	-	+
	<i>B. socialis</i> var. <i>baltica</i>	-	-	-
	<i>Berkeleya rutilans</i>	-	-	+
	<i>Cocconeis costata</i>	-	-	+
	<i>C. scutellum</i>	-	-	-
	<i>Cylindrotheca closterium</i>	-	-	-
	<i>Licmophora dalmatica</i>	-	+	+
	<i>N. ammophila</i> var. <i>intermedia</i>	-	+	+
	<i>N. pennata</i> var. <i>pontica</i>	-	-	+
	<i>N. ramosissima</i>	+	-	-
	<i>Nitzschia rupestris</i>	-	+	+
	<i>Nitzschia tenuirostris</i>	+	-	-
	<i>Parlibellus delognei</i>	-	-	+
	<i>Pleurosigma elongatum</i>	-	+	+
	<i>Striatella unipunctata</i>	-	-	+
	<i>Tabularia fasciculata</i>	-	-	+
	<i>Trachyneis aspera</i>	-	-	+
Всего:	22	4	7	16
Осень	<i>Achnanthes brevipes</i>	-	-	+
	<i>Amphora proteus</i>	-	-	+
	<i>Ardissonaea crystallina</i>	-	+	-
	<i>Bacillaria paxillifera</i>	-	-	+
	<i>Berkeleya rutilans</i>	-	+	+
	<i>Climaconeis inflexa</i>	-	-	+
	<i>Cocconeis scutellum</i>	-	+	-
	<i>Falcula media</i> var. <i>subsalsina</i>	-	-	+
	<i>Grammatophora marina</i>	+	+	-
	<i>Gomphonemopsis exigua</i>	-	+	+
	<i>Gyrosigma tenuissimum</i>	-	-	+
	<i>Halamphora coffeiformis</i>	-	+	-
	<i>Licmophora dalmatica</i>	-	-	+
	<i>Navicula ammophila</i> var. <i>intermedia</i>	-	+	-

Продолж. табл. 7

1	2	3	4	5
	<i>N. ramosissima</i>	+	-	-
	<i>Nitzschia hybrida</i> f. <i>hyalina</i>	+	-	+
	<i>N. rupestris</i>	-	-	+
	<i>N. tenuirostris</i>	+	-	-
	<i>Pleurosigma elongatum</i>	-	-	+
	<i>Striatella unipunctata</i>	-	-	+
	<i>Trachyneis aspera</i>	-	-	+
Всего:	21	4	5	14
Итого:	40	10	22	25

(+) – вид присутствует, (-) – вид отсутствует.

Наибольшее количество видов найдено в зимне-весенний сезон в основном в эпизооне раковин мидии (табл. 7). Колониальные водоросли *B. paxillifera* и *B. socialis* var. *baltica* относятся к бентопланктонным – они обитают и в бентали, и в пелагиали морей. В обоих экотопах отмечены одиночноживущие виды *N. tenuirostris*, *E. paludosa*, *G. pseudexigua*, *G. fasciola* var. *prolongatum*, *G. tenuissimum* и др. Для некоторых видов – *A. baculus*, *A. crystallina*, *T. undulatum*, *F. media* var. *subsalina*, *Cl. inflexa*, *T. insignis*, *F. phyllophorae* – характерно ограниченное локальное местообитание. В январе при температуре воды 7°C на глубине 5 – 7 м на разных видах макрофитов *Cladophora*, *Gracilaria*, *Zostera* отмечено обилие крупноклеточной колониальной диатомеи *T. undulatum*, колонии и одиночные клетки которой доминировали и на талломах зелёной водоросли *Bryopsis plumosa*.

С целью изучения структуры микрофитобентоса и фитопланктона и их взаимного влияния на продукционные характеристики донных сообществ Чёрного моря проведен поиск модельного полигона в разных бухтах Севастополя. В результате наш выбор остановился на участке вблизи плантации по культивированию мидии в Казачьей бухте (табл. 8). Всего здесь выявлено 34 вида диатомовых водорослей, из них наибольшее количество отмечено на раковинах живой мидии – 28 видов, на камнях – 11, на макрофитах – 18 (в том числе на цистозире – 15 видов). Преобладали колонии *Licmophora abbreviata*, *L. flabellata*, *Striatella unipunctata*, *Berkeleya rutilans*, *Tabularia fasciculata*, а также одиночные клетки *Navicula* spp., *Trachyneis aspera*, *Pleurosigma* spp., *Cylindrotheca closterium*. При общем флористическом сходстве состава диатомовых в эпифитоне макрофитов наблюдались отличия по видам-доминантам, характерным для определённой таксономической группы водорослей. Так, в эпифитоне зелёных водорослей-макрофитов доминируют разные виды диатомовых водорослей: на *Ulva prolifera* – *Striatella unipunctata*; *Ulva rigida* – *Tabularia fasciculata* и *Striatella unipunctata*; *Chaetomorpha linum* – *Cocconeis costata*. Эпифитные диатомеи *Cocconeis* наиболее распространены летом на небольших глубинах, предпочитая субстрат с детритом, но более интенсивно заселяют донную растительность (макроводоросли и морские травы).

В эпифитоне красной водоросли *Ceramium rubrum* доминировали *L. flabellata*, *L. abbreviata*; на талломах бурых водорослей *Ectocarpus confervoides* – *S. unipunctata*; в эпифитоне *Cystoseira crinita* отмечено массовое развитие колониальных видов диатомей *Striatella*, *Licmophora*, *Tabularia*, а также «колониальное» поселение одиночноживущей диатомеи *C. costata*.

Табл. 8. Встречаемость диатомовых водорослей на разных субстратах Казачьей бухты (июнь 1995 г., глубина 0,5 м, $t = 21^{\circ}\text{C}$)

Таксон	Тип субстрата							
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
<i>Achnanthes longipes</i>	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>Amphora bigibba</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>A. hyalina</i>	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>A. parvula</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>A. proteus</i>	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Anaulus</i> sp.	-	-	-	+	-	+	-	-
<i>Ardissonea baculus</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Berkeleya rutilans</i>	часто	+	-	субд	-	+	-	-
<i>Cocconeis costata</i>	редко	+	-	+	-	-	+	+
<i>C. scutellum</i>	+	+	-	+	+	+	+	+
<i>Coscinodiscus jonesianus</i>	-	-	-	+	-	-	+	+
<i>Cyclotella</i> sp.	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Cylindrotheca closterium</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Diatoma</i> sp.	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Grammatophora marina</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Gyrosigma tenuissima</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Halamphora coffeiformis</i>	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Hyalodiscus scoticus</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Licmophora abbreviata</i>	много	+	+	+	-	+	+	субд
<i>L. flabellata</i>	много	+	-	+	-	-	кол	кол
<i>Navicula ammophila</i> var. <i>intermedia</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Nitzschia tenuirostris</i>	-	+	-	-	-	-	+	-
<i>Climaconeis inflexa</i>	часто	-	-	-	-	-	-	-
<i>Parlibellus delognei</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Pleurosigma elongatum</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Sriatella delicatula</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>St. unipunctata</i>	много	+	дом	+	кол	дом	дом	-
<i>Tabularia fasciculata</i>	часто	+	-	+	-	-	-	-
<i>T. tabulata</i>	+	+	-	дом	кол	+	дом	кол
<i>Trachyneis aspera</i>	редко	-	-	+	-	-	-	-
<i>Tryblionella constricta</i>	-	-	+	+	-	-	-	-

У словные обозначения. (+) – присутствует; (-) – отсутствует; (дом) – доминирующий; (субд) – субдоминирующий вид; (кол) – колонии; I – камни; II – мидия *Mytilus galloprovincialis*.; бурые водоросли: III – *Ectocarpus confervoides*; IV – *Cystoseira crinita*; зелёные водоросли: V – *Chaetomorpha linum*; VI – *Ulva prolifera*; VII – *Ulva rigida*; VIII – красная водоросль *C. rubrum*.

Возможно, что отдельные виды диатомовых водорослей имеют видоспецифичность или избирательность к типу субстрата, например, к виду макрофита-базифита, или рыхлому грунту.

Так, диатомовая водоросль *Hantzschia marina* (Donkin) Grunov (табл. I, рис. 1 – 7) встречается в основном в песчаном грунте. Морской бореально-тропический вид впервые обнаружен нами в прибрежных песках Феодосийского и Каламитского заливов Чёрного моря соответственно в июне 2001 и 2009 гг. на глубине 0,5 м

(табл. I, рис. 1 – 3). Вид указан в песках бухт Ласпинской в июне 1996 г. и Круглая (Омега) в июле 2004 г. крымского побережья на глубине 1 – 5 м (Неврова, Лях, 2006). Известен в Северном море, у берегов Британии, Испании, Швеции, Финляндии, Гондураса, Китая (Диат. ан., 1950; Donkin, 1858; Van Heurck, 1899; Cleve-Euler, 1953; Hendeу, 1964, 1974; Varela, 1982; Jin et al., 1985; Plante et al. 2010)

Другой вид диатомеи *Toxonidea insignis* Donkin (табл. I, рис. 8) обнаружен нами в июле 1988 г. вместе с *L. abbreviata*, *N. tenuirostris* и *S. unipunctata* в эпифитоне зелёной водоросли *Cladophora albida* в Каламитском заливе (в районе г. Саки, Крым) на глубине 2 м. Этот вид впервые указан для Чёрного моря К. Мережковским (1902), а также отмечен в песках Ласпинской бухты (июнь 1996 г.), бухты Круглая (июль 2004 г.) и акватории г. Анапа (октябрь 1999 г.) на глубинах от 1 до 25 м (Неврова, Лях, 2006). Вид морской бореальный, известен у берегов Ирландии, Великобритании, Шотландии, пролива Ла-Манш, а также в Северном море (Donkin, 1858; Van Heurck, 1899; Hendeу, 1964).

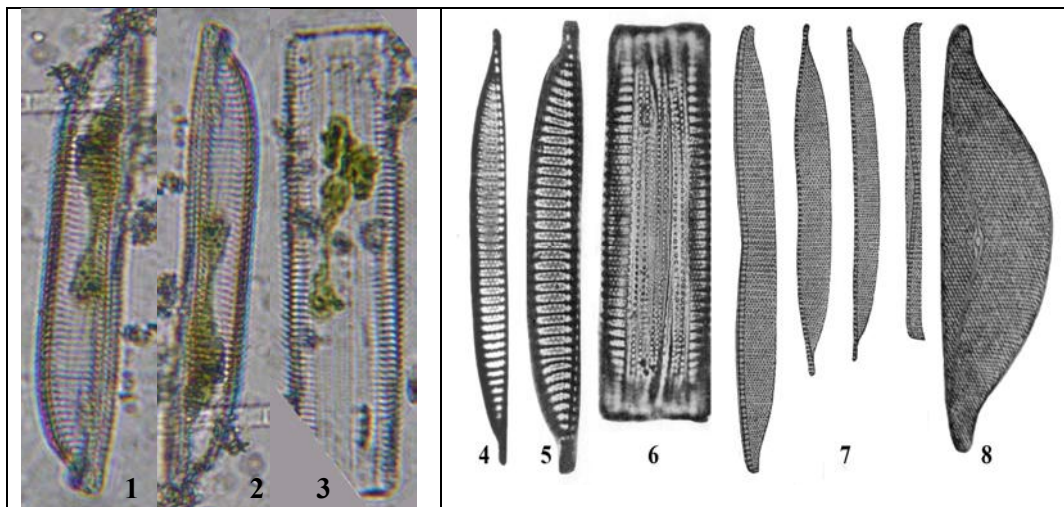


Табл. I, рис. 1 – 8, СМ. Диатомовые водоросли *Hantzschia marina*: вид со створки – 1, 2, вид с пояска – 3 (ориг.); 4 – вид со створки (из: Hendeу, 1964, p. 285, pl. XXXIX, fig. 12); 5 – вид со створки, 6 – вид с пояска (из: Cleve-Euler, 1953, p. 53, tab. 1); 7 – разные ракурсы створок (из: Jin et al., 1985); 8 – *Toxonidea insignis*, вид со створки (из: Van Heurck, 1899, p. 247, fig. 48; pl. 5, fig. 256).

Кавказское побережье. Наши исследования выполнялись у мыса Малый Утриш, в Геленджикской и Голубой бухтах. Подчеркну, что на акватории Малого Утриша отбор проб проводили в районе дельфинария для исследования обрастания кожи дельфинов, содержащихся в неволе, поверхности стенок дельфинария и природных субстратов вблизи дельфинария. Заметим, что микрофитобентос этого региона вдоль кавказского побережья от Батуми до Керченского пролива, включая мыс Утриш (сентябрь 1948 г.), Голубую (сентябрь 1953 г.) и Геленджикскую (июль – август 1957 г.) бухты, исследовался лишь в середине прошлого столетия. Эти данные были обработаны А.И. Прошкиной-Лавренко (1963а) и вошли в её монографию по диатомовым водорослям бентоса Чёрного моря.

Отметим также работу К.М. Чихачёвой (1955), посвящённой изучению биологии диатомовой водоросли *Rhabdonema adriaticum*, изменению её размеров

при размножении. Видовой состав и количественное распределение диатомовых водорослей бентоса Голубой бухты в зависимости от сезона года, типа субстрата и глубины обитания, а также данные по калорийности некоторых видов диатомей и их роли в питании беспозвоночных приведены в статьях Н.С. Гаевской (1954, 1956) и С.Б. Куваевой (1962). К примеру, в мае 1951 г. на глубине от 0,5 до 12 м при изучении питания брюхоногих моллюсков, обитающих в эпифитоне водорослей-макрофитов: цистозиры, энтероморфы и филлофоры, обнаружено 22 вида диатомовых водорослей (табл. 9), которые более интенсивно заселяли цистозиру, филлофору и, в меньшей степени, энтероморфу (Гаевская, 1954).

Табл. 9. Список видового состава микрофитобентоса кавказского побережья Чёрного моря

Виды микроводорослей	Мыс Малый Утриш	Голубая бухта	Геленджикская бухта
1	2	3	4
Bacillariophyta			
<i>Achnanthes brevipes</i>	-	+ *	+
<i>A. longipes</i>	+	* **	+
<i>Amphora caroliniana</i>	+	-	-
<i>A. hyalina</i>	+	-	+
<i>A. parvula</i>	+	+	+
<i>A. terroris</i>	+	-	-
<i>Amphora</i> sp.	-	**	-
<i>Ardissonea baculus</i>	-	*	-
<i>Ar. brockmannii</i>	-	*	-
<i>Ar. crystallina</i>	-	+	-
<i>Berkeleya rutilans</i>	-	+	-
<i>Campylodiscus fastuosus</i>	-	*	-
<i>Cocconeis costata</i>	-	+	+
<i>C. distans</i>	-	+	-
<i>C. maxima</i>	-	-	+
<i>C. scutellum</i> var. <i>scutellum</i>	+	+ * **	+
<i>C. scutellum</i> var. <i>parva</i>	+	+	+
<i>Coscinodiscus jonesianus</i>	-	+	-
<i>Coscinodiscus</i> sp.	-	**	-
<i>Craticula halophila</i> var. <i>convergens</i>	+	-	-
<i>Cyclotella choctawhatcheeana</i>	+	+	+
<i>Cylindrotheca closterium</i>	-	+ **	+
<i>Cymbella</i> sp.	-	-	+
<i>Diploneis</i> sp.	-	**	-
<i>Carinasigma rectum</i>	+	-	-
<i>Entomoneis</i> sp.	-	**	-
<i>Eunotia</i> sp.	-	-	+
<i>Fallacia pygmaea</i>	-	**	-
<i>Fragilariopsis cylindrus</i>	+	-	-
<i>Grammatophora angulosa</i>	+	-	-
<i>Gr. marina</i>	-	* **	-
<i>Gr. serpentina</i>	-	**	-
<i>Leptocylindrus danicus</i>	-	+ **	-
<i>L. minimus</i>	-	-	+

Продолж. табл. 9

1	2	3	4
<i>Hyalodiscus scoticus</i>	+	* **	-
<i>Licmophora abbreviata</i>	-	+* **	+
<i>L. dalmatica</i>	+	+	+
<i>L. ehrenbergii</i>	+	-	-
<i>L. flabellata</i>	+	+	-
<i>L. gracilis</i>	-	+	-
<i>Mastogloia pumila</i>	-	**	+
<i>M. smithii</i>	-	**	-
<i>Melosira moniliformis</i>	+	*	-
<i>Navicula ammophila</i> var. <i>intermedia</i>	+	-	+
<i>N. inflexa</i>	-	*	-
<i>N. pennata</i> var. <i>pontica</i>	+	-	-
<i>N. peregrina</i>	-	**	-
<i>Nitzschia hybrida</i> f. <i>hyalina</i>	-	+	+
<i>N. longissima</i>	-	**	-
<i>N. lorenziana</i>	-	**	-
<i>N. sigma</i>	-	*	-
<i>N. tenuirostris</i>	+	+	+
<i>Parlibellus delognei</i>	+	-	-
<i>Podosira maxima</i>	-	**	-
<i>Plagiotropis lepidoptera</i>	-	*	-
<i>Pleurosigma angulatum</i>	-	**	-
<i>Pl. elongatum</i>	-	+ *	-
<i>Psammodictyon constrictum</i>	-	+* **	-
<i>Rhabdonema adriaticum</i>	-	* **	-
<i>Rhopalodia gibberula</i>	-	**	-
<i>Rh. musculus</i>	-	**	-
<i>Seminavis ventricosa</i>	+	-	+
<i>Skeletonema costatum</i> (споры)	+	-	-
<i>Striatella unipunctata</i>	+	-	+
<i>Surirella fastuosa</i>	-	* **	-
<i>Tabularia fasciculata</i>	+	-	+
<i>T. tabulata</i>	+	+* **	+
<i>Thalassiosira leptopus</i>	-	*	-
<i>Toxarium undulatum</i>	-	*	-
<i>Trachyneis aspera</i>	-	+* **	+
<i>Tryblionella granulata</i>	-	**	-
<i>Tryblionella punctata</i>	-	*	-
<i>Ulnaria ulna</i> var. <i>aequalis</i>	-	**	-
Chrysophyta			
<i>Chrysoglena verrucosa</i>	-	-	+
Haptophyta			
<i>Emiliania huxleyi</i>	-	+	+
Dinophyta			
<i>Peridiniopsis thompsonii</i>	-	-	+
<i>Prorocentrum lima</i>	-	+	+
Chlorophyta			
<i>Chlamidomonas</i> sp.	+	+	+

Продолж. табл. 9

1	2	3	4
<i>Chlorella vulgaris</i>	+	+	+
Euglenophyta			
<i>Trachelomonas volvocina</i> var. <i>papillata</i>	-	-	+
<i>Trachelomonas</i> sp.	-	+	+
Cyanoprokaryota			
<i>Chamaecalyx swirenkoi</i>	-	-	+
<i>Leptolyngbya fontana</i>	-	+	+
<i>Microcystis aeruginosa</i>	-	-	+
<i>Oscillatoria bonnemaisonii</i>	+	+	+
<i>Phormidium hormoides</i>	-	+	+
<i>Ph. nigroviride</i>	-	+	-
Итого:	29	63 (31+)	39

Условные обозначения. (-) – вид отсутствует; (+) – вид найден автором; (*) – виды определены К.И. Мейером в работе Н.С. Гаевской (1954, 1956); (**) – виды указаны С.Б. Куваевой (1962).

Кстати, эти результаты согласуются с нашими данными, полученными при изучении перифитона экспериментальных субстратов на искусственных модулях типа «Cystoseira» и «Enteromorpha», имитирующих соответствующие виды макрофитов (см. гл. 5). Кроме того, установлено, что моллюск *Rissoa splendida* Eichw. в эпифитоне макрофитов предпочтение в питании отдаёт диатомовым, а не многоклеточным водорослям, на которых поселяется (Гаевская, 1954, 1956).

Пищевая калорийность диатомовых водорослей была соизмерима с таковой макрофита-базифита, на котором они обитали (табл. 10). В Голубой бухте в летне-осенний период 1951 – 1952 и октябре 1953 гг. при исследовании фауны зарослей цистозеры было обнаружено 60 видов беспозвоночных животных с биомассой 47,5 г·м⁻² при средней биомассе цистозеры 2,3 кг·м⁻² (Резниченко, 1957).

Табл. 10. Средняя калорийность диатомовых и водорослей-макрофитов на 1 г их сухой массы (из: Гаевская, 1954)

Диатомовые водоросли	Калорийность, кал·г ⁻¹
<i>Tabularia tabulata</i>	1525
<i>Grammatophora marina</i>	1205
<i>Licmophora abbreviata</i>	1040
<i>Rhabdonema adriaticum</i>	1032
Среднее количество:	1200
Водоросли-макрофиты	
Цистозера	3000
Энтероморфа	3000

С июня по октябрь 1953 г. в бухте при изучении видового состава и количественного распределения диатомовых водорослей в зависимости от субстрата (камни, цистозера и падина), сезона года и глубины обитания (0,3 – 8,0 м) обнаружено 29 видов диатомовых водорослей и определена их сырая биомасса в эпифитоне цистозеры и падины (табл. 9, 11) (Куваева, 1962). В цитируемой статье показано, что в зависимости от сезона года меняются виды доминанты и численность.

Летом численность диатомовых водорослей увеличивается с глубиной, но остается ниже, чем осенью. Подобная тенденция отмечена нами и для крымского побережья Чёрного моря, которую можно объяснить интенсивным выеданием микрофитов мальками рыб, крабами и другими гидробионтами мелководья.

Табл. 11. Средняя биомасса диатомовых водорослей ($\text{г}\cdot\text{кг}^{-1}$ сырой массы макрофита) эпифитона *Padina pavonica* и *Cystoseira barbata* (из: Куваева, 1962)

Глубина, м	Субстрат	Месяц				
		июнь	июль	август	сентябрь	октябрь
0,3	<i>Padina pavonica</i>	-	-	5,6	7,5	5,2
0,3	<i>Cystoseira barbata</i>	27,3	4,4	4,7	5,7	3,7
1,0	«-«	9,0	3,7	7,8	10,6	5,0
4,0	«-«	-	-	120,5	371,5	265,1
8,0	«-«	-	-	124,6	626,7	212,5

В сентябре в эпифитоне макрофитов численность крупноклеточной диатомеи *Rhabdonema adriaticum* – доминанта сообщества, достигала $6,6$ млрд кл. $\cdot\text{л}^{-1}$, а биомасса – 90 % от общей массы эпифитных микрофитов, причём на глубине 4,0 и 8,0 м количественные показатели диатомовых выше, чем на малых глубинах.

В последнее время исследования микрофитобентоса кавказского побережья Чёрного моря проводятся не только в Геленджикской и Голубой бухтах, но и в районе Архипо-Осиповки Геленджикского курорта (Сапожников, 2001, 2002, 2003). По собственным и литературным данным, в районе кавказского побережья Чёрного моря зарегистрировано 99 видов микроводорослей, в том числе 85 видов диатомовых (см. Приложение 3), из них у мыса Малый Утриш, Голубой и Геленджикской бухтах отмечено 87 видов и ввт микроводорослей, включая 73 вида диатомовых (табл. 9). В летне-осенний период нами обнаружен 61 вид микроводорослей, из них в районе Малого Утриша – 29, в Голубой бухте – 31, Геленджикской бухте – 37 видов (табл. 9). В микрофитобентосе двух бухт указано 49 видов, из них 22 общих. Сравнение видового состава водорослей, обнаруженных нами в эпифитоне Малого Утриша и Геленджикской бухты, показало близкое сходство флор между собой и с крымским побережьем. Несмотря на сходство флористического состава эпифитона и эпифитона акваторий крымского и кавказского побережья (42 общих вида), наблюдались отличия по видам-доминантам, которые менялись в зависимости от сезона года, типа субстрата и района исследования.

По данным ряда авторов (Комаров, Шимкус, 1996; Лукашов, Шендеров, 1996; Овчинников и др., 1996; Селифонова, 2012), наиболее глубокий экологический кризис испытывают акватории мелководных Новороссийской и Геленджикской бухт, которые подвергаются сильному антропогенному воздействию. Отмечено, что в весенне-летний сезон прибрежные акватории северо-западной части, прикерченского района и кавказского побережья Чёрного моря соответствуют эвтрофному, а иногда гипертрофному статусу вод, который превышает уровень загрязнения открытых вод Чёрного моря (Сорокин и др., 1996).

Достаточно неблагоприятная гидрохимическая обстановка складывалась и в районе городских пляжей Геленджика и устья реки Су-Арен, где нами в основном был проведен отбор проб микрофитобентоса. Этому способствует расширение в

Геленджикской бухте береговой полосы городских песчаных пляжей, искусственно созданных ещё в 80-е годы XX ст.

В 90-е годы в районе пляжей Севастополя, Ялты и Геленджика летняя экологическая обстановка имела много общих черт. Вдоль черноморского побережья наблюдалось массовое развитие нитчатых зелёных водорослей *Cladophora*, *Chaetomorpha*, *Ulothrix*, а также доминировали гетеротрофные диатомеи *Nitzschia tenuirostris*, *Tabularia tabulata*, *Licmophora abbreviata*, *Striatella unipunctata* – типичные представители эвтрофных вод Чёрного моря, предпочитающие воду, обогащённую органическим веществом. Несмотря на то, что в последние годы на Геленджикском курорте начали внедрять новые технологии по реконструкции старых очистных сооружений, санитарное состояние бухты, судя по составу микрофитобентоса, по-прежнему остается крайне критическим.

При исследовании микрофитобентоса прибрежных грунтов (песок, галька) летом и осенью 1992 г. в Голубой бухте отмечалось небольшое количество водорослей (табл. 9), что, вероятно, объясняется не только сильным прибоем, поскольку при активном движении воды происходит перетираание песка и гальки, препятствующее прикреплению диатомовых водорослей к субстрату, но и отсутствием макрофитного звена. Кроме того, в последние годы в этом районе значительно увеличилась антропогенная нагрузка на узкую полосу пляжей, что могло не только вызвать почти полное исчезновение водорослей-макрофитов, но и повлиять на видовой состав донных микроводорослей, которые используют их в качестве субстрата для своего поселения.

В Геленджикской и Голубой бухтах в августе 2008 г. при температуре воды 25 – 27°C отмечен скудный видовой состав диатомовых, но увеличение встречаемости цианобактерий и пресноводных видов эвгленовых, указывающих на усиление эвтрофирования в районе пляжей за счёт коммунальных сбросов и речных стоков. Возможно, этому предшествовали интенсивные дожди и таяние снегов с выносом большого количества терригенного материала по всему черноморскому побережью Кавказа весной 2008 г. (Ясакова, Бердников, 2008), что, по мнению авторов, стало причиной «цветения» воды в море, вызванного массовым развитием планктонной гетеротрофной динофитовой водоросли *Scrpsiella trochoidea*.

Филлофорное поле Зернова – северо-западный регион Чёрного моря, названный Филлофорным полем Зернова в честь его первооткрывателя. В 1908 г. С. А. Зерновым был обнаружен своеобразный биоценоз с руководящей формой филлофоры, занимающий площадь около 10 тыс. км² (Зернов, 1909). Как отмечала Н.В. Морозова-Водяницкая (1948б), это поле относится к достопримечательностям Чёрного моря. Позже были уточнены границы поля Зернова. В 1951 – 1952 гг. его площадь составляла 14 850 км² (Щапова, 1954), а в 1964 г. – 10925 км² (Калугина-Гутник, Лачко, 1966). В то время общий запас филлофор насчитывал более 10 млн т (Миничева, 2007). В этом регионе в разные годы были проведены комплексные исследования состояния биоценозов филлофор, гидрологических и гидрохимических характеристик мест их обитания, а также микробиологические исследования воды и донных осадков, микроводорослей грунтов, эпифитона филлофор и сопутствующих им водорослей-макрофитов (Калугина-Гутник, Лачко, 1966; Каменир, 1981; Зайцев и др., 1988; Лебедь, 1989; Рябушко, 1991б, 2009; Беляев, 1993; Калугина-Гутник, Евстигнеева, 1993а, б; Пархоменко, Ковальчук, 1993; Ryabushko, 1999а, б; Строганов, Гордеева, 2000; Зайцев и др., 2006; Миничева,

2007). За более чем 100-летний период после открытия Филлофорного поля его площадь значительно сократилась и в настоящее время этот регион является зоной экологического бедствия. Его рассматривают как индикатор состояния экосистемы северо-западной части Чёрного моря (Катуков, 1983). Сообщества филлофор интенсивно замещаются ничтожными водорослями, экологическая активность которых по показателям их удельной поверхности в 10 – 40 раз выше, чем у филлофор (Миничева, 2007).

По данным микробиологических исследований, микрофлора грунтов, представленных в этом регионе мелким песком с примесью ила или ракушечника, состоит из сапрофитных организмов, численность которых (10^6 кл. г⁻¹) на 2 порядка выше, чем в придонном слое воды (Лебедь, 1989). Кроме того, в осадках обнаружены высокие величины (10^5 кл. г⁻¹) липолитических микроорганизмов, свойственных закрытым загрязненным бухтам. Вероятно, подобное положение связано с влиянием крупных рек, несущих промышленные стоки в северо-западную часть моря. Наличие богатой аэробной и анаэробной микрофлоры разных физиологических групп, в т. ч. жизнеспособных бактерий, указывает на наличие различных органических соединений и интенсивность микробиологических процессов в этом регионе. Развитие анаэробной микрофлоры в донных осадках свидетельствует о создании бескислородных зон, в которых процессы разложения ОВ значительно замедляются и могут привести к образованию анаэробных условий (Лебедь, 1989).

Для понимания экологических процессов, происходящих в этом регионе, необходимо было провести целый комплекс исследований биологической составляющей, в том числе микрофитобентоса, который здесь практически не был исследован. Материалом для изучения микрофитобентоса северо-западной части Чёрного моря и в районе Филлофорного поля Зернова послужили водоросли-макрофиты, принадлежащие к отделам Phaeophyta – *Cystoseira crinita*, *Sphacelaria cirrosa*, *Stilophora rhizodes*, Rhodophyta – *Phyllophora crispa*, *Ph. nervosa* f. *nana*, *Ph. truncata*, *Ph. pseudoceranoides*, *Polysiphonia elongata* и Chlorophyta – 1 вид, а также илисто-песчаный грунт, глинистый, ил с запахом сероводорода, камни, обросшие мшанками, губками, *Lithothamnion*, а также раковины мертвых и живых мидий, рапан (см. гл. 3).

В общей программе морских экспедиций основными объектами по исследованию фитобентоса поля Зернова были водоросли-макрофиты, поэтому основное внимание уделялось изучению микроэпифитона филлофор и сопутствующих им водорослей. За период двух экспедиций (июль – август 1989 и сентябрь – октябрь 1990 гг.) в эпифитоне филлофоры *Phyllophora crispa* зарегистрирован 61 вид и ввт диатомовых, у другого вида *Ph. truncata* – 58. Для обоих видов водорослей отмечено 42 общих вида, из них летом – 32 вида, а осенью – 10, что свидетельствует об отсутствии избирательности у диатомей к этим видам филлофор. В эпифитоне *Ph. nervosa* f. *nana* найдено 10 видов, *Ph. pseudoceranoides* – 1, *Polysiphonia oblongata* – 14, на прочих субстратах – 66 таксонов, из них на раковинах мидий – 15, рапан – 3. В июле – августе 1989 г. на 34 станциях и трёх разрезах (рис. 16, 17) найдено 95 видов и ввт микроводорослей, из них 91 – диатомовых, представленных 42 родами. Максимальное количество видов диатомовых водорослей ($n=20$) отмечено в июле на глубине 24 м при солёности 17,90 ‰, температуре 14,5°C и небольшой прозрачности (3 м) воды в море (рис. 16, 17). Преобладали бентосные виды диатомовых родов *Nitzschia* – 67 %, *Diploneis* – 37 %, *Cocconeis* и *Amphora* – по 33 % (табл. 12).

В местах повышенной концентрации биогенных элементов и, прежде всего, азота и фосфора в районе поля Зернова на поверхности талломов водорослей-макрофитов отмечено заметное увеличение количества видов диатомовых. В августе наибольшее их количество ($n = 28$) зарегистрировано в эпифитоне макрофитов на ст. № 4 (рис. 18).

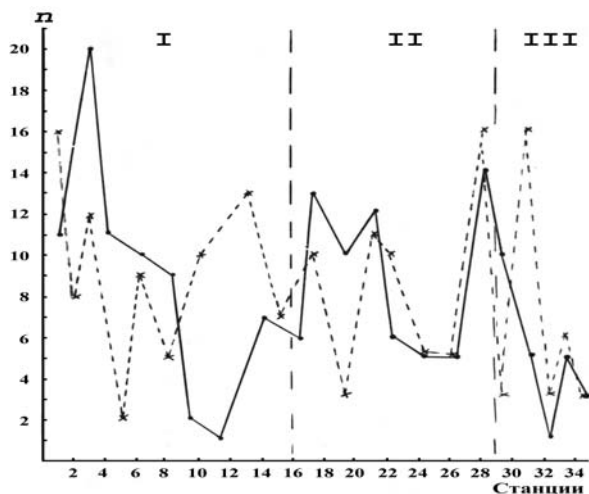


Рис. 16. Количество видов (n) диатомовых водорослей эпифитона макрофитов (сплошная линия) и прочих субстратов (пунктирная линия) Филлофорного поля Зернова в июле 1989 г. (I, II, III — гидробиологические разрезы)

Анализ видового состава диатомовых эпифитона макрофитов и поверхности разнообразных грунтов этого региона показал, что в целом диатомовые предпочитают и интенсивнее заселяют макроводоросли, чем иные субстраты, что характерно как для мелководных, так и глубоководных участков моря. Во всех пробах бентоса и фитопланктона Филлофорного поля Зернова преобладала планктонная диатомея *P. calvar-avis*, достигающая интенсивного развития в море осенью. У болгарских берегов вид отмечен в массе, образуя «цветение» воды (Петрова, 1960). Н.В. Морозова-Водяницкая (1954) также отмечала максимальный расцвет этого вида осенью в планктоне Чёрного моря. Кстати, *P. calcar-avis* преобладала по численности и биомассе в фитопланктоне Казачьей бухты при температуре воды от 19 до 24°C (Рябушко, Рябушко, 2001). После летне-осенней массовой вегетации клетки этого вида оседают на дно и их часто регистрируют в бентосных пробах.

Наибольшее количество видов (26) диатомовых водорослей и их численность ($3,48 \cdot 10^3$ кл/см²) при доминировании *Navicula directa* ($N = 2,19 \cdot 10^3$ кл/см²) отмечены в осенних сборах в ценозе *Ph. truncata* + *Ph. crispa* (ст. № 47') на глубине 23 м при температуре воды 10,8°C, солёности 17,48 ‰ и прозрачности воды 2,3 м (рис. 18), содержании фосфатов 86 мкг·л⁻¹ и нитратов 13 мкг·л⁻¹. Все виды диатомовых водорослей в эпифитоне филлофор представлены в основном живыми клетками, численность которых осенью была в 3 раза выше, чем летом.

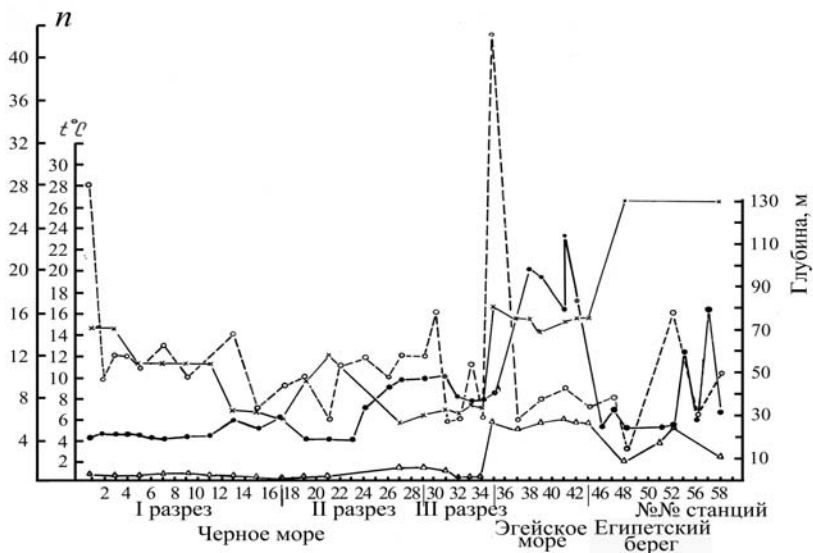


Рис. 17. Распределение количества видов ($n - \circ$) микроводорослей в бентосе Филлофорного поля Зернова, Эгейского моря и восточной части Средиземного моря в июле-августе 1989 г. в зависимости от глубины (x), температуры (\bullet) и прозрачности воды (Δ) по диску Секки

Табл. 12. Встречаемость (%) массовых видов диатомовых водорослей в бентосе Филлофорного поля Зернова летом 1989 и осенью 1990 г.

Таксон	Встречаемость	
	1989 г.	1990 г.
1	2	3
<i>Amphora proteus</i>	33,0	49,0
<i>Amphora</i> spp.	43,0	21,0
<i>Cocconeis costata</i>	30,0	21,0
<i>C. scutellum</i>	33,0	10,0
<i>Cocconeis</i> sp.	23,0	13,0
<i>Coscinodiscus</i> spp.	7,0	44,0
<i>Cyclotella</i> spp.	33,0	13,0
<i>Diploneis smithii</i>	37,0	51,0
<i>Diploneis</i> spp.	17,0	21,0
<i>Grammatophora marina</i>	27,0	39,0
<i>Halamphora coffeiformis</i>	30,0	46,0
<i>Navicula ramosissima</i>	17,0	28,0
<i>Navicula directa</i>	10,0	49,0
<i>Nitzschia</i> spp.	67,0	59,0
<i>Paralia sulcata</i>	33,0	36,0
<i>Parlibellus delognei</i>	47,0	8,0
<i>Rhabdonema arcuatum</i>	40,0	36,0
<i>Pseudosolenia calvar-avis</i>	53,0	90,0
<i>Tabularia tabulata</i>	10,0	33,0
<i>Thalassiosira</i> spp.	27,0	33,0
<i>Tryblionella acuminata</i>	17,0	31,0

В районе Тендровской косы обнаружен 21 таксон диатомовых водорослей (табл. 13), практически все из них встречались в бентосе поля Зернова. В сентябре в эпифитоне водорослей-макрофитов поля Зернова, включая Тендровскую косу, нами обнаружено 75 видов и ввт микроводорослей, причём более 20 видов относятся к эпифитной флоре, остальные – к планктонным и видам, попавшим на поверхность филлофор при оседании планктона или всплывтии грунтовых форм водорослей, оторвавшихся от субстрата в результате воздействия течений, турбулентного перемешивания и взмучивания грунтов под макрофитами.

Табл. 13. Диатомовые водоросли бентоса Тендровской косы Чёрного моря в сентябре 1990 г. на глубине 13 – 19 м

Таксон	<i>Phyllophora nervosa</i> на раковинах мидии	Чёрный ил с запахом сероводорода
<i>Amphora arcus</i>	–	+
<i>Amphora proteus</i>	+	+
<i>Amphora</i> sp.	–	+
<i>Campylodiscus thuretii</i>	–	+
<i>Diploneis smithii</i>	–	+
<i>Diploneis</i> sp.	+	–
<i>Ditylum brightwellii</i>	–	+
<i>Grammatophora marina</i>	–	+
<i>Lyrella hennedeyii</i>	–	+
<i>Melosira moniliformis</i>	–	+
<i>Navicula directa</i>	+	+
<i>Navicula ramosissima</i>	+	–
<i>Paralia sulcata</i>	–	+
<i>Parlibellus delognei</i>	–	+
<i>Pleurosigma angulatum</i>	–	+
<i>Pseudosolenia calcar-avis</i>	+	+
<i>Tabularia tabulata</i>	–	–
<i>Thalassiosira</i> sp.	–	+
<i>Trachyneis aspera</i>	+	–
<i>Tryblionella acuminata</i>	+	–
<i>T. marginulata</i>	–	+

Диатомовые водоросли – чувствительный и достаточно эффективный показатель экологического состояния морских акваторий. Диатомовый анализ флоры ФПЗ показал, что наиболее благоприятные условия для развития микроводорослей – в его центральной части. Здесь преобладает жизнеспособная альгофлора макро- и микроводорослей, встречаются неразрушенные колонии диатомовых родов *Melosira*, *Navicula*, *Grammatophora*, *Tabularia* и др. Наибольшее количество живых диатомовых водорослей отмечено на ст. №№ 45', 47', 49', 51', 53', 55', 56', а колониальных форм *Navicula*, *Melosira*, *Grammatophora*, *Tabularia* и др. – на ст. №№ 7', 9', 13', 30', 42', 43'.

Минимальное обилие видов обнаружено на станциях №№ 11', 15', 24', 34', 38', 40' (рис. 18). Отмечено большое разнообразие планктонных и бентопланктонных форм родов *Coscinodiscus*, *Thalassiosira*, *Melosira*, *Paralia*, *Cyclotella*, *Anotoeoneis* и др. (Приложение 4). Осенью доля центральных диатомей увеличивается в 1,4 раза.

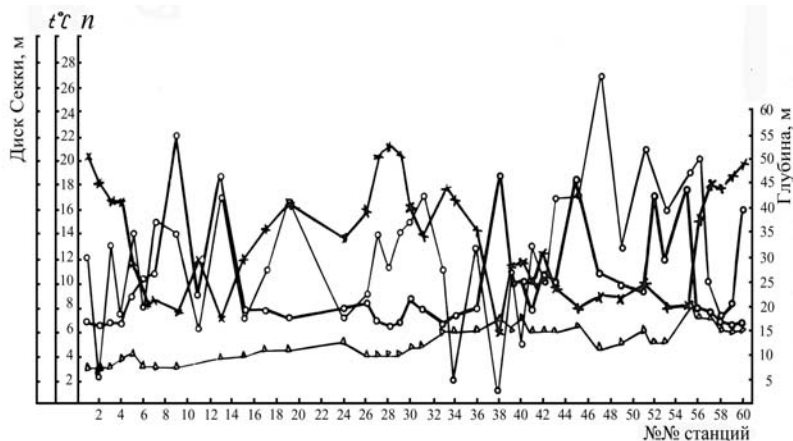


Рис. 18. Распределение числа видов (n – °) диатомовых водорослей в бентосе Филлофорного поля Зернова в сентябре-октябре 1990 г. в зависимости от глубины (х), температуры (•) и прозрачности воды в море по диску Секки (Δ)

В открытых районах северо-западной части моря летом наблюдается тенденция снижения числа таксонов и численности микроводорослей, а осенью их увеличения. Наибольшее количество живых диатомовых водорослей отмечено на ст. №№ 45', 47', 49', 51', 53', 55', 56', а колониальных форм *Navicula*, *Melosira*, *Grammatophora*, *Tabularia* и др. – на ст. №№ 7', 9', 13', 30', 42', 43'. Наряду с сообществами живых микроводорослей в бентосе Филлофорного поля Зернова отмечены танатоценозы, т. е. скопления мёртвых створок диатомовых.

Известно, что диатомовые илы покрывают большую часть дна Мирового океана. Летом и особенно осенью в районе поля Зернова отмечено значительное присутствие пустых панцирей диатомей (ст. №№ 57', 58', 59'), меньшее качественное и количественное разнообразие видов и преобладание колоний планктонной, токсичной цианобактерии *Aphanizomenon flos-aquae*, вида-индикатора чистоты водоёмов, предпочитающего загрязнённые органическим веществом воды. Этот вид известен в Балтийском, Азовском и Чёрном морях. Летом в фитопланктоне северо-западной части Чёрного моря *A. flos-aquae* достигает максимальной численности – до 34 млн кл·л⁻¹ (Нестерова, 2001). Летом довольно часто наблюдали динофлагелляту *P. cordatum* – индикатора органического загрязнения вод (Эрхард, Сежен, 1984). Водоросль отмечена как в планктоне (ст. № 17), так и на разнообразных субстратах (ст. №№ 13, 15, 17, 19, 31 – 33), однако в августе её появление регистрировали значительно реже и в меньших количествах.

В первый раз «цветение» воды, вызванное развитием некоторых видов фитопланктона, зарегистрировано нами у болгарских берегов в районе мыса Емене (42°41'18"N и 27°52'00"E). На поверхности воды в море наблюдалось множество видимых невооруженным глазом белесых тяжей, так называемый морской «снег». В пробах отмечено массовое скопление планктонных водорослей, в том числе делящихся клеток диатомей *Pseudosolenia calvar-avis* и *Thalassiosira* spp. В августе 1989 г. в районе перехода между станциями (координаты 46°04' N и 31°16' E) во время полного штиля на море зарегистрирован интересный феномен – «красный прилив», вызванный массовым развитием планктонной динофлагелляты *Noctiluca scintillans* (см. гл. 8) и сопутствующих ей других видов микроводорослей (Рябушко, 1991б, 2003б).

Сравнение результатов исследования микрофитобентоса поля Зернова на всех станциях в летне-осенний период показало, что независимо от глубины и типа субстрата прослеживается сходная тенденция в распределении диатомовых водорослей: на макрофитах в подавляющем большинстве встречаются живые диатомеи, а на грунтах преобладают их пустые панцири. Менее всего видов диатомей наблюдалось в траловых сборах с больших глубин. Объяснением этому могут быть две причины. Во-первых, погрешность методики отбора траловых проб, поскольку при подъеме трала с больших глубин к поверхности моря часть смывов микроводорослей с субстратов теряется. Во-вторых, на глубине ниже 30 – 40 м снижается прозрачность воды, а лимитирующим фактором в распределении водорослей являются свет и прозрачность воды, поэтому с глубиной уменьшается количество живых клеток. Обнаружение живых диатомей на глубине 51 м в единичных экземплярах подтвердило данные З.С. Кучеровой (1960) о находках в Чёрном море живых диатомей в обрастании моллюсков и крабов с глубин 45 и 60 м. В своё время нахождение диатомей на этих глубинах вызвало некоторое сомнение у А.И. Прошкиной-Лавренко (1963а).

Осенью освещённость воды у дна здесь изменялась от 15 (ст. № 17') до 4500 лк (ст. № 39') и на станциях поля Зернова при низкой освещённости воды диатомовые водоросли встречались заметно реже и в меньших количествах. В сентябре 1990 г. в экспедиции на НИС «Академик Ковалевский» нами зарегистрированы два крупных «цветения» воды в Чёрном море, в связи с этим были изучены также пробы фитопланктона. В октябре у мыса Калиакра (Болгария) (43°22,2'N и 28°27,1'E) при температуре воды 19,1°C нами вновь было отмечено «цветение» воды, вызванное доминированием диатомей *P. calvar-avis* и динофлагеллят *Prorocentrum micans*, *P. cordatum* и других микроводорослей. В этих же местах наблюдалась высокая концентрация медузы корнерота, или пилемы, а в районе её щупалец отмечены аналогичные белесые тяжи, так называемый «морской снег» как и в море. Микроскопирование тяжей показало, что это – агрегации фитопланктона, их видовой состав был идентичен подобным агрегациям, обнаруженным в Чёрном и Адриатическом морях, которые ранее отмечались многими авторами (Кондратьева, Серебров, 1975; Alldredge, Silver, 1988).

В сентябре – октябре 1990 г. найдено 116 видов и ввт, из них 111 – диатомовых, представленных 44 родами. Преобладали бентосные виды диатомовых водорослей родов *Nitzschia* – 59,0 %, *Diploneis* – 51,0 %, *Amphora* – 49,0 % и *Coscinodiscus* – 44,0 % (табл. 12).

В мае 1993 г. в районе поля Зернова обнаружено 50 видов и ввт диатомовых, которые являются преобладающей группой; среди них пеннатные водоросли составляют 76 %, центрические – 24 %, включающие большей частью планктонные водоросли, осевшие на дно после массового развития.

Всего в северо-западной части Чёрного моря, включая поле Зернова, обнаружен 161 вид и ввт микроводорослей, принадлежащих к отделам Bacillariophyta – 156 таксонов (61 род), Dinophyta – 6 (4 рода), Chrysophyta, Haptophyta – по 1 виду и Cyanoprokaryota – 2 вида (2 рода) (Приложение 4).

Таким образом, несмотря на некоторые различия условий местообитания, видовой спектр микрофитобентоса и состав доминирующих видов в трёх исследованных регионах Чёрного моря (крымское и кавказское побережья, Филлофорное поле Зернова) в одни и те же сезоны года имеют общие черты.

Всего в микрофитобентосе обнаружено 376 видов и ввт водорослей с преобладанием Bacillariophyta (рис. 19, табл. 14), при этом на Филлофорном поле Зернова и в крымском прибрежье найдено 343, в кавказском прибрежье – 99 видов и ввт (Приложение 3).

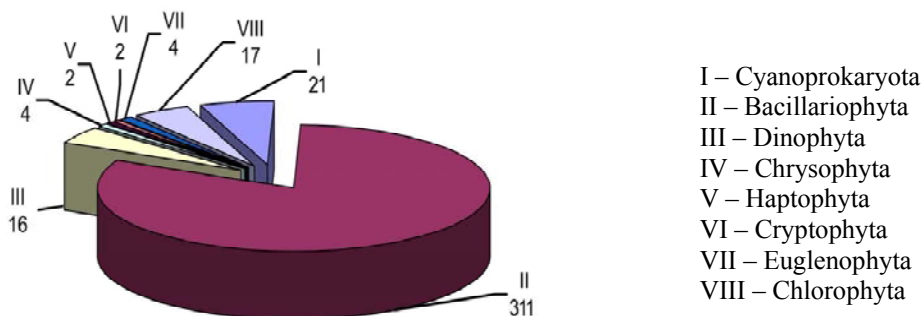


Рис. 19. Количество видов и внутривидовых таксонов микрофитобентоса Филлофорного поля Зернова, крымского и кавказского прибрежья Чёрного моря

Преобладающей группой являются диатомовые, в меньшем количестве отмечены цианобактерии, зелёные, динофитовые и другие микроводоросли (табл. 15). Различные экотопы Чёрного моря: эпифитон водорослей-макрофитов, эпицитон, эпизоон раковин мидии, рыхлые грунты и перифитон антропогенных субстратов представлены разнообразной флорой микроводорослей (табл. 15, Приложение 3).

Родовое обилие микроводорослей включает 139 таксонов и наиболее выражено в группе диатомовых – 90 родов. В остальных группах их значительно меньше (табл. 15; Приложение 3).

Табл. 14. Таксономическая структура микрофитобентоса Чёрного моря по регионам исследования

Регионы	Bacillariophyta	Dinophyta	Chlorophyta	Chrysophyta	Haptophyta	Cryptophyta	Euglenophyta	Cyanoprokaryota	Всего видов и ввт
ФЗП	147	6	–	2	2	–	–	1	156
Крым	258	15	17	4	1	2	3	19	319
Кавказ	85	2	2	1	1	–	2	6	99
Всего:	311	16	17	4	2	2	4	21	377

Табл. 15. Таксономическая структура микрофитобентоса по экотопам Чёрного моря

Экотоп	Bacillariophyta	Dinophyta	Chlorophyta	Chrysophyta	Haptophyta	Cryptophyta	Euglenophyta	Cyanoprokaryota	Всего
Эпифитон	240	7	-	1	2	-	2	7	259
Эпицитон	127	12	16	3	1	1	3	12	175
Перифитон	95	4	3	-	1	-	-	5	108
Эпизоон	130	3	-	-	2	-	-	2	137
Ил+песок+осадок	150	5	1	1	2	1	-	1	161
Итого:	311	16	17	4	2	2	4	21	377

Микрофитобентос восточной части Средиземного моря. Для сравнительного анализа флористического состава и эколого-флористических характеристик микрофитобентоса Средиземноморского бассейна привлечены данные, полученные в морских экспедициях ИнБЮМ в районы Филлофорного поля Зернова Чёрного моря, банок Эгейского моря и египетского побережья Средиземного моря.

Эгейское море. Банки Эгейского моря имеют вулканическое происхождение, а их донное население сравнительно бедно (Маккавеева, 1963). Дно сложено обломками литотамния и покрыто глинистым илом. Отбор проб микрофитобентоса на банках Эгейского моря – Джонстон, Монселл, Стокс, Брукер проводили в июле 1989 и сентябре 1990 гг. в двух экспедициях на НИС «Академик Ковалевский» (см. рис. 11) на глубинах от 37 до 115 м, при температуре 17,1 – 24,2°C, солёности 37,90 – 39,72 ‰ и прозрачности воды 28 – 29,5 м. Исследованы диатомовые водоросли эпифитона 12 видов водорослей-макрофитов из трех отделов: Phaeophyta (4 вида), Rhodophyta (5 видов), Chlorophyta (3 вид), а также грунты и поверхность некоторых гидробионтов (Приложение 4).

Летом на банке Стокс (глубина 85 м) в эпифитоне *Peyssonnelia squamaria* найдено 19 видов диатомовых (табл. 16), но некоторые виды находились в угнетённом состоянии, часто лишены хлоропластов. На банках Монселл и Брукер (глубины соответственно 110 и 115 м) в пробах рыхлого грунта микроводоросли отсутствовали, встречены лишь пустые створки диатомей *Diploneis*, *Lyrella*, *Entomoneis*, *Pleurosigma*, характерные для данного типа субстратов. На глубине 90 – 92 м независимо от методики отбора проб (трал или же дночерпатель) диатомей было крайне мало – 6 видов, причём в основном клетки без хлоропластов.

Более 50 % общего числа видов составляли одиночные подвижные формы диатомовых, что даёт им возможность проникать на значительные глубины. На больших глубинах (до 115 м) донные диатомовые поселяются предпочтительнее на водорослях-макрофитах, чем на грунтах, что характерно и для эпифитона северо-западной части Чёрного моря (Рябушко, 1991а). Большинство диатомовых водорослей – морские формы и потому высокая солёность (33 – 39 ‰) Эгейского моря благоприятна для их обитания в данном водоёме. Кроме того, высокая прозрачность воды до 30 м, по сравнению с Чёрным морем, достаточно оптимальная температура воды в море (до 17°C) способствуют вегетации бентосных диатомовых водорослей и их проникновению на значительные глубины. Здесь на грунтах найдено 15 видов диатомовых. На глубине 80 – 97 м в эпифитоне зелёной водоросли *B. plumosa* (банка Монселл) и красной водоросли *P. squamaria* (банка Брукер) нами отмечено массовое скопление эпибентосных диатомовых водорослей, типичных видов-обрастателей *Licmophora abbreviata*, *Tabularia tabulata* и *Cocconeis scutellum*, характерных для мелководных местообитаний.

В эпифитоне бурых водорослей *Cystoseira spinosa* найдено 11 видов диатомей (9 родов), *Laminaria rodriguezii* – 6 (4 рода), *Halopteris filicina* – 2 (2 рода), в эпифитоне красных водорослей *Lithothamnion* sp. – 7 (4 рода), *Lophosiphonia obscura* – 15 (10 родов); в эпифитоне зелёной водоросли *B. plumosa* зарегистрировано 3 вида (3 рода). В эпифитоне 4-х видов макрофитов зарегистрировано 37 видов диатомовых, из них на талломах бурых водорослей *Sargassum salicifolium* отмечено максимальное обилие форм – 23 вида (16 родов), *Sphacelaria cirrosa* – 6 (5 родов); красных водорослей *Peyssonnelia squamaria* – 19 видов (14 родов), *Vidalia volubilis* – 13 видов (13 родов) (табл. 17).

Табл. 16. Встречаемость донных диатомовых водорослей в эпифитоне водорослей-макрофитов Эгейского моря

Виды диатомовых водорослей	Макрофит-базифит			
	<i>Peyssonnelia squamaria</i>	<i>Vidalia volubilis</i>	<i>Sargassum salicifolium</i>	<i>Sphacelaria cirrosa</i>
1	2	3	4	5
<i>Achnanthes brevipes</i>	-	+	+	-
<i>Amphora hyalina</i>	+	+	+	-
<i>Ardissonea baculus</i>	-	+	+	+
<i>Cocconeis scutellum</i>	+	-	-	-
<i>C. costata</i>	+	+	+	-
<i>Cocconeis</i> sp.	-	-	+	+
<i>Craticula halophila</i>	+	-	-	-
<i>Dimeregramma minor</i>	-	-	+	-
<i>Diploneis</i> sp.	+	-	-	-
<i>Gomphonema acuminatum</i>	+	-	-	-
<i>Carinasigma recta</i>	+	-	+	-
<i>Grammatophora marina</i>	-	+	-	+
<i>Halamphora coffeiformis</i>	+	-	-	-
<i>Licmophora ehrenbergii</i>	+	-	+	-
<i>L. flabellata</i>	-	+	+	+
<i>L. gracilis</i>	-	-	+	+
<i>Mastogloia fibriata</i>	-	+	-	-
<i>Navicula directa</i>	-	-	+	-
<i>N. retusa</i> var. <i>cancellata</i>	+	+	-	-
<i>Navicula</i> sp.	+	-	+	-
<i>Nitzschia distans</i>	+	-	-	-
<i>N. lanceolata</i>	+	-	+	-
<i>N. sigma</i>	-	-	+	-
<i>N. tenuirostris</i>	-	-	+	-
<i>Nitzschia</i> sp.	+	-	+	-
<i>Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima</i>	+	-	+	-
<i>P. seriata</i>	+	-	-	-
<i>Rhaphoneis amphiceros</i>	-	+	-	-
<i>Rhopalodia musculus</i>	-	-	+	-
<i>Seminavis ventricosa</i>	-	+	-	-
<i>Striatella unipunctata</i>	-	-	+	-
<i>Tabularia tabulata</i>	+	-	+	+
<i>Thalassiosira eccentrica</i>	-	+	+	-
<i>Toxarium undulatum</i>	+	+	+	-
<i>Trachyneis aspera</i>	-	+	-	-
<i>Triceratium reticulum</i>	-	-	+	-
<i>Tryblionella marginulata</i>	+	-	-	-
Всего:	19	13	23	6

В целом на банках Эгейского моря обнаружено высокое видовое разнообразие диатомовых водорослей в эпифитоне разных видов водорослей-макрофитов, больше чем на грунтах (табл. II, рис. 1 – 20).

Для сравнения с данными двух экспедиций были исследованы образцы из гербария зелёной водоросли *B. plumosa*, собранной 30 сентября 1988 г. на острове Родос на глубине 0,5 м сотрудницей ИнБЮМ Л.Д. Кулебакиной, любезно предоставленные для обработки. Родос является четвёртым по величине в группе греческих островов Додеканес в Эгейском море. Изначально образцы *B. plumosa* не были предназначены для изучения их обрастания диатомовыми водорослями, поэтому можно допустить, что часть сухой эпифитной массы была утрачена. Однако в размоченной сухой суспензии, снятой с водоросли, нами обнаружено 13 видов диатомовых, микрофотографии некоторых из них были выполнены в электронном сканирующем микроскопе (табл. III, рис. 1 – 6). В целом состав диатомовых водорослей в водах о. Родос: *Achnanthes longipes*, *Amphora proteus*, *Ardissonea fulgens* (Grev.) Grunov, *Cocconeis scutellum*, *Grammatophora angulosa*, *G. marina*, *L. abbreviata*, *Melosira moniliformis*, *T. tabulata*, *Rh. arcuatum*, *Striatella interrupta*, *Navicula* sp., *Nitzschia* sp. был близок к таковому на банке Джонстона. Здесь в сентябре 1990 г. зарегистрирован морской бореально-тропический вид *A. fulgens* (табл. III, рис. 1, 3, 4), ранее не указанный в средиземноморском бассейне, но известный в Чёрном море, в том числе в бентосе Севастопольской бухты, планктоне российских и турецких вод (Рябушко, 2006), а также в водоёмах США (Patrick, Reimer, 1966), у берегов Британии (Smith, 1853), Бразилии (Eskinazi-Leça et al., 2010) и Новой Зеландии (Harper et al., 2012).

Всего в бентосе Эгейского моря нами обнаружено 111 таксонов микроводорослей, относящихся к 52 родам, в том числе 107 видов и ввт Bacillariophyta (49 родов) (Приложение 4).

Интересно было сравнить результаты исследования миробентоса Чёрного и Эгейского морей с данными, полученными для египетского побережья Средиземного моря.

Египетское побережье Средиземного моря. Исследование миробентоса египетского побережья восточной части Средиземного моря проводили в период экспедиции на НИС «Академик Ковалевский» с 20 по 23 июля 1989 г. (см. гл. 3, рис. 7). В районе Порт-Саида нами исследованы глубоководные (от 25 до 80 м) образцы проб при пониженной прозрачности воды в море (9,5 м). Субстратом служили водоросли-макрофиты, камни, тонкозернистый песок с примесью ракушечника, глинистый ил, раковины мёртвых двустворчатых и брюхоногих моллюсков, сердцевидный морской ёж *Echinocardium cordatum* Pennat.

Видовой состав микроводорослей исследован в эпифитоне 5 видов донной растительности (Приложение 4). Всего найдено 46 видов и ввт диатомовых водорослей с преобладанием родов *Amphora* и *Nitzschia* – по 7 видов, *Navicula* – 6 видов и 1 вид динофлагелляты *Prorocentrum cordatum*. В эпифитоне 3-х видов водорослей-макрофитов обнаружено 15 видов диатомовых; на талломах зелёных водорослей *Caulerpa prolifera* встречено 6 видов (5 родов), а *Codium bursa* практически не обрастал водорослями, единично встречен один вид *Navicula* sp.

В эпифитоне бурой водоросли цистозиры *Cystoseira* sp. на глубине 25 м найдено 10 видов диатомей, принадлежащих к 6 родам. На поверхности цветковых молодых растений *Zostera marina* и *Z. noltii* микроводоросли не обнаружены.

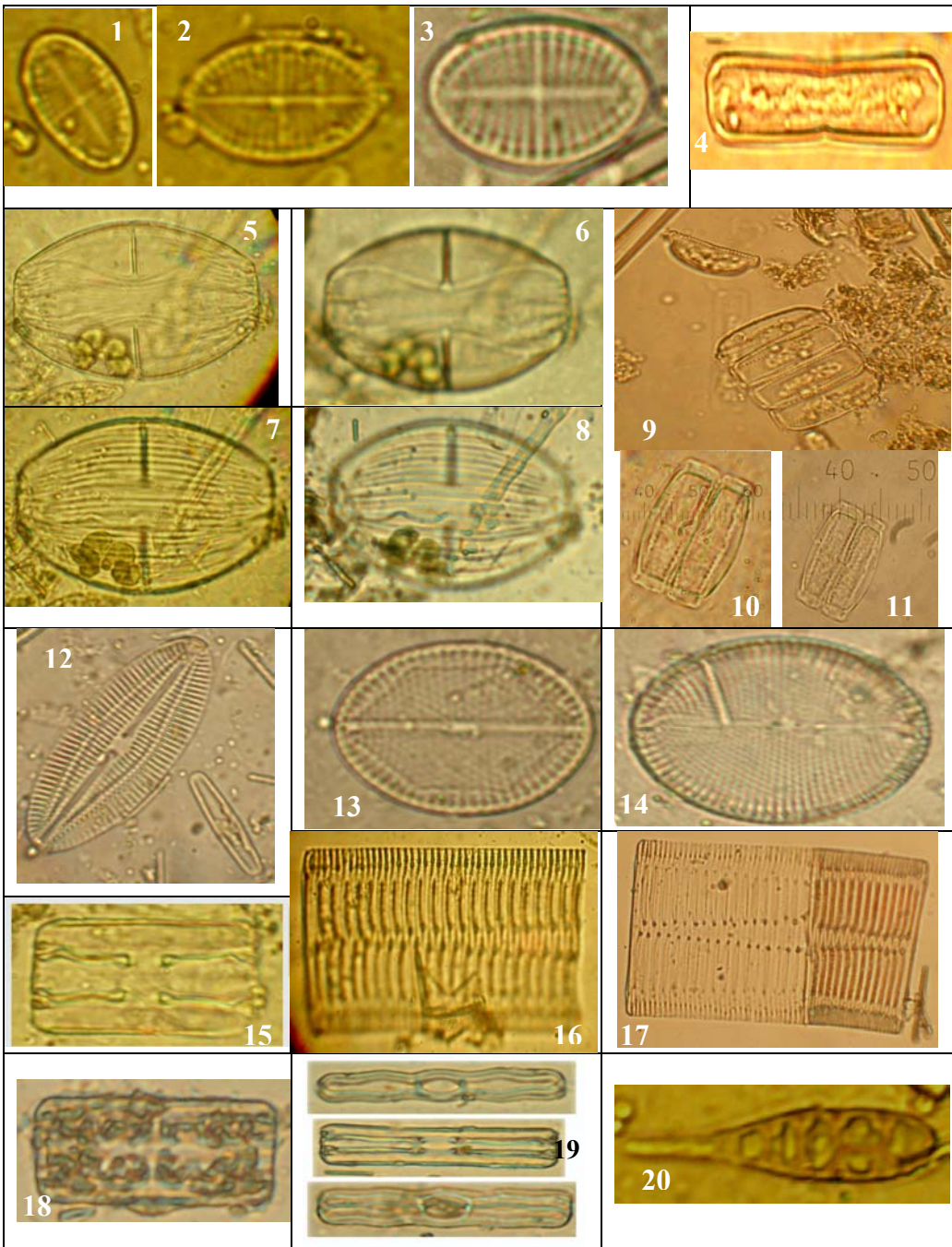


Табл. II, рис. 1 – 20. Диатомовые водоросли: 1 – 3 – *Cocconeis stauroformis*; 4 – *Caloneis liber*; 5 – 8 – *Amphora ostrearia*, вид с брюшной стороны (5, 6), вид со спинной стороны (7, 8); 9 – 11 – *Glyphodesmis distans*; 12 – *Diploneis smithii*; 13 – *Mastogloia fibriata*; 14 – *M. splendida*; 15 – *Grammatophora marina*, вид с пояска; 16, 17 – *Striatella interrupta*, вид панцирей с пояска; 18 – *Gr. serpentina*, вид панциря с пояска; 19 – *Gr. undulata*, вид со створок и с пояска; 20 – цианобактерия *Chamaecalyx swirenkoi* (СМ, ориг.)

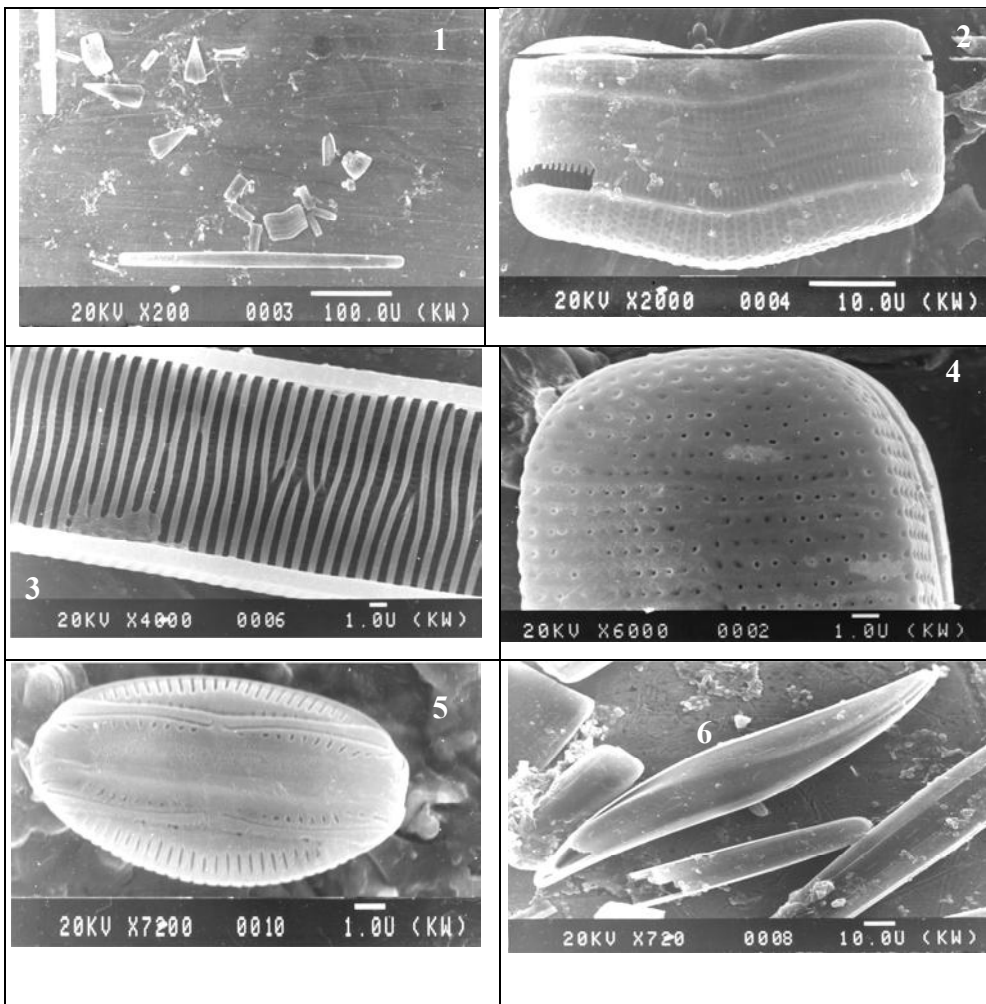


Табл. III, рис. 1 – 6. Диатомовые водоросли эпифитона зелёной водоросли *Bryopsis plumosa* (о. Родос Эгейского моря): 1 – общий вид сообщества: *Licmophora abbreviata*, *Achnanthes longipes*, *Ardissonea fulgens*; 2 – *A. longipes*, вид панциря с пояска; 3 – фрагмент центральной части внутренней створки *A. fulgens*; 4 – вершина фрагмента панциря *A. fulgens*; 5 – *Amphora proteus* var. *oculata* f. *ambigua*; 6 – *Pleurosigma elongatum* (СЭМ, ориг.).

На глубине 60 и 80 м диатомовые практически отсутствовали, а на 25 м их количество заметно возрастало. Это объясняется экологическими условиями сублиторали близ порта Порт-Саид. Солёность воды, близкая к таковой Эгейского моря, достигала 37 ‰, но её прозрачность колебалась от 9,5 до 25 м, из-за высокой мутности, вызванной присутствием взвеси от стока реки Нил. Эти условия отрицательно влияют на видовой состав и количественные характеристики микрофитобентоса этой части моря. В средиземноморских водах близ Порт-Саида в донных осадках песков, илов и глины на глубинах от 0,3 до 16 м А. Залатом (Zalat, 2002) указана довольно богатая и разнообразная диатомовая флора, соответствующая рыхлым грунтам; в 8 пробах им найдено 167 таксонов. Однако при сравнении видового состава диатомовых бентоса глубоководных и мелководных акваторий еги-

петского побережья отмечено 20 общих видов. Разница в составе и количестве видов можно объяснить различиями местообитаний (сезон, глубина, тип субстрата и пр.) и методами отбора проб.

При анализе проб песка и содержимого кишечника сердцевидного морского ежа *Echinocardium cordatum* (Pennant) с глубины 33 м (близ Порт-Саида) нами обнаружено 14 видов (10 родов) микроводорослей с преобладанием диатомей родов *Pleurosigma*, *Lyrella*, *Trachyneis* и др. против 49 видов и ввт диатомовых, обнаруженных в пищевом комке *E. cordatum* из зал. Восток Японского моря (Рябушко, 1986, 1990б). Как отмечено ранее (Рябушко, 1990б), в заливе калорийность и процентное содержание органического углерода на входе кишечника этого вида морского ежа в 4,5 раза выше, чем в песчаном грунте, что указывает на то, что они широко используют виды *Vacillariophyta* в пищу. Заметим, что видовой состав диатомовых пищевого комка морских ежей из Средиземного и Японского морей оказался в большей степени близким между собой, характерный для биотопа песчаных грунтов сравниваемых морей.

Сравнительный анализ флористического состава микроводорослей бентоса Чёрного и Эгейского морей и египетского побережья Средиземного моря

Анализ видового состава микроводорослей из разных географических зон Мирового океана, выполненный одним автором и по единой методике, имеет несомненное преимущество для лучшего понимания морфологических изменений у одних и тех же видов из разных морей и выявления эколого-географических особенностей распределения донных микроводорослей. Нами проведен сравнительный эколого-флористический анализ микроводорослей бентоса трёх морей – Чёрного (ФПЗ), Эгейского и Средиземного. Всего обнаружено 212 видов и ввт микроводорослей, из них 20 не идентифицированы до вида (Приложение 4). Преобладающей группой является *Vacillariophyta* (173 видв и ввт), из них в СЗЧМ найдено 163, Эгейском – 109, египетском секторе – 46. Наибольшее сходство диатомовой флоры отмечено между Чёрным и Эгейским морями (63 %), а между Эгейским морем и египетским сектором восточной части Средиземного моря – 31 %, между тремя морями – 30 %. Несмотря на разные экологические условия морей, выявлена общая тенденция в развитии диатомовой флоры микрофитобентоса. На всех исследованных субстратах преобладают пеннатные диатомовые водоросли (82 % общего количества видов), которые лучше развиваются на макрофитах, чем на других субстратах, при этом процент пустых панцирей диатомей в грунтах более высок по сравнению с эпифитомом водорослей-макрофитов.

Сравнительный анализ флористического состава трёх районов исследования показал, что для них отмечено видовое сходство (30 общих видов), а между Чёрным морем и египетским побережьем Средиземного моря показано наименьшее сходство (4 общих вида). Между Эгейским и Средиземным морями выявлено 42 общих вида, между полем Зернова и банками Эгейского моря – 58. Коэффициент флористического сходства, или общности видов Чекановского-Сёренсена для Чёрного и Эгейского морей, с учётом собственных и литературных данных, составлял 64 %.

В целом, в глубоководных местообитаниях с пониженной прозрачностью воды видовое разнообразие и количественные характеристики микрофитобентоса

снижаются, поэтому массовых скоплений водорослей в открытых водах египетского прибрежья нами не зарегистрировано.

Основными факторами, определяющими качественное и количественное развитие микроводоросей на дне водоёмов, являются температура, освещённость и прозрачность воды, а также характер субстрата, лимитирующие нижнюю границу их распространения. В летний период водные массы исследованных акваторий Чёрного моря состоят из двух слоёв, различающихся по температуре, солёности, рН и насыщению кислородом. В верхнем слое 0 – 15 м содержание нитратов и фосфатов ниже, чем в придонном (Пархоменко, Ковальчук, 1993). Для моря характерна низкая прозрачность воды, а в придонном слое снижение температуры, освещённости, насыщения кислородом, что явно неблагоприятно для жизнедеятельности бентосных организмов.

Диатомовые водоросли обладают широким спектром адаптивных реакций, которые возникают в ответ на изменения основных параметров среды. Отношение диатомей к освещённости, одному из наиболее важных факторов среды для автотрофных организмов, проявляется по-разному. Они способны расти при очень низкой освещённости и в то же время более устойчивы и к относительно высоким ППФ по сравнению с другими водорослями, а интенсивность освещённости влияет как на общую биомассу и плотность эпибентосных диатомей, так и на вертикальную структуру сообществ (Round, 1979; Hudon, Bourget, 1983; Richardson et al., 1983).

В бентосе Филлофорного поля Зерна восточного побережья встречается значительное количество планктонных форм диатомовых и динофитовых водорослей, которые в летне-осенний период достигают своего наибольшего развития, поэтому часть их постепенно оседает на морское дно. Здесь на небольших глубинах планктонные водоросли утилизируются слабее, чем в Эгейском море.

Анализ соотношения количества бесшовных к шовным видам пеннатных диатомовых водорослей, как показателя выживаемости видов в сообществе микрофитобентоса верхней сублиторали моря, показал, что в бентосе морей преобладают шовные водоросли (табл. 17).

Табл. 17. Соотношение шовных (Ш) и бесшовных (Б), колониальных (К) и одиночных (О) диатомовых водорослей (ДВ) в микрофитобентосе верхней сублиторали Чёрного и Эгейского морей

Жизненные формы	Чёрное море (ФПЗ)		Эгейское море	
	Количество форм ДВ			
	Бесшовные	Шовные	Бесшовные	Шовные
Колониальные	16	16	19	6
Одиночные	3	83	4	58
Отношение количества К:О	1 : 4		1 : 4	
Отношение количества Б:Ш	1 : 2		1 : 3,5	
Всего:	19	99	23	64

При заселении субстратов они имеют преимущество перед бесшовными прикрепленными и колониальными формами, поскольку с помощью шовной системы могут передвигаться по субстрату и проникать на значительные глубины. Кроме того, диатомовым водорослям необходима подвижность для достижения оптимальных условий освещения при половом процессе (Baumann, 1981).

Одиночные подвижные формы диатомовых водорослей составляют в Эгейском море более 50 % общего числа видов.

В целом, для всех автотрофов с глубиной характерно сокращение числа видов и численности клеток, но предельные глубины встречаемости у них различаются. В отличие от Чёрного моря, в Эгейском море донные диатомовые водоросли проникают на глубину до 100 м, что связано с большой прозрачностью, высокой температурой и освещённостью воды. На банках Эгейского моря с увеличением глубины значения рН и концентрации кислорода в воде практически не изменяются. В летний сезон концентрации растворённого кислорода имеют малодинамичный характер, но их величины выше в нижнем (75 – 400 м) слое вод по сравнению с верхним горизонтом (Губанов, Рябинин, 1988). Установлено влияние черноморских вод на обогащение фосфатами вод Эгейского моря до глубины 50 м, а также их максимальное влияние на содержание кремния, который, как и рН воды, характеризуется в Эгейском море значительной однородностью (Губанов, Рябинин, 1988). При этом более кислые воды Эгейского моря через Мраморное море и нижнебосфорское течение поступают в Чёрное море. По данным ГОИНа, в поверхностном 100-метровом слое юго-западного района Чёрного моря рН воды составляет 8,42, а для вод Эгейского моря – 8,25.

Взаимный водообмен и влияние гидрохимических показателей двух морей друг на друга оказывают влияние на видовое разнообразие их биоты. В итоге относительно высокие величины рН, прозрачность воды на значительных глубинах, концентрация биогенных элементов, отсутствие дефицита кислорода в придонном слое, в целом характерные для Эгейского моря, создают благоприятные условия для развития здесь бентосных диатомовых. Это, кстати, отражается на величинах первичной продукции. Так, максимальные значения чистой фотосинтеза в Чёрном море установлены для фитопланктона на глубине 1 м, а в Эгейском море – на 25 м (Пархоменко, Ковальчук, 1993).

Как показали наши исследования видового состава микрофитобентоса Чёрного и Эгейского морей, заметную роль в обрастании субстратов играют диатомовые рода *Licmophora* (табл. 18, 19). Виды этого рода являются типичными обрастателями каменистых грунтов и эпифитона донной растительности. На банках Эгейского моря ликмофоры проникают на значительную глубину до 97 м (табл. 18). В Чёрном море отмечено 19 представителей этого рода, в Эгейском море – 17 (табл. 19).

Табл. 18. Встречаемость видов рода *Licmophora* Agardh в эпифитоне макрофитов Эгейского моря в зависимости от некоторых факторов среды

Дата отбора проб	Субстрат	Банки Эгейского моря	Соленость, температура, глубина, прозрачность воды
13.07.1989 г.	<i>Lophosiphonia obscura</i>	Джонстона	38,08 ‰; 16,5°C; 43 м; 28,5 м
«	<i>Sargassum salicifolium</i>	«	«
«	«	«	38,15 ‰; 15,5°C; 90 м; 25,0 м
14.07.1989 г.	<i>Bryopsis plumosa</i>	Монселл	39,72 ‰; 14,2°C; 97 м; 28,5 м
«	<i>Peyssonnelia squamaria</i>	Брукер	38,42 ‰; 15,7°C; 80 м; 29,5 м
16.07.1989 г.	«	Стокс	37,90 ‰; 15,6°C; 85 м; 28 м
14.09.1990 г.	<i>Sargassum salicifolium</i>	Джонстона	39,40 ‰; 17,1°C; 37 м; 27 м
«	<i>Vidalia volubilis</i>	«	«

Табл. 19. Диатомовые рода *Licmophora* C. Agardh Чёрного и Эгейского морей

Таксоны	Чёрное море	Эгейское море
<i>Licmophora abbreviata</i> C. Agardh	+	+
<i>L. communis</i> (Heib.) Grunov	+	+
<i>L. crystallina</i> (Kütz.) Grunov	-	+
<i>L. dalmatica</i> (Kütz.) Grunov	+	+
<i>L. debilis</i> (Kütz.) Grunov	+	+
<i>L. debilis</i> var. <i>levissima</i> Grunov	-	+
<i>L. ehrenbergii</i> (Kütz.) Grunov	+	+
<i>L. flabellata</i> (Carm.) C. Agardh	+	+
<i>L. gracilis</i> (Ehrenb.) Grunov	+	+
<i>L. gracilis</i> var. <i>anglica</i> (Kütz.) H. Perag. et M. Perag.	+	-
<i>L. grandis</i> (Kütz.) Grunov	+	+
<i>L. grandis</i> var. <i>divisa</i> (Kütz.) Grunov	-	+
<i>L. hastata</i> Mereschk.	+	+
<i>L. juergensii</i> C. Agardh	+	+
<i>L. nubecula</i> (Kütz.) Grunov	+	-
<i>L. oedipus</i> (Kütz.) Grunov	+	+
<i>L. oedipus</i> f. <i>elongata</i> V. H.	-	+
<i>L. ovulum</i> Mereschkowsky	+	-
<i>L. paradoxa</i> var. <i>paradoxa</i> (Lyngb.) C. Agardh	+	+
<i>L. paradoxa</i> var. <i>australis</i> (Kütz.) Grun.	-	+
<i>L. paradoxa</i> var. <i>crystallina</i> (Kütz.) Grunov	+	-
<i>L. paradoxa</i> var. <i>tincta</i> (Agardh) Hust.	+	-
<i>L. reinchardii</i> Grunov	+	-
<i>L. subundulata</i> Mereschk.	+	-
Итого:	19	17

Эколого-фитогеографическая характеристика микрофитобентоса морей

Фитогеография водорослей включает изучение особенностей распространения видов и этапы флорогенеза Мирового океана. Географические данные видов и их ареалы являются объективными признаками, которые используются в качестве критерия вида в систематике высших и низших растений (Макарова, 1974). Способность видов к распространению и лимитирующие условия для разных видов неодинаковы, вследствие чего их ареалы различаются по облику и протяженности, поэтому установление географических ареалов играет важную роль в познании их происхождения и экологии. География микроводорослей – сравнительно молодая область альгологии, которая базируется на принципах и методах наземной фито- и зоогеографии (Макарова, 1974; Стрельникова, 1995). Некоторые принципы и схемы зонального фитогеографического районирования Мирового океана даны по водорослям-макрофитам (Зинова, 1962, Калугина-Гутник, 1975; Перестенко, 1982).

Что касается микроводорослей, то географический метод разработан в основном для морского фитопланктона (Сёмина, 1954; Макарова, 1988; Околотков, 2000) и отчасти показан для бентосных диатомовых водорослей Чёрного моря (Гуляков, 2002). Подобными исследованиями морской микрофитобентос в целом не охвачен (Рябушко, 2009), поскольку имеющиеся данные по фитогеографии отдельных

элементов флоры касаются только диатомовых водорослей бентоса морей (Короткевич, 1960; Николаев, 1970а; Караева, 1972; Рябушко, 1986; Гусяков и др., 1992; Bodeanu, 1987–1988).

Географическое распространение бентосных диатомовых водорослей тесно связано с их экологией. Разнообразие экологических и географических условий на протяжении всего ареала вида влияет на его изменчивость, а недостаточная изученность этой изменчивости в границах небольшой акватории или одного водоёма может привести к ошибочному установлению новых видов или внутривидовых таксонов водорослей (Макарова, 1974). В связи с сезонными изменениями факторов среды особи популяции одного и того же вида порою подвержены морфологической изменчивости, что приводит исследователя к преждевременному описанию новых видов, представляющих на самом деле только сезонные формы. Однако эколого-фитогеографический анализ при достаточно точном установлении ареала вида является существенной дополнительной характеристикой конкретно рассматриваемой акватории (водоём в целом, регион, бухта и т. д.). Поэтому в диатомовом анализе характеристике видов по их отношению к фактору солёности, существенно влияющему на формирование флоры морей, а также их распространённости в разных географических зонах Мирового океана уделено основное внимание (Диагн. ан., 1949, 1950; Прошкина-Лавренко, 1953, 1963а, в, 1971; Короткевич, 1960; Николаев, 1970; Караева, 1972; Рябушко, 1986, 2009; Гусяков и др., 1992; Гусяков, 2002; Bodeanu, 1987–1988).

Известно, что многие виды бентосных диатомей имеют высокую температурную и солёностную толерантность, позволяющую им обитать в широком диапазоне факторов среды. Для сравнительного анализа экологической и фитогеографической характеристик мироводорослей Чёрного, Эгейского и египетского побережья Средиземного моря по материалам рейсовых сборов на НИС «Академик Ковалевский» составлен список видов микроводорослей с учётом их распространения в различных географических зонах Мирового океана (Приложение 2, 4). Для этих целей осуществлён критический анализ предыдущих собственных (Рябушко, 1986, 2009) и литературных данных, в которых имелись сведения о географии видов (Косинская, 1948; Диагн. ан., 1950; Прошкина-Лавренко, 1953, 1963а, в; Короткевич, 1960; Николаев, 1970а; Караева, 1972; Царенко, 1990; Гусяков и др., 1992; Коновалова, 1998; Гусяков, 2002; Crosby, Wood, 1959; Wood, 1961; Navarro, 1983; Bodeanu, 1987–1988; Identifying ..., 1997; www.algaebase.org).

Несмотря на пониженную солёность вод Чёрного моря (от 16 до 18 ‰) по сравнению с полносолёными морями, тем не менее здесь представлен широкий спектр экологических групп водорослей (рис. 20, 21). По шкале галобности во флоре микроводорослей Чёрного моря преобладают морские формы (48 ‰), а также солоноватоводные и солоноватоводно-морские (30 ‰), составляющие вместе около 80 ‰ всей черноморской флоры (табл. 20). Основную долю (48 ‰) во флоре моря занимают морские формы, но их процент выше в бухте (59 ‰) и в региональных местообитаниях (57,0 ‰). Различия наблюдаются по видам, принадлежащим к пресноводному и пресноводно-солоноватоводному комплексу Чёрного моря, которые составляют 22 ‰ с большим вкладом пресноводных видов по регионам (15 ‰) и Качьей бухте (4 ‰).

Сравнительный анализ микрофитобентоса Чёрного моря по отношению видов к солёности воды по его региональным (Филлофорное поле Зернова, крымское и кавказское побережья) и локальным районам (Казачья бухта) показал следующее (рис. 20, 21, табл. 20).

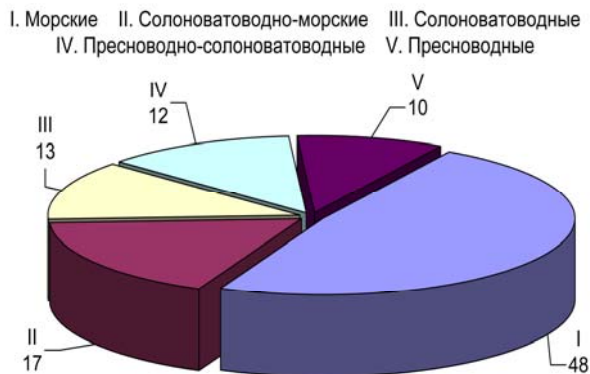


Рис. 20. Экологические группы (%) микрофитобентоса Чёрного моря

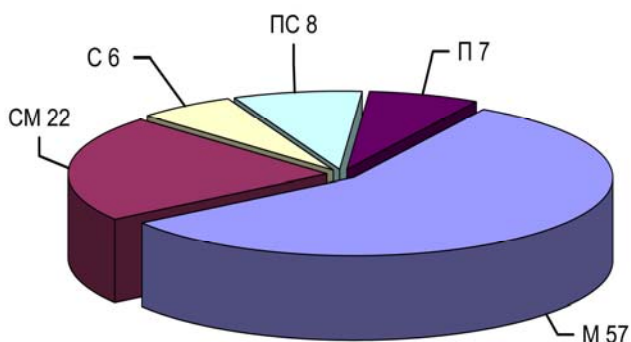


Рис. 21. Экологические группы (%) микрофитобентоса Филлофорного поля Зернова, крымского и кавказского побережья Чёрного моря: М – морские виды, СМ – солонатоводно-морские, П – пресноводные, ПС – пресноводно-солонатоводные виды

Табл. 20. Экологические группы (%) микроводорослей бентоса Чёрного моря

Экологические группы	Чёрное море	Филлофорное поле Зернова, крымское и кавказское побережья	Казачья бухта
Морские	48,0	57,0	59,0
Солоноватоводно-морские	17,0	22,	30,0
Солоноватоводные	13,0	6,0	7,0
Пресноводно-солонатоводные	12,0	8,0	3,0
Пресноводные	10,0	7,0	1,0
Итого:	100	100	100

В северо-западной, наиболее эвтрофированной части моря, в мористых участках устья реки Дунай, а также Днестровского и Днепровско-Бугского лиманов встречаются некоторые виды пресноводного комплекса, для которых солёность черноморской воды слишком высока, но они приспособились к обитанию в распределённой части моря. Здесь отмечены основные «поля» минимальной численности и биомассы диатомовых водорослей (Гусяков, 2002). В прибрежной полосе моря встречаются некоторые пресноводные виды цианобактерий, зелёных, иногда и диатомовых водорослей, характерные для почвенных и континентальных местообитаний. Их появление в прибрежных районах Болгарии, Румынии и Украины связано с их выносом дождевыми и речными стоками.

По аналогии с экологической характеристикой флоры микроводорослей Чёрного моря, проведен сравнительный анализ её фитогеографических элементов для всего моря и его регионов. оказалось, что значительный вклад во флору Чёрного моря вносят виды, распространённые в арктической, тропической и бореальной зонах Мирового океана – это 456 видов и ввт (45 %), относящиеся к бореальному комплексу с элементами широкобореальных, низко- и высокобореальных видов, а также бореально-тропические – 241 вид и ввт (24 %) и аркто-бореально-тропические – 109 (11 %), которые в большей степени представлены цианобактериями, относящимися к тепловодному комплексу видов (рис. 22, 23). Эти виды встречаются в сравниваемых районах также достаточно равномерно, но с большим количеством (43 %) в регионе (табл. 21) и с достаточно равномерным числом аркто-бореальных видов – от 8 до 11 %.

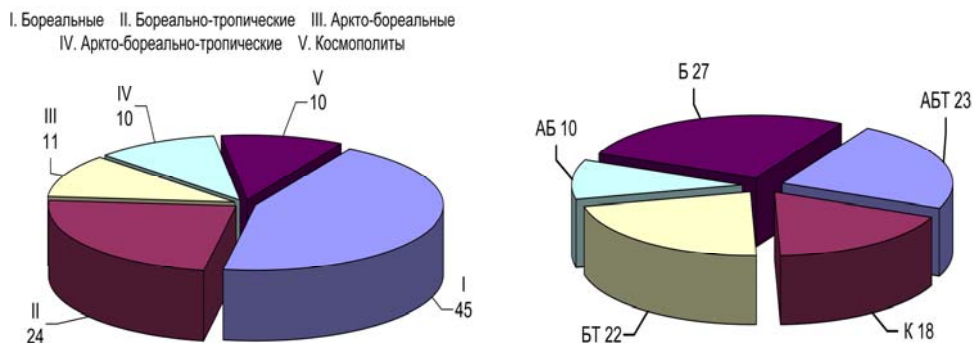


Рис. 22, 23. Фитогеографическая характеристика (%) микробиотобентоса всего Чёрного моря (18), ФПЗ, крымского и кавказского побережий (19): Б – бореальные, АБ – аркто-бореальные, АБТ – аркто-бореально-тропические, БТ – бореально-тропические формы, К – космополиты

Наибольшее количество видов-космополитов (32 %) отмечено в бухте Казачья по сравнению с регионами (20 %) и со всей флорой Чёрного моря (10 %). Космополитизм у микроводорослей объясняется однородностью водной среды их обитания, пластичностью и широкой приспособляемостью этих видов к различным условиям среды, лёгкими способами их расселения в Мировом океане, а также древностью происхождения, что характерно в целом для группы диатомовых водорослей (Макарова, 1974).

Табл. 21. Фитогеографические элементы флоры (%) микроводорослей бентоса Чёрного моря

Фитогеографические элементы	Чёрное море	Филлофорное поле Зернова, крымское и кавказское побережья	Казачья бухта
Бореальные	45,0	28,0	25,0
Аркто-бореальные	11,0	9,0	8,0
Бореально-тропические	24,0	22,0	21,0
Аркто-бореально-тропические	10,0	21,0	14,0
Космополиты	10,0	20,0	32,0
Итого:	100	100	100

К космополитам отнесены виды, которые распространены во всех географических зонах Мирового океана, от Арктики до Антарктики включительно, обитающие и в Чёрном море: *Seminavis ventricosa*, *H. coffeiformis*, *B. paxillifera*, *C. costata*, *C. scutellum*, *G. marina*, *L. abbreviata*, *L. paradoxa*, *M. moniliformis*, *N. cancellata*, *N. lanceolata*, *Pl. elongatum*, *P. lepidoptera*, *T. fasciculata*, *T. tabulata*, *T. granulata*, *T. punctata* и др. (Приложение 2). В данной работе не рассматриваются все типы ареалов микроводорослей Чёрного моря из-за отсутствия достаточного надёжного фактического материала. Однако некоторые особенности фитогеографии флоры водорослей на уровне видов, родов и высших таксонов можно проанализировать по материалам, представленным в Приложении 2.

В частности, к биполярному типу ареала, характерному для части разорванных ареалов высоких широт северного и южного полушарий, можно отнести всего 9 видов диатомовых водорослей, которые встречаются одновременно в арктической и бореальной зонах обоих полушарий: *Amhpora terroris*, *Berkeleya rutilans*, *Chaetoceros similis*, *Cocconeis notata*, *Cymbella aspera*, *Gyrosigma prolongatum*, *Navicula lanceolata*, *Petrodictyon gemma*, *Rhoicosphenia abbreviata*. Считается, что виды, попавшие в условия географической изоляции, дают начало ветвям филогенетического древа, всё дальше отходящими от основного ствола. Несмотря на разные экологические условия, черноморская флора микрофитобентоса во многом близка к средиземноморской и характеризуется преобладанием морских форм: Чёрное море – 48 % (табл. 22), Филлофорное поле Зернова – 55%, Эгейское море – 58 % и египетский сектор Средиземного моря – 44 %, а также высока доля солоноватоводно-морских форм (рис. 24, табл. 22, 23).

Сравнение фитогеографических элементов диатомовой флоры морей выявило также общие черты сходства между собой, но в черноморских водах преобладают бореальные – 45 % и бореально-тропические (24 %) элементы, а в Эгейском море близкого сходства достигали бореально-тропические, аркто-бореально-тропические и виды-космополиты, у берегов Египта преобладали в основном аркто-бореально-тропические виды (28 %) с высокой долей космополитов (рис. 25, табл. 22).

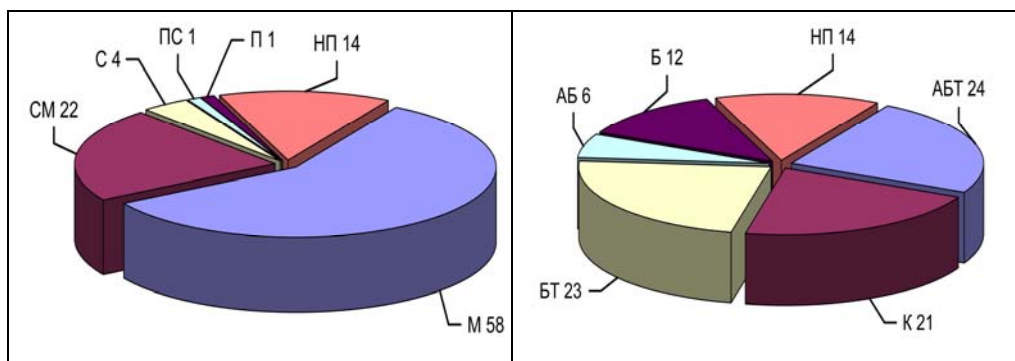


Рис. 24. Экологические группы (%) микрофитобентоса Эгейского моря по отношению к солёности: М – морские, МС – солоноватоводно-морские, П – пресноводные, ПС – пресноводно-солоноватоводные виды, НП – неустановленной принадлежности

Рис. 25. Фитогеографические элементы (%) микрофитобентоса Эгейского моря: Б – boreальные, АБ – аркто-бореальные, АБТ – аркто-бореально-тропические, БТ – boreально-тропические, К – космополиты, НП – неустановленной принадлежности

Табл. 22. Сравнение экологических и фитогеографических элементов флоры диатомовых водорослей бентоса Чёрного, Эгейского и Средиземного морей

Экологические группы, %			
Группы диатомовых водорослей по отношению к солёности воды	Филлофорное поле Зерна	Эгейское море	Египетское побережье Средиземного моря
Морские	55	58	44
Солоноватоводно-морские	25	21	30
Солоноватоводные	4	4	4
Пресноводно-солоноватоводные	4	2	-
Пресноводные	1	1	-
Фитогеографические элементы, %			
Бореальные	45,0	12	13
Аркто-бореальные	11,0	6	2
Арто-бореально-тропические	24,0	23	28
Бореально-тропические	10,0	24	15
Космополиты	10,0	21	20
Итого:	100 %	100 %	100 %

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ВИДОВОГО СОСТАВА И КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ХАРАКТЕРИСТИК МИКРОВОДОРОСЛЕЙ В РАЗНЫХ ЭКОТОПАХ ЧЁРНОГО МОРЯ.....

Микрофитобентос разнообразных типов субстратов представляет многовидовые сообщества, которым свойственны популяционные флюктуации. Сообщества можно определенным образом охарактеризовать по спискам видов, но это будет их неполная характеристика (Уиттекер, 1980). Поэтому данные эколого-флористических особенностей развития микрофитобентоса, дополненные такими интегральными показателями как обилие видов, численность, биомасса, индексы разнообразия, сходства и величины первичной продукции более полно отражают общие закономерности функционирования донных сообществ микроводорослей.

В главе приведены результаты исследования количественных характеристик сезонной и годичной динамики видового состава, обилия видов, численности и биомассы микроводорослей на стационарных станциях в разных экотопах Чёрного моря: эпилимтон, перифитон, эпифитон, эпизоон, а также показана динамика структурных элементов донных сообществ на примере диатомовых водорослей (индексы разнообразия и выровненности видов в сообществе, коэффициент флористического сходства).

Микроводоросли эпилимтона

Сезонную динамику видового состава и количественных характеристик микроводорослей твёрдых грунтов изучали в Карантинной бухте г. Севастополя с января 1988 по январь 1989 гг. на глубине 0,5 м. Микрофитобентос этого участка моря представлен диатомовыми, зелёными водорослями и цианобактериями. Преобладают водоросли отдела *Vacillariophyta*, из них 94 % составляют донные водоросли, из числа которых 24 % относятся к бесшовным и 76 % – шовным формам. Всего здесь обнаружено 32 вида и ввт микроводорослей, из них 10 видов доминировали по численности и биомассе (табл. 23).

Биологические сезоны, выделенные на основе анализа структурных показателей микрофитобентоса, не совпадают с календарными временами года (табл. 24). Зимой температура воды в море изменялась от 6 до 13°C, причем в январе 1989 г. она была в 2 раза ниже, чем в январе 1988 г. Зимний комплекс микроводорослей, особенно ближе к биологической весне, богат видами, среди которых массовыми являются колониальные формы. В январе ведущее место в сообществе микрофитобентоса занимают популяции *Berkeleya rutilans* и *Nitzschia hybrida* f. *hyalina*. Через год, при более низкой температуре воды, по численности доминировала *Navicula ramosissima*, а по биомассе – *N. hybrida* f. *hyalina*. В феврале происходит смена доминирующих видов, появляются представители зимне-весеннего комплекса – *Licmophora* и *Gomphonemopsis*, наблюдается увеличение численности, биомассы и индекса видового разнообразия. Максимальные величины численности ($74,0 \cdot 10^3$ кл.·см⁻²) и биомассы ($0,099$ мг·см⁻²) также отмечены в феврале при доминировании *B. rutilans* ($54,5 \cdot 10^3$ кл.·см⁻²), а в марте – *G. pseudexigua* ($N = 1,62 \cdot 10^3$ кл.·см⁻²) (табл. 23).

Табл. 23. Обилие видов, средняя численность сообщества (N) и доминирующие виды микроводорослей твёрдых грунтов Чёрного моря, 1988 – 1989 гг.

Время отбора проб	$T, ^\circ\text{C}$	$N \cdot 10^3$, кл.·см ⁻²	Обилие видов, S	Доминирующие виды	Численность ДВ, $N \cdot 10^3$, кл.·см ⁻²
08.02.1988	6,6	91,0	6	<i>Berkeleya rutilans</i>	54,5
«	«	54,0	7	« «	29,6
«	«	66,3	4	<i>Navicula ramosissima</i>	45,5
9.03.	«	3,6	8	<i>Gomphonemopsis pseudexigua</i>	1,62
05.04.	9,0	259,8	5	<i>Limophora abbreviata</i>	206,7
«	«	253,1	7	<i>L. abbreviata</i> <i>Nitzschia tenuirostris</i>	160,3 63,4
«	«	256,0	5	<i>L. abbreviata</i>	257,7
16.05.	13,0	641,4	7	<i>N. tenuirostris</i> <i>Mesotenium</i> sp.*	477,2 138,7
26.05.	17,5	78,7	5	<i>N. tenuirostris</i> <i>Mesotenium</i> sp.*	29,0 44,9
09.06.	20,0	38,3	3	<i>Cylindrotheca closterium</i>	35,3
23.08.	24,0	0,86	7	<i>C. closterium</i>	0,2
23.08.	24,0	0,78	6	<i>C. closterium</i>	-
«	«	1,2	8	<i>N. ramosissima</i>	-
«	«	7,1	6	<i>Tabularia tabulata</i>	-
20.09.	19,8	29,9	9	<i>N. tenuirostris</i>	9,5
17.10.	16,1	1,5	6	<i>C. closterium</i>	0,3
11.11.	11,0	0,78	5	<i>N. ramosissima</i>	0,2
08.12.	9,0	1,47	4	<i>Parlibelus delognei</i>	0,6
«	«	3,39	3	« «	1,8
«	«	1,93	3	« «	1,2
08.01.1989	13,0	164,7,0	7	<i>B. rutilans</i> , <i>Nitzschia hybrida</i> f. <i>hyalina</i>	85,6 58,0
«	«	48,0	6	<i>B. rutilans</i> <i>N. hybrida</i> f. <i>hyalina</i>	24,8 18,5
«	«	6,4	2	<i>B. rutilans</i>	5,5
«	«	73,3	6	<i>N. hybrida</i> f. <i>hyalina</i>	37,2
27.01.1989	5,7	43,2	4	<i>N. ramosissima</i>	21,7

(*) – зелёная одноклеточная водоросль.

Зимой количественные показатели сообщества микрофитобентоса Карантинной бухты имеют большой размах варьирования (табл. 24, рис. 26А, Б). В начале марта все подводные субстраты активно заселяются колониями диатомовых водорослей родов *Tabularia*, *Limophora*, *Achnanthes*, *Melosira*. В это время, микрофитобентос твёрдых субстратов достигает наибольшего видового разнообразия при доминировании *G. pseudexigua*, хотя численность соответствует самым низким значениям зимних месяцев.

Табл. 24. Средние значения численности (N), биомассы (B), обилия видов (S) и индекса видового разнообразия Шеннона (H) сообщества микроводорослей эпилитона Карантинной бухты Чёрного моря, 1988 – 1989 гг.

Время года	$T, ^\circ\text{C}$	$N \cdot 10^3 \text{ кл.} \cdot \text{см}^{-2}$	$B, \text{ мг} \cdot \text{см}^{-2}$	S	H
Зима (январь-начало марта)	5,7 - 13,0	60,82±26,71 (3,6-165,3)	0,079±0,034 (0,006-0,12)	14	1,74
Весна (конец марта-серед. мая)	9,0 - 13,0	338,6±160,0 (260,0-503,0)	0,223±0,2 (0,07-0,44)	16	1,05
Лето (конец мая-сентябрь)	17,5 - 24,0	18,23±10,5 (0,78-38,3)	0,025±0,02 (0,001-0,02)	13	1,4
Осень (октябрь-декабрь)	17,0 - 9,0	1,2±0,53 (0,51-1,93)	0,002±0,001 (0,002-0,004)	18	1,89

Весенний комплекс (конец марта – середина мая) микроводорослей характеризовался расцветом диатомовой флоры на фоне зимнего обогащения придонных вод биогенными элементами. Температура воды близка к зимним месяцам и изменялась от 9 до 13°C (табл. 24). В это время прибрежные камни покрываются разнообразной донной растительностью из проростков зелёных, красных и бурых водорослей, а также зелёных микроводорослей, диатомовых и цианобактерий. Особенностью этого сезона, по-видимому, является конкуренция за субстрат, свет и биогенные элементы между диатомовыми, зелёными микроводорослями (в том числе класс *Conjugatophyceae*) и макроводорослями родов *Ulva*, *Ulothrix*, *Cladophora*. Так, в марте в эпифитоне *Ulva intestinalis* численность диатомовых водорослей достигала $1,8 \cdot 10^3 \text{ кл.} \cdot \text{см}^{-2}$ при биомассе $0,004 \text{ мг} \cdot \text{см}^{-2}$. Обнаружено 16 видов диатомей, из которых в апреле по численности доминировали *Licmophora abbreviata* ($206,7 \cdot 10^3 \text{ кл.} \cdot \text{см}^{-2}$) и *Nitzschia tenuirostris* ($63,4 \cdot 10^3 \text{ кл.} \cdot \text{см}^{-2}$). В апреле наблюдался резкий рост количественных показателей диатомовых водорослей с максимальными величинами численности $416 \cdot 10^3 \text{ кл.} \cdot \text{см}^{-2}$ и биомассы $0,4 \text{ мг} \cdot \text{см}^{-2}$ (рис. 26А, Б) при средних значениях соответственно $338,6 \cdot 10^3 \text{ кл.} \cdot \text{см}^{-2}$ и $0,2 \text{ мг} \cdot \text{см}^{-2}$ (табл. 24). Эти показатели на порядок выше по сравнению с другими сезонами года.

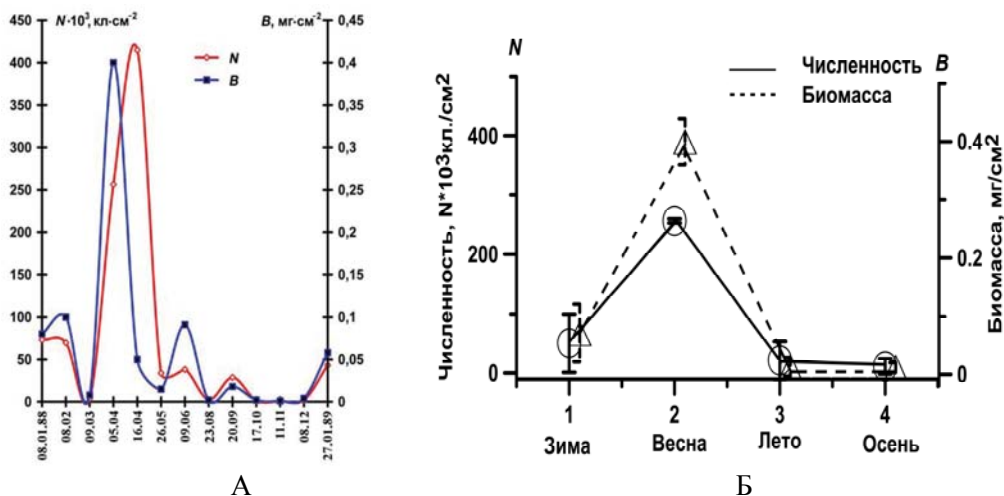


Рис. 26 А, Б. Сезонная динамика численности (N) и биомассы (B) микроводорослей в эпифитоне Карантинной бухты на глубине 0,5 м

Значения численности и индекса видового разнообразия микрофитобентоса ближе к лету постепенно снижались. В середине мая почти 40 % покрытия прибрежных камней составляла зелёная одноклеточная водоросль *Mesotenium* sp., при численности $138,7 \cdot 10^3$ кл.·см⁻², конкурируя за субстрат с диатомовыми водорослями (табл. 23). Весной и летом доминировали в основном свободноживущие одиночные виды *Cylindrotheca closterium* и *Nitzschia tenuirostris*, относящиеся к массовым видам Чёрного моря, встречающимся практически на всех типах субстратов. Биологический летний сезон на Чёрном море – наиболее продолжительный из-за прогрева воды на мелководье, начинается со второй половины мая и иногда длится до конца сентября.

С повышением температуры воды в море до 24°C в августе наблюдается резкое снижение всех количественных показателей микрофитобентоса. В середине лета виды-образатели на малых глубинах почти отсутствуют. Обнаружено 13 видов диатомей. Колонии видов-образателей сменяются одиночными свободноживущими гетеротрофными видами родов *Nitzschia* и *Cylindrotheca*, характерными для прибрежных вод Чёрного моря. Численность и биомасса сообщества микроводорослей варьируют от $0,78 \cdot 10^3$ до $38,3 \cdot 10^3$ кл.·см⁻² и от 0,001 до 0,02 мг·см⁻², соответственно (табл. 24). Летние значения численности в 18 раз, а биомассы в 9 раз ниже весенних. На порядок снижаются показатели численности доминирующих видов *N. tenuirostris* ($N = 9,0 \cdot 10^3$ кл. см²) и *Mesotenium* sp. ($N = 44,9 \cdot 10^3$ кл.·см²), что можно объяснить влиянием высокой температуры и освещённости воды на жизненные циклы этих водорослей (табл. 23).

Осенью температура воды понижается до 9°C и диатомовое сообщество эпилимтона постепенно восстанавливается. Осенний (октябрь – декабрь) комплекс микрофитобентоса характеризуется структурной перестройкой сообществ. Происходит смена одиночноживущих форм диатомей родов *Cocconeis*, *Amphora* колониальными формами водорослей родов *Berkeleya*, *Navicula*, *Tabularia*, *Grammatophora*, *Licmophora*. Найдено 18 видов диатомей, но половина из них с малой численностью. Доминируют гетеротрофы *N. tenuirostris* ($N = 0,3 \cdot 10^3$ кл.·см²) и *N. ramosissima* ($N = 0,95 \cdot 10^3$ кл.·см²) (табл. 23). Осенние колебания количественных данных имеют широкий диапазон, численность изменяется от 0,51 до $1,93 \cdot 10^3$ кл. см⁻², а биомасса – от 0,002 до 0,004 мг·см⁻², значения которых более низкие по сравнению с весной и летом (табл. 24). Средние значения индекса Шеннона в данном сезоне имеют наивысшие показатели. С дальнейшим понижением температуры воды в море, наряду с одиночными подвижными формами диатомей, вновь увеличивается количество колониальных видов, относящихся к родам *Striatella*, *Grammatophora*, *Licmophora*, *Navicula*. К концу осени при высоком видовом разнообразии численность и биомасса микрофитов эпилимтона Карантинной бухты снижаются, оставаясь самыми низкими по сравнению с другими сезонами года.

Изучение микрофитобентоса каменистых грунтов Чёрного моря мы первоначально проводили в основном с учётом доминирующей группы – диатомовых водорослей. В дальнейшем работы были расширены за счёт охвата всех отделов микроводорослей с одновременными экспериментальными исследованиями первичной продукции сообществ микрофитобентоса твердых грунтов (см. гл. 6). Для сравнения полученных данных с января 1988 по январь 1989 гг. и с сентября 2000 по сентябрь 2001 гг. о видовом составе и количественных характеристиках микрофитобентоса открытой части Карантинной бухты, исследован эпилимтон её закрытой части, отде-

ленной молот от моря. Температура воды в этой части бухты варьировала от 5 до 27°C (рис. 27).

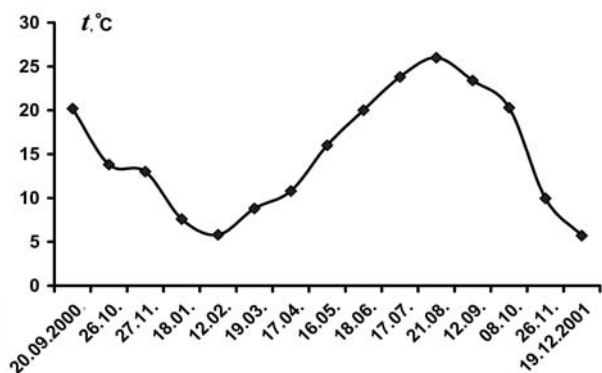


Рис. 27. Динамика температуры воды в Карантинной бухте Чёрного моря

Всего обнаружено 105 видов и ввт микроводорослей, в том числе диатомовых – 64 вида и ввт, зелёных – 17, динофитовых – 10, золотистых – 3, эвгленовых – 3 и цианобактерий – 8 (рис. 28). Некоторые виды в эпилите моря указаны нами впервые: зелёные *Chlorella vulgaris*, *Coenocystis obtusa*, *Microctinium pusillum*, динофитовые *Prorocentrum vaginula*, *P. lima*, *P. micans* и золотистая водоросль *Chrysamoeba radians* Klebs, впервые указанная для вод Чёрного моря (Рябушко, Чубчикова, 2002; Рябушко, Ли, 2008). При исследовании микрофитобентоса каменистых грунтов Карантинной бухты в пробах, собранных с глубины 0,5 м в 2000 и 2001 гг., а также в 2006 и 2007 гг. в диапазоне температуры воды от 7,6 до 22°C при освещённости воды – от 9 до 22 клк *Ch. radians* регулярно встречалась во все сезоны года, кроме весны (табл. IV).

В течение года по численности и биомассе в основном преобладали диатомовые и зелёные водоросли, в летне-осенний сезон таксономическое разнообразие возрастало за счёт цианобактерий с небольшим вкладом золотистых водорослей (рис. 28). Динофитовые встречались в незначительных количествах, но некоторые крупноклеточные виды рода *Prorocentrum* иногда вносили значительный вклад в сообщество, составляя более 50 % его общей биомассы (В. Рябушко и др., 2008).

Численность микрофитобентоса каменистых грунтов в Карантинной бухте варьировала от $40 \cdot 10^3$ до $250 \cdot 10^3$ кл.·см⁻², а биомасса – от 0,02 до 0,015 мг·см⁻² с осенним максимумом (рис. 29), вызванным, вероятно, развитием мелкоклеточных зелёных и других групп микроводорослей, обусловленным осенним снижением температуры воды осенью, а также наибольшей элиминацией макрофитов в это время года, стимулирующей развитие микрофитобентоса на мелководье. С последним фактором связано увеличение количественных характеристик микроводорослей эпилитона при визуально заметном макрообросте и наличии детрита на поверхности субстрата.

Для установления общих закономерностей распределения морского микрофитобентоса проведен сравнительный анализ данных изменения сезонной динамики видового состава и количественных характеристик диатомовых сообществ эпилитона Чёрного (Карантинная бухта) и Японского морей (зал. Восток), расположенных на одной географической широте (Рябушко, 1986, 1990, 1994а).

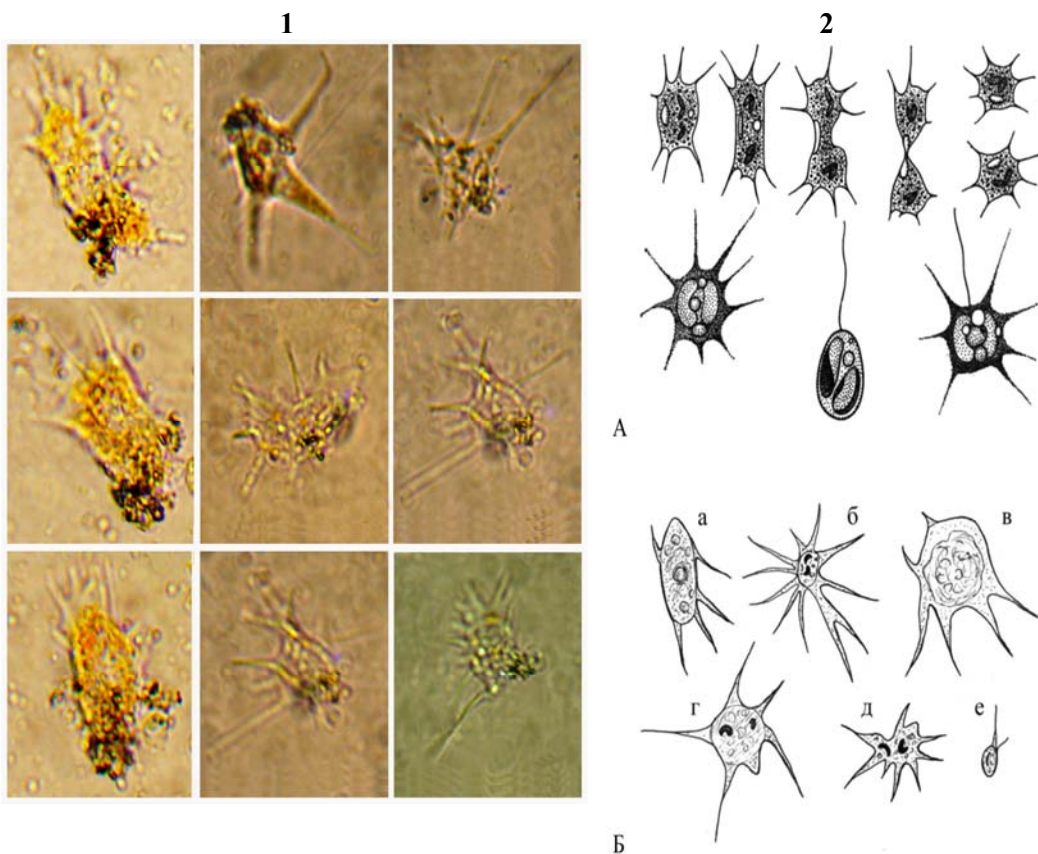


Табл. IV. Золотистая водоросль *Chrysamoeba radians* Klebs (CM):

1 – разные ракурсы живых клеток (из: Рябушко, Ли, 2008); 2А – (из: Матвиенко, 1977);
 2Б а–д – положение клеток в движении, е – монадная стадия (из: Рябушко, 2003б).

Субстратом для исследования в Карантинной бухте служил галечный грунт, а пробы отбирали у уреза воды в прибойной зоне моря, где наблюдалось наиболее сильное влияние береговых абразивных процессов. В зал. Восток исследовали микрофитобентос твёрдых грунтов верхней сублиторали на глубине от 0,5 до 10,0 м. Глубина влияет на количественные характеристики микроводорослей, поэтому результаты исследования микрофитобентоса двух морей сравнивали по данным, полученным для одной и той же глубины 0,5 м.

Зимой низкая температура воды, достаточное количество биогенных элементов, долгота дня, увеличивающаяся от месяца к месяцу, более ослабленная в это время года деятельность "пастбищных" животных создают благоприятные условия для развития многих видов, но особенно для диатомовых микрофитобентоса и Чёрного и Японского морей. Зимнее сообщество диатомовых водорослей характеризуется наилучшими условиями для их вегетации, а сами клетки – высоким содержанием фотосинтетических пигментов, почти полным отсутствием мёртвых клеток по сравнению с другими сезонами года. Зимой в сравниваемых водоёмах обычно преобладают колониальные виды-образователи родов *Berkeleya*, *Licmophora*, *Navicula*, *Tabularia* и другие.

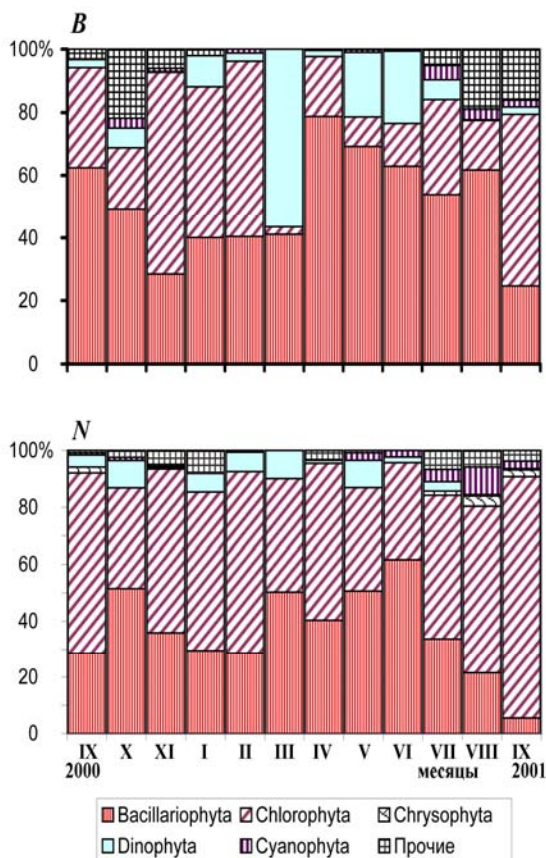


Рис. 28. Соотношение (%) таксономических групп водорослей по численности (*N*) и биомассе (*B*) эпилимтона Карантинной бухты Чёрного моря

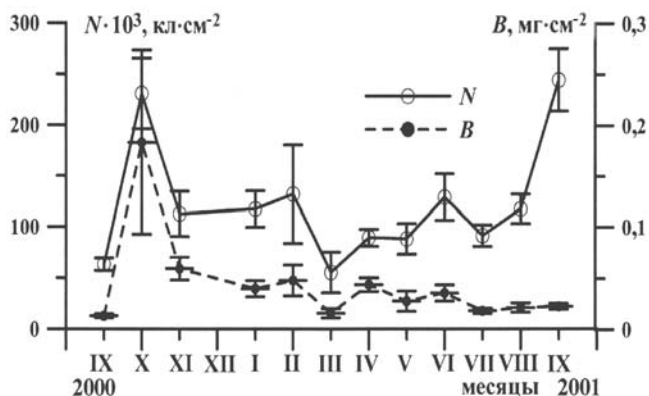


Рис. 29. Динамика численности (*N*) и биомассы (*B*) микроводорослей эпилимтона Карантинной бухты Чёрного моря

В Японском море, кроме указанных видов, отмечены также *Diatomella*, а при отрицательной температуре воды наблюдали холодноводный бентопланктонный вид *Odontella aurita*, за счёт которого биомасса диатомовых в зал. Восток была в 2,3 раза выше, чем в Карантинной бухте.

Весной среднегодовые показатели численности микрофитобентоса Карантинной бухты в 12 раз, а биомассы в 5 раз выше, чем в зал. Восток, что определяется широким размахом варьирования количественных значений, связанных с колебаниями температуры воды на мелководье. Однако максимальные значения численности и биомассы диатомовых водорослей бентоса обеих акваторий, отмеченные весной, в зал. Восток были в 5 раза ниже по численности и в 2 раза выше по биомассе ($N = 83 \cdot 10^3$ кл.·см⁻² – в марте и $B = 0,8$ мг·см⁻² – мае), чем в Карантинной бухте ($N = 416 \cdot 10^3$ кл.·см⁻² – в мае и $B = 0,4$ мг·см⁻² – апреле). В размерной структуре популяций эпилимниона двух морей наблюдаются различия. Летом в обоих водоёмах уменьшается число видов-образователей. В Чёрном море, по сравнению с Японским морем, от весны к осени увеличивается доля мелких клеток и уменьшается количество крупнопанцирных диатомей, что характерно для прибрежных эвтрофных вод Карантинной бухты. В теплые сезоны года возрастает число одиночных (прикрепленных и подвижных) форм, а также происходит распад колоний микрофитов. От весны к лету освещённость и температура воды в море увеличиваются, что влияет на характеристики фотосинтетического аппарата у микроводорослей. В экспериментальных условиях показано, что при возрастании освещённости от 2 до 10 клк и температуры воды от 10 до 30°C уменьшается количество живых клеток микрофитов (Курейшевич, Козицкая, 1992). Интенсивность освещённости воды влияет как на общую биомассу (Round, 1971), так и плотность эпибентосных диатомей (McLachlan, Lewin, 1981). Однако не все виды водорослей реагируют на этот фактор внешней среды одинаково.

Летом гидрологическая и гидрохимическая обстановка в море характеризуется нестабильностью, что также отражается на структуре сообществ микрофитобентоса и на его отдельных компонентах. Поэтому в зависимости от комбинаций факторов среды изменяются структурные показатели бентосных сообществ, а в соответствии с этим меняются видовой состав доминант в сообществе и его компонентный состав. В этот период в сообществе возрастает количество мёртвых створок, что связано как с высокой инсоляцией на мелководье, так и с выеданием диатомовых беспозвоночными животными. Снижение общей численности и увеличение числа мёртвых створок диатомей в этот период также характерны для эпипитических пресноводных и эпифитных литоральных сообществ (Huang, Boney, 1985).

Осенью средние значения численности диатомовых водорослей в зал. Восток выше, чем в Карантинной бухте, а наибольшие показатели в этих водоёмах наблюдаются в декабре. Разница температуры воды в прибрежной части двух морей (ниже в Японском море) отражается на количественных показателях микрофитобентоса.

В летне-осенний период в сравниваемых акваториях усиливается конкуренция за субстрат между диатомовыми, зелёными микроводорослями и цианобактериями, а также с макрофитами. Подобное явление наблюдалось на каменистом мелководье Чёрного моря в период активного спороношения (июнь, август) у зелёной водоросли *Ulva linza* (= *Enteromorpha linza*) (Калугина-Гутник, Иванова, 1979). Проростки макрофитов замещают на камнях диатомовые водоросли и позднее сами становятся субстратом для диатомей-образователей. Эта тенденция характерна и для пресноводного перифитона, где представители диатомовых водорослей преобладают лишь в первой половине лета, в то время как ближе к осени вегетируют в основном зелёные водоросли и цианобактерии (Станиславская, 1987). Вероятно, для эпипитических пресноводных и морских сообществ водорослей существуют сходные сезонные изменения в составе и количественном распределении видов.

Сравнение количественных данных по распределению микроводорослей эпипитона двух географически изолированных морей показало определённые черты сходства сезонной динамики их развития. По флористическому обилию и видовому разнообразию микроводорослей зал. Восток в 2 раза, а по численности в 6,5 раз богаче Карантинной бухты, что связано с более сильным прогревом воды на мелководье бухты по сравнению с заливом.

Общие черты сходства диатомовой флоры двух морей относятся, прежде всего, к ярко выраженному росту численности и биомассы водорослей в зимне-весенний и конкуренции за субстрат между диатомовыми и другими группами водорослей в летний сезоны. По трофности исследуемые акватории различаются между собой: зал. Восток относится к мезотрофному водоёму (Коновалова, 1984), а Карантинная бухта – к эвтрофному. Различия в солёности воды двух сравниваемых акваторий определяют экологическую характеристику видового состава микроводорослей. В бухте преобладают мезогалобные, а в заливе – полигалобные виды диатомей.

Микроводоросли перифитона

Внесённые в море предметы активно заселяются организмами растительного и животного происхождения (Звягинцев, 2005, Бегун и др., 2008; Рябушко, 2009), среди которых важное место занимают макро- и микроводоросли (Рябушко и др., 2013). Для установления общих закономерностей формирования состава и количественного распределения микроводорослей в перифитоне используют широко распространённый метод экспериментальных пластин. Исследования состава альго-бактериальной пленки и диатомовых водорослей при заселении стеклянных пластин, взаимоотношения бактерий и диатомовых и их влияния на последующее оседание гидробионтов, формирующих макроценозы, были начаты в Чёрном море ещё в 50-е годы XX ст. (Кучерова, 1957, 1961, 1975; Кучерова, Горбенко, 1963; Горбенко, 1977). Ряд работ был посвящён изучению перифитона разного типа антропогенных субстратов (Рябушко, Завалко, 1992; Ковальчук, 1996; Празукин, Хайлов 1998; Рябушко, Лохова, 2011; Рябушко и др., 2013).

Экспонируемые в море субстраты можно изучать в разные сезоны годового цикла развития водорослей – кратковременно или долговременно, в зависимости от целей и задач исследования. Показано, что диатомовые водоросли и бактерии не только совместно заселяют субстрат, но и сами диатомовые заселяются бактериями перифитона, причем с разной степенью интенсивности, а в определенные сезоны года некоторые виды диатомей свободны от бактерий (Горбенко, 1977; Nielsen, 1955). Отмечено также, что отдельные виды планктонных водорослей могут вырабатывать антибиотик, защищающий их клетки от заселения вредными микроорганизмами. К тому же бактериальная пленка не всегда влияет на прикрепление некоторых видов диатомовых, клетки которых довольно слабо контактируют с бактериями, как это отмечено, например, у видов рода *Synedra* (Tomohiko et al., 1988).

Изучение взаимоотношений бактерий и диатомей на пластинах, экспонированных в море в течение нескольких сезонов, привели исследователей к следующим выводам: в природных условиях заселение субстрата осуществляется бактериями, которые предшествуют диатомовым и прижизненными метаболитами способствуют их развитию; оседание и размножение бактерий и диатомей в первичной плёнке в течение первых суток проходит параллельно; по абсолютному числу кле-

ток бактерии на первом месте по сравнению с диатомовыми водорослями, которые при массовом развитии на пластинах ограничивают увеличение численности бактерий, но развития уже осевших бактерий не угнетают. Между диатомовыми водорослями и бактериями наблюдаются в большей степени метаболические взаимоотношения и лишь изредка – паразитические со стороны бактерий (Горбенко, Кучерова, 1964).

Экспериментально показано, что первыми поселенцами искусственного субстрата являются диатомовые водоросли *Licmophora abbreviata* и *Navicula ramosissima* (Castenholz, 1963). Нами отмечено, что стеклянные пластины, простоявшие в море 4 суток, заселялись в основном одиночными и колониальными диатомовыми водорослями, а бактериальные клетки появлялись на 12 сут. В этом случае тип субстрата и сезон года играют определяющую роль. Среди диатомовых водорослей облигатными обрастателями являются виды *Achnanthes*, *Licmophora*, *Tabularia* (= *Synedra*), *Gomphonemopsis*, *Rhoicosphenia*, *Striatella* и др., способные к адгезии с помощью выделяемых ими мукополисахаридов (Ohgai et al., 1984a, b). Большинство из них образует слизистое утолщение в виде своеобразной «ножки», с помощью которой клетки прикрепляются к субстрату с последующим образованием колонии, характерной для определённых представителей указанных выше родов. Качественные и количественные характеристики микроводорослей морского бентоса, включая перифитон антропогенных субстратов, в значительной степени зависят от сезонной динамики гидролого-гидрохимических факторов среды, освещённости, уровня трофности водоёма, а также от фактора их выедания консументами и т. д. Существенное значение может иметь и морфология самого субстрата, влияющая на расселение микроводорослей. Поэтому цель нашей работы состояла в оценке зависимости численности микроводорослей от качества субстрата их заселения.

Имитационные модели. Для проверки гипотезы, предложенной С.Е. Завалко, о влиянии качества и удельной поверхности субстрата на заселение микроводорослями, нами проведена серия экспериментов по экспозиции в море искусственных субстратов, имитирующих осевые и плоские талломы водорослей-макрофитов с приведением их удельной поверхности, близкой соответствующим видам, обитающим в Чёрном море (Рябушко, Завалко, 1992). Исследования проводили с марта по июнь 1988 г. на четырех станциях в Карантинной бухте г. Севастополя в замкнутом бассейне, отделённом от моря молом (ВНУСБ), и в открытой части бухты (ВНСБ), на глубине 1 м от поверхности воды и в 2 м от дна. Было изготовлено 4 серии искусственных осевых субстратов типа «*Cystoseira*», «*Ceramium*», «*Cladophora*» и «*Ectocarpus*», а также субстрат типа «*Zostera*» (табл. 26). Видовой состав микроводорослей на всех имитационных моделях оказался довольно ограниченным и сходным по сезонам года. Обнаружено всего 10 видов диатомовых водорослей с доминированием двух видов: в марте – апреле – *Licmophora ehrenbergii*, в мае – июне – *Cylindrotheca closterium*.

Анализ количественных характеристик сообщества микроводорослей на имитационных субстратах показал, что они снижаются в соответствии с удельной поверхностью субстрата. Наибольшая численность ДВ отмечена на модуле типа «*Cladophora*», который экспонировали в открытой части бухты (ВНСБ) с 23 марта по 4 апреля, при обилии вида-обрастателя *L. ehrenbergii*. На каменистом мелководье Чёрного моря популяция этого вида имеет высокую численность в январе – феврале, поскольку в это время происходит его аукоспорообразование (Рошин,

1986). В марте – апреле биомасса и численность диатомовых водорослей на плоских субстратах типа «*Enteromorpha*» на порядок меньше, чем на субстратах осевого типа (табл. 25). На всех типах модулей видовой состав диатомовых водорослей одинаковый, но весьма ограниченный по компонентному составу. Численность и биомасса обрастаний на осевых субстратах типа «*Cladophora*» и «*Ceramium*», имеющих близкую удельную поверхность, весной на 1 – 2 порядка выше, чем летом. В мае – июне в сообществах диатомовых как эпилитона, так и перифитона наблюдается смена доминирующих видов диатомовых водорослей, а численность и биомасса микрофитообрастаний снижаются.

Аналогичная зависимость наблюдается на природных субстратах: численность диатомовых на камнях весной выше, чем летом, при этом удельная поверхность клеток в сообществе увеличивалась в 2 раза. Так, природные талломы макрофитов типа *Ulva*, имеющие плоское слоевище, обрастают диатомовыми водорослями слабее, чем осевые структуры талломов *Ceramium*. Количественные данные сезонного распределения микрофитов на имитационных пластинах показали, что такая зависимость существует, и в большей степени определяется существенным увеличением удельной площади поверхности талломов водорослей-макрофитов осевого типа по сравнению с плоским слоевищем (Рябушко, Завалко, 1992; Ballantine, 1979; Colina, 1981).

Удельная поверхность сообществ микроводорослей на искусственных субстратах существенно увеличивается от весны к лету, поэтому весной преобладают водоросли крупных размеров, а летом более мелкие, удельная поверхность которых в 2 – 3 раза выше. Сезонную смену доминант в сообществах фитообрастаний, вероятно, можно объяснить не только сезонной цикличностью ценопопуляций, но и условиями среды и соответствием морфофизиологических параметров клеток водорослей этим условиям. При этом всегда действует закон природы, который состоит в том, что не только видовое разнообразие и видовое обилие возрастают при увеличении размеров площади субстрата (Одум, 1986), но и численность популяций и сообществ микроводорослей. Как было установлено в прибрежной зоне Чёрного моря, функциональная активность обрастания антропогенных субстратов обуславливает мелиоративный эффект водной среды, наблюдается снижение содержания минерального фосфора, взвешенного ОВ и повышение насыщения морской воды кислородом (Александров, 2002).

Значительное влияние на биомассу и численность микрофитообрастаний искусственных субстратов оказывает прибойность места их экспонирования. Если в весенний период различия значений биомассы и численности диатомовых водорослей между ВНСБ и ВНУСБ невелики, то в летнее время эти показатели на имитационных модулях в закрытой части бухты были примерно на порядок выше, чем на аналогичных субстратах, выставленных в открытой части моря за молом (табл. 25). В период интенсивного весеннего развития диатомовых водорослей в море в одни и те же сроки экспозиции модуль «крестовина» обрастал на 2 порядка слабее, чем модуль «*Cystoseira*», что связано с увеличением площади поверхности расселения донных водорослей последнего модуля (табл. 26).

Табл. 25. Доминирующие виды и количественное распределение диатомовых водорослей (ДВ) на искусственных субстратах (модулях) в Карантинной бухте Чёрного моря, 1988 г.

Сроки экспозиции субстрата	Место отбора проб	Тип модуля	Удельная поверхность субстрата $S/V, \text{мм}^2/\text{мм}^3$	Численность ДВ, кл. см^{-2}	Сырая масса, $B, \text{мг. см}^{-2}$	Обилие видов, S	Выдели-доминанты	Численность вида-доминанта, $\text{кл. см}^{-2} \cdot 10^3$	Удельная поверхность вида-доминанта, $S/V, \text{мм}^2/\text{мм}^3$	Удельная поверхность ДВ, $S/V, \text{мм}^2/\text{мм}^3$
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
18.03-28.03	ВНСБ *	«Cladophora»	41,0	847,0	8,7	6	<i>Licmophora ehrenbergii</i>	629,0	448,4	444,0
»	ВНУСБ	»	41,0	1478,0	–	6	То же	1099,0	448,4	444,0
23.03-28.03	ВНСБ	»	41,0	2030,0	9,2	6	»	1496,0	448,4	458,0
»	ВНУСБ	»	41,0	1420,0	–	7	»	1045,0	448,4	458,0
18.03-4.04	»	»	41,0	1740,5	11,5	5	»	1109,0	448,4	455,0
23.03-04.04	ВНСБ	»	41,0	5420,0	41,1	4	»	4945,0	448,4	455,0
18.03-04.04	ВНУСБ	«Enteromorpha»	82,4	168,0	1,2	3	»	129,0	448,4	473,0
23.03-04.04	ВНСБ	»	82,0	191,0	1,4	3	»	173,0	448,4	454,0
»	»	«Zostera»	473,0	161,0	1,2	4	»	128,0	448,4	–
23.03-04.04	ВНУСБ	«Zostera»	473,0	191,0	1,4	3	»	173,0	448,4	–

Продолж. табл. 25

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
26.05. – 07.06.	ВНСБ	«Ectocarpus»	166,0	7,8	0,016	4	<i>Cylindrotheca closterium</i>	4,8	1334,0	677,0
»	ВНУСБ	»	166,7	25,2	0,099	3	То же	13,7	1334,0	484,0
»	То же	»	166,0	36,6	0,072	8	»	21,0	1334,0	658,0
»	»	»	166,7	0,99	0,015	3	»	5,7	1334,0	911,0
»	»	«Ceranium»	27,8	34,2	0,036	2	»	12,0	1334,0	846,0
»	»	»	27,8	1,2	0,003	3	»	–	1334,0	872,0
»	ВНСБ	«Cystoseira»	3,24	3,1	–	2	»	–	1334,0	–
»	ВНУСБ	»	3,24	38,9	0,138	3	»	31,1	1334,0	854,0

(*) – ВНСБ – внешняя и ВНУСБ – внутренняя стороны акватории Карантинной бухты.

Исследования количественного состава диатомовых водорослей на поверхности имитационных моделей в зависимости от влияния прибойя и вне прибойя, продолженные в бухте Круглая (Омега) показали, что в сходных местообитаниях на развитие диатомовых водорослей влияют сроки экспозиции субстрата в море и прибойность (табл. 26).

Как отмечалось другими авторами, в прибрежье особенно заметно влияние течения и волнового перемешивания вод, а увеличение скорости течений и энергии волн приводит к возрастанию биомассы бентосных видов диатомовых водорослей в толще воды (De Jonge et al., 1981; De Jong, Colijn, 1994). Поэтому в период прибойя в бухте Круглая независимо от качества субстрата численность значительно снижается (табл. 26).

Табл. 26. Влияние прибойя на состав и численность диатомовых водорослей на поверхности модулей, имитирующих водоросли-макрофиты «Ceranium» и «Cystoseira» в бухте Круглая Чёрного моря (1989 г.)

Сроки экспозиции	Тип модуля	В период прибойя		Вне прибойя	
		Кол-во видов	Численность, $N \cdot 10^3$ кл.·см ⁻²	Кол-во видов	Численность, $N \cdot 10^3$ кл.·см ⁻²
09. – 11.02	«Ceranium»	3	16,9	2	7,2
« «	« «	2	6,6	2	6,2
09. – 17.02	« «	3	16,2	5	344,0
« «	« «	2	7,9	10	213,1
09. – 02.03	« «	5	25,6	3	630,2
« «	« «	5	7,3	4	1410,0
09. – 11.02	«Cystoseira»	3	2,7	3	52,0
« «	« «	2	13,7	3	112,0
09. – 17.02	« «	2	30,0	2	123,4
« «	« «	1	3,0	4	459,0
09. – 02.03	« «	3	11,0	10	891,0
« «	« «	1	30,0	-	-
09. – 16.03*	« «	-	-	12	4080,0
09. – 16.03	**	-	-	13	32,4

(*) – Карантинная бухта (ВНУСБ), (**) – модуль «крестовина» из 4 лопастей, каждая из которых длиной 8,5 см и диаметр в сечении 1,6 см.

Ещё одним типом искусственного субстрата, на котором изучалось обростание микроводорослей, были фрагменты пластин пенопласта размером 10 x 10 см², применяемые в качестве мидийных коллекторов, экспонированных в Ласпинской бухте в течение 2 мес. (с 26 марта по 29 мая 1987 г.) на глубине 3 м от поверхности дна. Однако в Мартыновой бухте на аналогичной пластине пенопласта, простоявшей в море с 11 по 28 марта 1989 г. на той же глубине, что и в Ласпинской бухте, отмечено обилие колоний других видов диатомей, типичных для этого времени года: *Berkeleya rutilans*, *Licmophora ehrenbergii*, *Melosira moniliformis*, *Achnanthes longipes*, а также одиночноживущих видов *Nitzschia hybrida* f. *hyalina*, *N. tenuirostris*, *Cylindrotheca closterium* и другие виды.

Изучение пластин пенопласта, взятых в апреле и июне 1991 г. у мыса Сарыч на глубине 5 – 6 м от дна, показало, что видовой состав диатомовых водорослей был сходным между двумя месяцами, но визуально численность в апреле была выше при более низкой температуре воды 10°С. Весной заметную роль в сообществе

играют виды диатомовых водорослей *S. unipunctata*, *N. tenuirostris*, *B. rutilans*, *L. flabellata*, *L. hastata* и др. (табл. 27).

Табл. 27. Водоросли, обнаруженные в перифитоне антропогенных субстратов

Видовой состав	Стеклоянные пластины				Мезококсом
	Зима	Весна	Лето	Осень	
1	2	3	4	5	6
Водоросли-макрофиты					
<i>Sphacelaria cirrosa</i>	+	+	+	-	-
<i>Ceramium rubrum</i>	+	-	+	+	-
<i>Polysiphonia elongata</i>	+	+	+	-	-
<i>Cladophora albida</i>	+	+	-	-	-
<i>Enteromorpha intestinalis</i>	-	+	+	-	-
<i>Ulva rigida</i>	+	+	+	+	-
<i>Ulothrix implexa</i>	+	+	-	-	-
<i>Urospora penicilliformis</i>	-	+	-	-	-
Микроводоросли					
Отдел Bacillariophyta					
<i>Achnanthes brevipes</i>	+	+	+	-	+
<i>A. longipes</i>	+	+	+	-	-
<i>A. pseudogroenlandica</i>	-	-	-	+	-
<i>Amphora bigibba</i>	-	-	+	-	+
<i>A. hyalina</i>	+	+	+	-	+
<i>A. parvula</i>	+	+	-	-	-
<i>A. proteus</i>	+	+	+	-	+
<i>Ardissonea crystallina</i>	+	+	+	-	+
<i>Bacillaria paxillifera</i>	+	-	-	+	-
<i>Berkeleya rutilans</i>	+	+	+	+	+
<i>Caloneis liber</i>	+	-	-	-	-
<i>Cocconeis costata</i>	+	+	+	-	-
<i>C. scutellum</i>	+	-	+	-	+
<i>Coscinodiscus jonesianus</i>	-	-	+	-	+
<i>Cylindrotheca closterium</i>	+	+	+	+	+
<i>Diploneis smithii</i>	+	-	+	-	-
<i>D. suborbicularis</i>	-	+	-	-	-
<i>Carinasigma rectum</i>	+	+	-	-	-
<i>Entomoneis palludosa</i>	-	-	+	-	+
<i>Fragilariopsis cylindrus</i>	-	+	+	-	+
<i>Gomphonemopsis pseudexigua</i>	+	+	-	-	+
<i>Grammatophora angulosa</i>	-	+	-	-	-
<i>Gr. marina</i>	+	+	-	-	+
<i>Gyrosigma baltica</i>	-	-	-	+	-
<i>G. prolongatum</i> var. <i>closterioides</i>	-	+	+	-	+
<i>Gyrosigma tenuissimum</i>	-	+	-	-	+
<i>Halamphora coffeiformis</i>	+	+	-	-	-
<i>Haslea subagnita</i>	-	-	+	-	-
<i>Licmophora abbreviata</i>	+	+	+	-	+
<i>L. ehrenbergii</i>	+	+	+	-	+

1	2	3	4	5	6
<i>L. flabellata</i>	+	+	+	-	+
<i>L. gracilis</i>	+	-	-	-	-
<i>L. hastata</i>	-	*	-	-	-
<i>L. paradoxa</i>	+	+	-	-	+
<i>Lyrella</i> sp.	-	+	+	-	+
<i>Mastogloia pusilla</i>	-	+	-	-	-
<i>Melosira moniliformis</i>	+	+	+	-	+
<i>M. moniliformis</i> var. <i>suboglosa</i>	+	-	-	-	-
<i>M. nummuloides</i>	+	+	-	-	+
<i>Navicula ammophila</i> var. <i>intermedia</i>	+	+	+	-	-
<i>N. directa</i>	-	-	+	-	+
<i>N. ramosissima</i>	-	+	-	-	+
<i>N. pennata</i> var. <i>pontica</i>	-	+	+	-	+
<i>Neosynedra provincialis</i>	-	+	-	-	-
<i>Nitzschia hybrida</i> f. <i>hyalina</i>	+	+	+	-	+
<i>N. longissima</i>	+	+	-	-	-
<i>N. rupestris</i>	-	+	-	-	-
<i>N. tenuirostris</i>	+	+	+	+	+
<i>Odontella aurita</i>	-	-	+	-	+
<i>Parlibellus delognei</i>	-	+	-	-	+
<i>P. rhombicus</i>	-	+	-	-	+
<i>Placoneis climentis</i>	+	+	-	-	-
<i>Pleurosigma angulatum</i>	-	+	+	-	-
<i>Pl. elongatum</i>	+	+	+	+	-
<i>Pseudo-nitzschia calliantha</i>	-	+	+	-	+
<i>Proschkinia complanatoides</i>	-	+	+	-	-
<i>Rhabdonema adriaticum</i>	-	-	+	-	-
<i>Seminais ventricosa</i>	+	-	+	-	+
<i>Skeletonema costatum</i>	+	-	+	-	+
<i>Stauroneis simulans</i>	-	+	-	-	-
<i>Striatella delicatula</i>	+	-	-	-	+
<i>Striatella unipunctata</i>	+	+	+	+	+
<i>Tabularia fasciculata</i>	+	+	+	-	+
<i>Thalassiosira parva</i>	-	+	-	-	-
<i>Toxarium undulatum</i>	-	-	-	-	+
<i>Trachyneis aspera</i>	-	+	+	-	-
<i>Tryblionella margimulata</i>	-	-	+	-	+
<i>Undatella quadrata</i>	-	+	+	-	+
Отдел Haptophyta					
<i>Emiliania huxleyi</i>	-	+	+	-	-
Отдел Dinophyta					
<i>Amphidinium operculatum</i>	-	-	+	-	-
<i>Scrippsiella trochoidea</i>	+	-	+	-	-
<i>Prorocentrum cordatum</i>	-	-	+	-	+
<i>P. lima</i>	-	+	+	+	-
<i>P. micans</i>	-	-	+	+	+
Отдел Chlorophyta					
<i>Acutodesmus obliquus</i>	-	+	-	-	-

1	2	3	4	5	6
<i>Chaetomorpha</i> sp.	+	+	-	-	-
<i>Chlorella vulgaris</i>	-	-	+	-	+
<i>Microctinium pusillum</i>	-	-	+	-	+
Отдел Цианопрокaryota					
<i>Pseudocapsa sphaerica</i>	+	-	-	-	-
<i>Pseudoanabaena</i> cf. <i>catenata</i>	+	-	-	-	+
<i>Spirulina tenuissima</i>	+	+	+	-	+

(*) – виды, обнаруженные на пенопласте в Ласпинской бухте и у мыса Сарыч Чёрного моря.

Для сравнительных целей были исследованы экспериментальные субстраты из других материалов. В Казачьей бухте изучено функционирование микроэкосистемы с помощью мезокосма, состоящего из жесткого каркаса, обтянутого полиэтиленовой плёнкой. Мезокосм включал в себя толщу воды без нарушения её гидробиологической, химической и биологической структур. Глубина постановки мезокосма составляла от 0 до 4 м с разными сроками экспозиции в море от 3 до 15 дней. Обнаружено 49 видов микроводорослей, из них диатомовых – 43, динофитовых, зелёных и цианобактерий – по 2 вида (табл. 27).

По численности доминировали виды-индикаторы, характерные для эвтрофных вод моря – зелёная одноклеточная водоросль *Ch. vulgaris*, динофлагеллята *P. cordatum* и диатомовые водоросли *B. rutilans*, *C. closterium*, *N. hybrida* f. *hyalina*. Наибольшая численность ($145 \cdot 10^3$ кл.·см⁻²) диатомовых отмечена в мезокосме со сроком экспозиции 8 суток (табл. 28), но в марте на модуле «Cystoseira» численность диатомовых была на 2 порядка выше (табл. 26).

Табл. 28. Количественная характеристика микроводорослей мезокосма Казачьей бухты

Сроки экспозиции мезокосма, 1998 г.	Глубина, м	Обилие видов, S	Численность, N·10 ³ , кл.·см ⁻²		Доминирующие виды
			сообщества	видов-доминант	
12.06 – 26.06	0,5	8	2,38	2,15	<i>Chlorella vulgaris</i>
24.06 – 26.06	0	8	1,87	0,622	<i>Prorocentrum cordatum</i>
24.06 – 26.06	2,0	11	2,34	0,819	<i>Ch. vulgaris</i>
24.06 – 26.06	4,0	2	0,78	0,554	« «
24.06 – 01.07	0	21	145,5	70,880	<i>Cylindrotheca closterium</i>
24.06 – 01.07	2,0	25	134,4	71,730	<i>Berkeleya rutilans</i> + <i>Nitzschia hybrida</i> f. <i>hyalina</i>

Стеклянные пластины. Перифитон стеклянных пластин исследован довольно широко, при этом в основном изучали бактерий и диатомовые водоросли, образующих первичную плёнку обрастания. Однако до сих пор недостаточно сведений о сезонных изменениях количественного развития диатомовых при разных сроках экспозиции экспериментальных пластин в море. Поэтому нами проведены исследования стеклянных пластин при разных сроках их экспозиции в море: кратковременные – в течение 4, 8, 12, 16 и 20 сут и долговременные – от 1 до 13 мес. с января 2007 по февраль 2008 гг. с ежемесячным отбором проб (табл. V, VI). При изучении продукционных характеристик фитоперифитона стеклянных пластин в Ка-

рантинной бухте близ Севастополя исследовались видовой состав и количественные показатели не только диатомовых, но и других групп микроводорослей. Установлено, что в марте развивается обилие колоний диатомовых и цианобактерий, разных видов водорослей-макрофитов, которые вместе с беспозвоночными животными образуют макрообросст толщиной до 2 см и более (табл. VII).

Подобные макросообщества, образующиеся на пластинах при накопительных сроках экспозиции субстрата в море, являются особенно привлекательными для поселения диатомовых на поверхности не только пластин, но и на талломах водорослей-макрофитов, развивающихся на этих субстратах. С января 2007 по февраль 2008 гг. на стеклянных пластинах обнаружено 111 видов водорослей, включающих 12 видов красных, зелёных и бурых, 99 видов и ввт отделов Bacillariophyta (85), Dinophyta (5), Chlorophyta (4), Naptophyta (2) и Cyanoprokaryota (3) (табл. 27). Как видно, состав микроводорослей формируется главным образом из диатомовых с преобладанием в холодный сезон колониальных форм. В течение года при долговременной (накопительной) экспозиции пластин отмечено 11 доминирующих видов диатомовых: *Amphora hyalina*, *Achnanthes longipes*, *Berkeleya rutilans*, *Cylindrotheca closterium*, *Licmophora abbreviata*, *L. flabellata*, *Melosira moniliformis*, *Nitzschia hybrida* f. *hyalina*, *N. tenuirostris*, *Parlibellus delognei*, *Striatella unipunctata* (табл. VIII – XIV). Наряду с диатомовыми водорослями, встречались золотистые водоросли (табл. IV), динофлагелляты (табл. XV, рис. 11, 12) и цианобактерии (табл. XV, рис. 13 – 17). В целом в перифитоне стеклянных пластин обнаружена высокая биомасса обрастания в зимне-весенний сезон, характерная для эпилитона, эпизоона и эпифитона Чёрного моря (Рябушко, 2009). Отмечено, что при долговременной (более 2-х мес.) экспозиции стеклянных пластин в море выявляются общие закономерности накопления биомассы обрастания, типичные и для микрофитобентоса природных субстратов. При экспозиции субстрата более 2 мес. в море (17.01. – 20.03.2007 г.) на пластинах зарегистрирован весенний (март, 9,0°C) максимум численности ($2\ 180,8\ 10^3$ кл.·см⁻²) и биомассы ($0,543$ мг·см⁻²) диатомовых с доминированием *B. rutilans* ($1938\cdot 10^3$ кл.·см⁻²) (табл. X, рис. 9, 10; XI, 12 – 14; XIII, 1). В это время наибольшая сухая масса фитоперифитона составляла $64,8$ мг·см⁻² в основном за счёт развития диатомовых, численность которых увеличилась почти в 13, а биомасса в 10 раз. Отмечены также наибольшие величины интенсивности фотосинтеза ($5,7$ мкг С·мг⁻¹·ч⁻¹) и валовой первичной продукции ($3\ 659$ мг С·м⁻²·ч⁻¹) (см. гл. 6). В апреле с увеличением температуры воды и инсоляции в море на экспериментальных пластинах резко сокращаются количественные показатели диатомовых водорослей, численность микрофитов уменьшается в 2,5 раза по сравнению с мартом (табл. 29). В апреле – мае наблюдается снижение численности микроводорослей за счёт их вытеснения зелёными водорослями-макрофитами *Ulva rigida* и *U. intestinalis*, а также бурыми и красными водорослями. На стеклянных пластинах наиболее выражена многоярусность заселения субстрата микро- и макроводорослями.

Летом макрообрастания стеклянных пластин отмечены слабее, чем в зимне-весенний сезон, при этом водоросли рода *Ulva* сильнее обрастают колониальными видами родов *Striatella*, *Licmophora*, *Achnanthes* и другими по сравнению с бурой водорослью *Sphacelaria cirrosa*, которая на природных субстратах обычно более обильно обрастает диатомовыми водорослями. В это время года всё чаще появляются динофлагелляты и цианобактерии. Второй пик количественных характеристик микроводорослей ($2\ 072\cdot 10^3$ кл.·см⁻² и $0,516$ мг·см⁻²) зарегистрирован на пластинах,

простоявших в море 13 мес. – с 17.01. 2007 по 22.02. 2008 гг. (табл. 29), при этом доминировали *B. rutilans*, *L. flabellata*, *Achnanthes longipes*, *S. unipunctata* и цианобактерии *Myxosarcina sphaerica* Proschk-Lavr., впервые указанная нами для Чёрного моря (Рябушко, 2009). Этот вид известен так же как *Pseudocapsa sphaerica* (Proschk-Lavr.) Kovačik, 1988. Его обилие в пробе не поддавалось количественному учёту, поэтому можно считать, что численность сообщества микроводорослей с недоучётной численностью этого вида была бы выше, чем в феврале 2007 г.



(фото О.Ю. Ерёмина)

Табл. V. Установка с панелями экспериментальных кассет, с горизонтально установленными стеклянными пластинами, обросшими микро- и макроводорослями при долговременной экспозиции в море

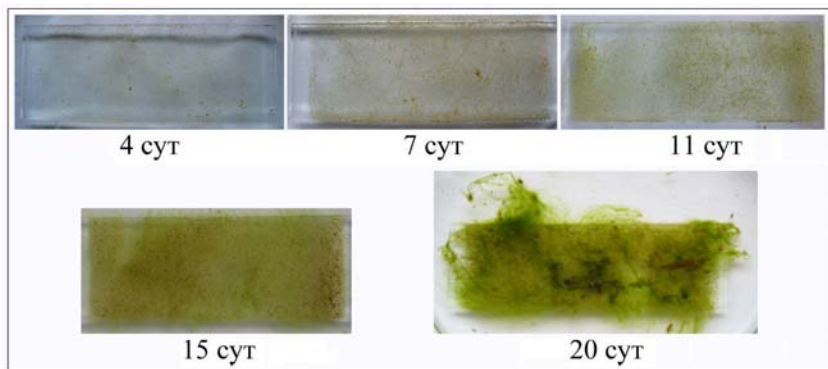


Табл. VI. Экспериментальные стеклянные пластины при сроке экспозиции в море с 14 по 21 февраля 2008 г. (ориг.).

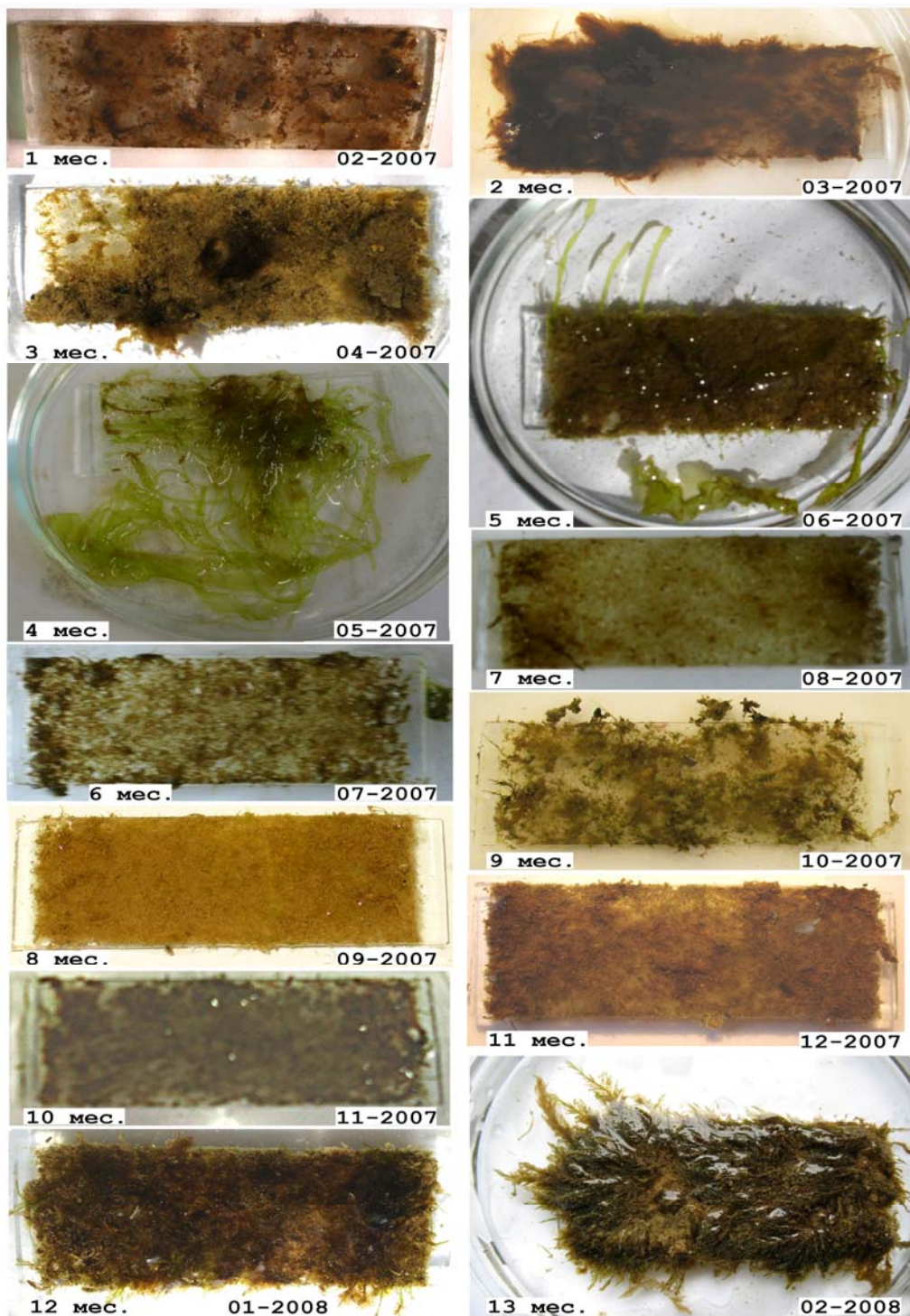


Табл. VII. Обрастание стеклянных пластин при накопительных сроках экспозиции в море (с 17 января 2007 по 2 февраля 2008 гг.) (ориг.).

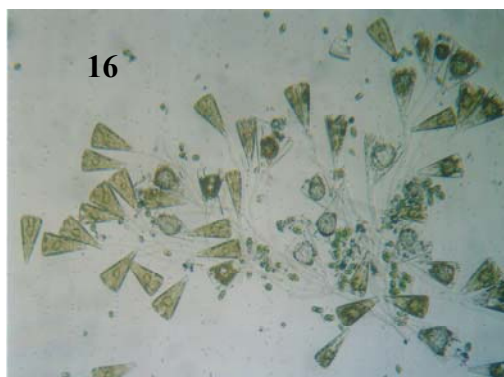
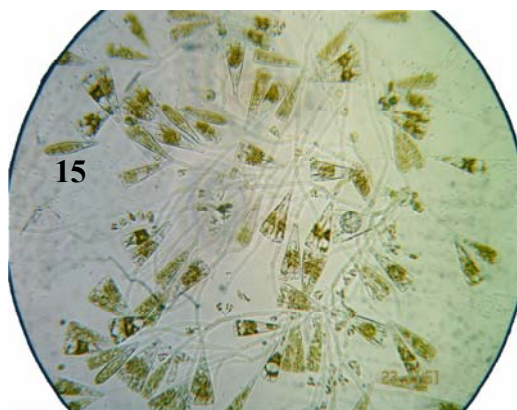
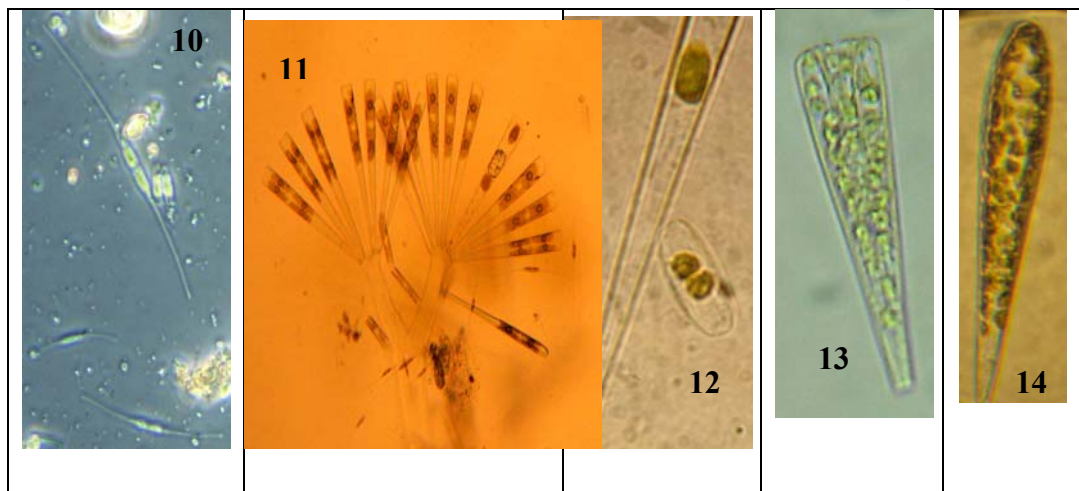
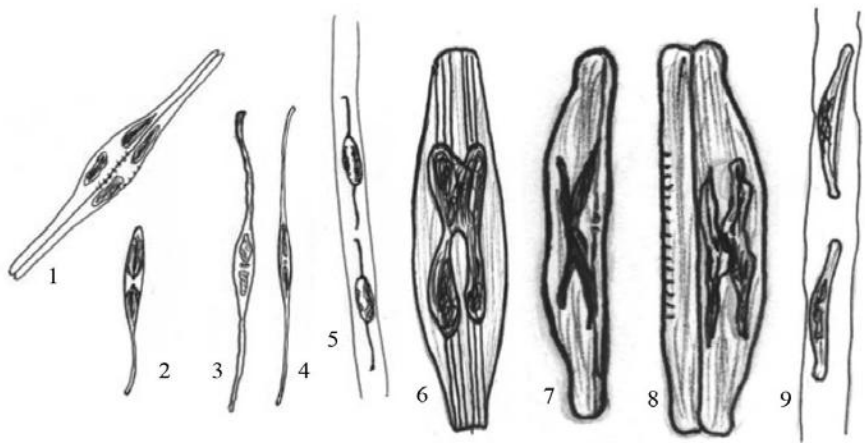


Табл. VIII, рис. 1 – 16. Диатомовые водоросли: 1 – 5, 10 – *Cylindrotheca closterium*, клетки в прижизненном состоянии в разных ракурсах (10 – фазовый контраст, 5 – клетки в слизиевом тяже); 6 – 9 – *Halamphora coffeiformis*, клетки в прижизненном состоянии в разных ракурсах, 9 (клетки в слизиевом тяже); 11, 12 – *Licmophora flabellata* (11 – веерные колонии и 12 – фрагмент парциря с пояска); 13, 14 – *L. ehrenbergii*, 13 – вид с пояска; 14 – вид со створки; 15, 16 – колонии *L. abbreviata* (СМ, ориг.)

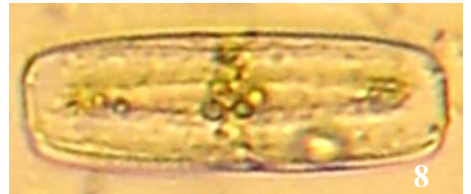
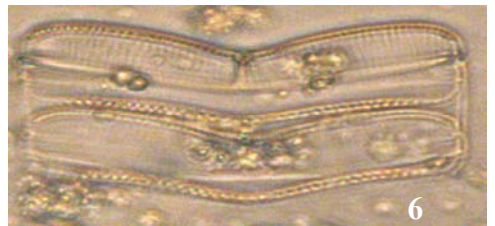
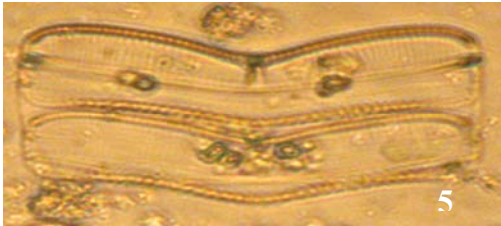
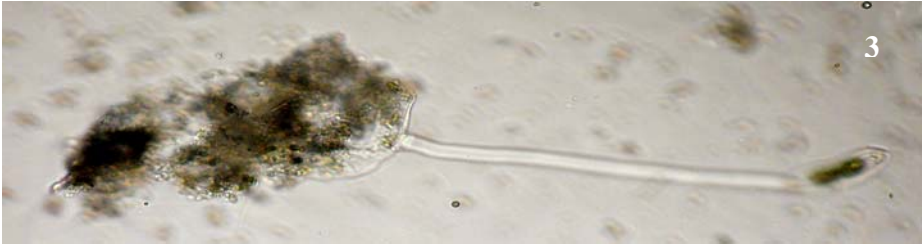
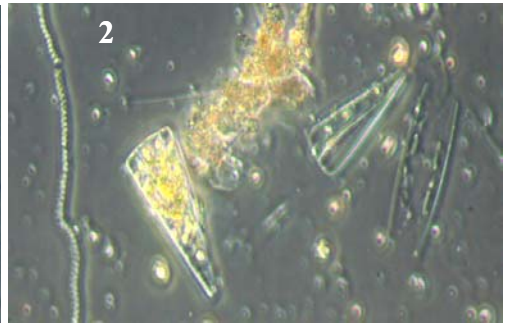


Табл. IX, рис. 1 – 8. Диатомовые водоросли: 1 – *Carinasigma rectum*, *L. abbreviata*, *Climaconeis inflexa*; 2 – клетки ликмифоры и цианобактерия *Spirulina tenuissima*; фазовый контраст; 3 – 6 – клетки *Achnanthes longipes*, 3 – на слизиной «ножке», 4 – клетка с помощью «ножки» прикреплена к детриту, 5, 6 – часть колонии; 7, 8 – *Trachyneis aspera*, 7 – вид со створки, 5, 6, 8 – вид с пояска (СМ, ориг.)

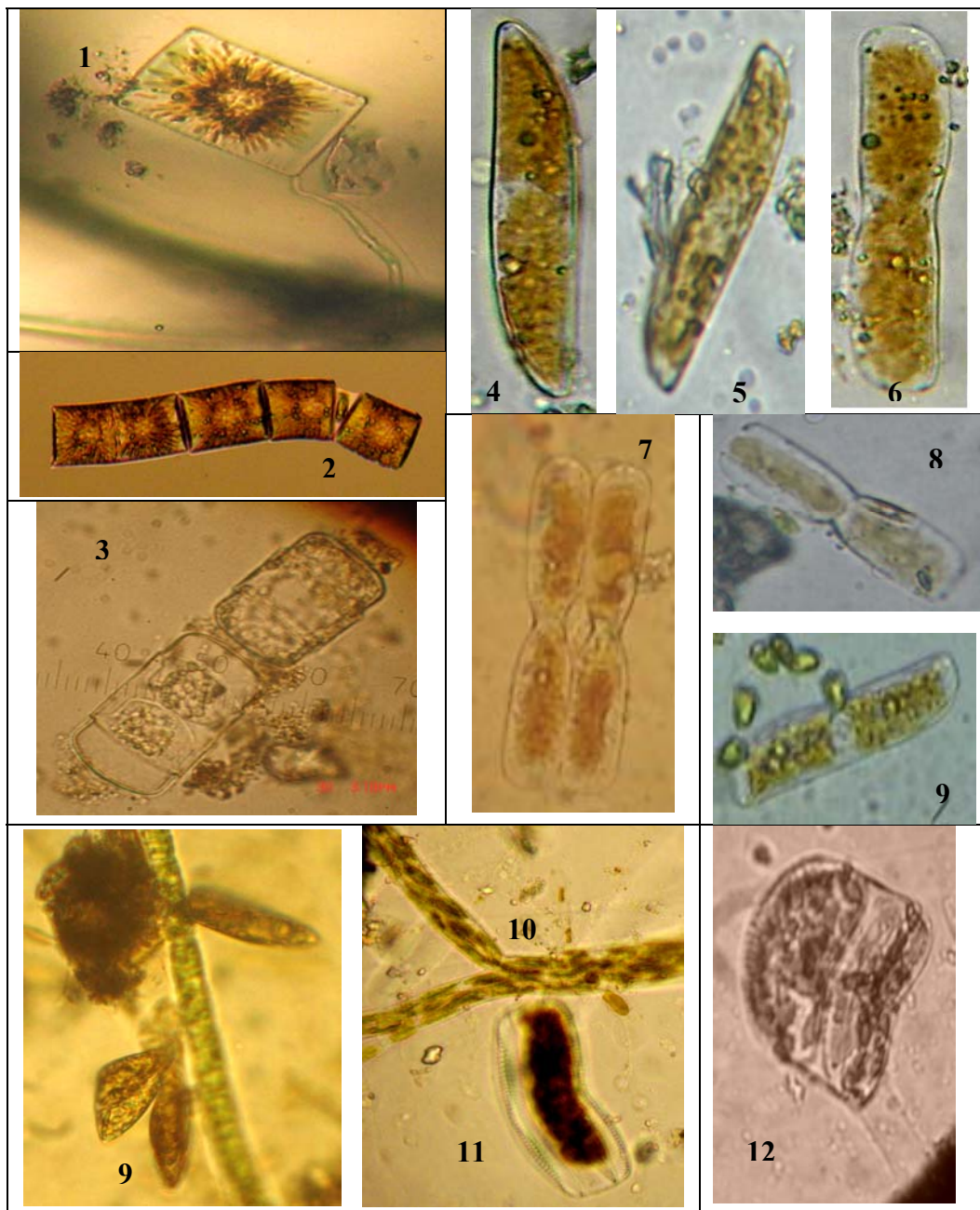


Табл. X, рис. 1 – 11. Диатомовые водоросли: 1, 2 – *Striatella unipunctata*, колония (2); 3 – *Melosira moniliformis*; 4 – 9 – *Carinasigma rectum*, клетки в разных ракурсах с хлоропластами; 9 – 12 – *Achnanthes brevipes*: 9 – клетки, прикреплённые к зелёной водоросли улотрикс, 10 – клетка, прикреплённая к колонии *Berkeleya rutilans*, 12 – клетка на слизиевой «ножке» (СМ, ориг.)

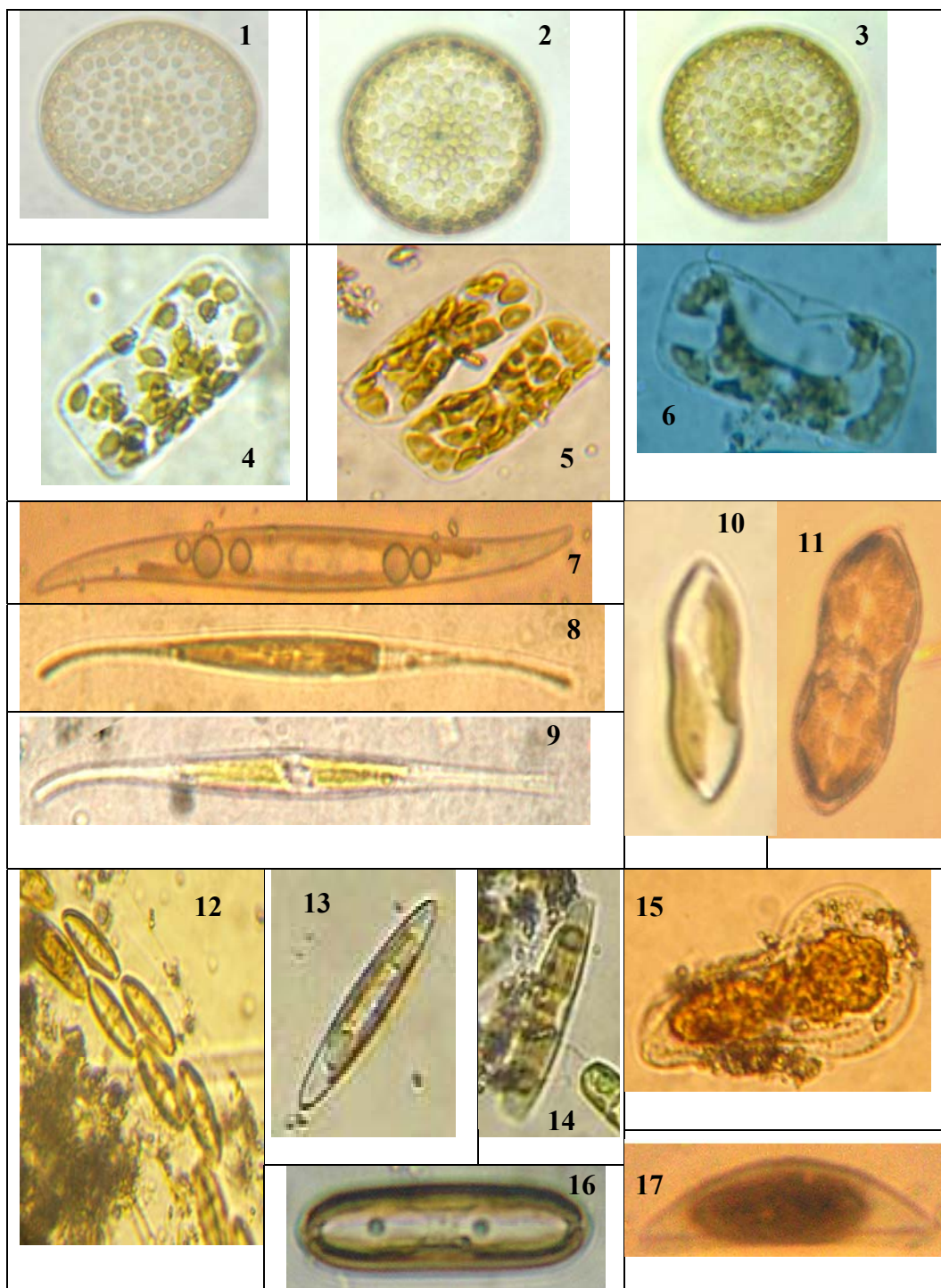


Табл. XI, рис. 1 – 15. Диатомовые водоросли в прижизненном состоянии: 1 – 3 – *Coscinodiscus jonesianus*; 4 – 6 – *Undatella lanceolata*; 7 – *Pleurosigma formosum*; 8, 9 – *Gyrosigma fasciola* var. *prolongatum*; 10 – *Tryblionella coarctata*; 11 – *Psammodictyon* sp.; 12 – 14 – *Berkeleya rutilans*: 12 клетки в колонии, 13 – вид клетки со створки, 14 – вид клетки с пояска; 15 – *Entomoneis paludosa*; 16 – *Caloneis liber*; 17 – *Amphora hyaline* (СМ, ориг.)

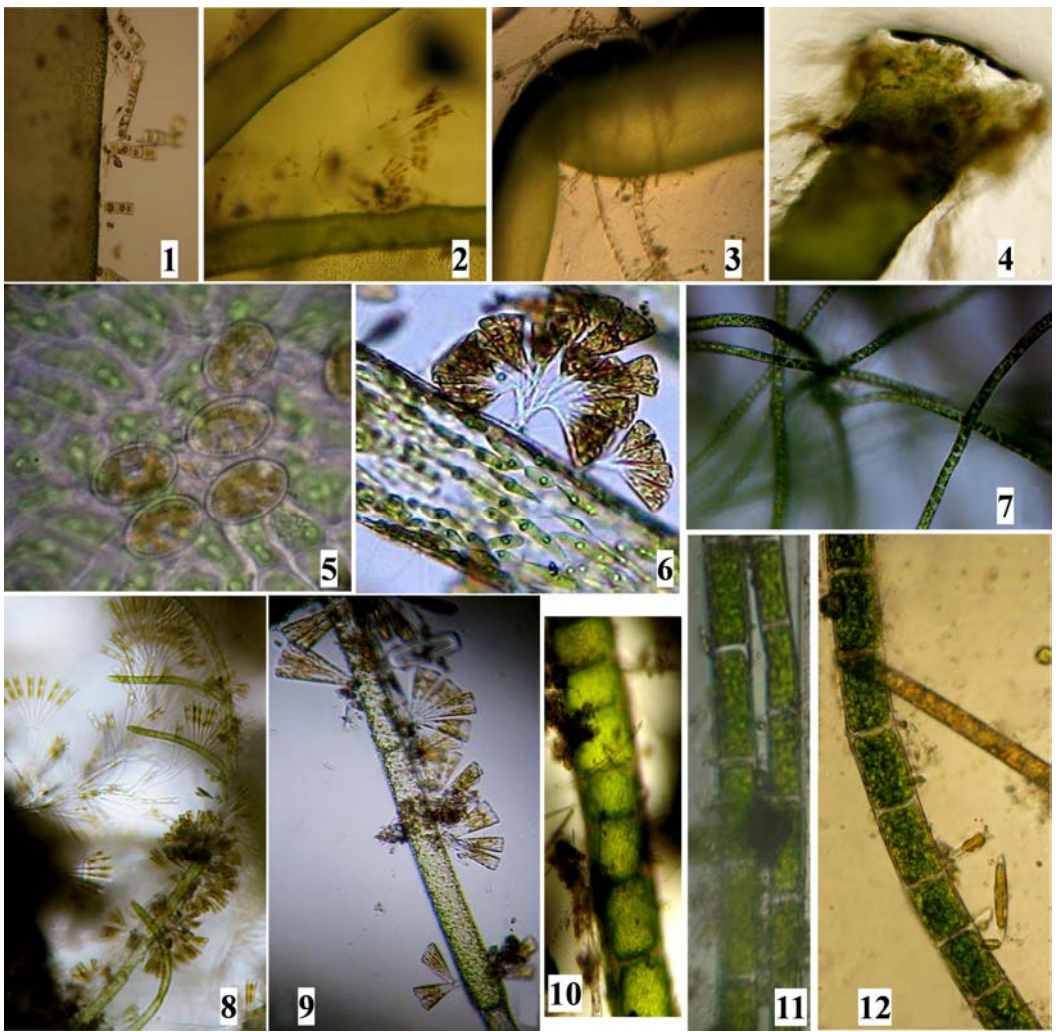


Табл. XII, рис. 1 – 12. Диатомовые водоросли: 1 – *Striatella unipunctata*; 2, 8 – *Licmophora flabellata*; 5 – *Cocconeis scutellum*; 6, 9 – *Licmophora abbreviata* в эпифитоне зелёных водорослей-макрофитов на стеклянных пластинах: 1 – 3 – фрагменты талломов и 4 – подошвы *Enteromorpha*; 7 – *Ulothrix implexa*, 10 – *Chaetomorpha*; 11 – *Rhizoclonium*; 12 – *Urospora* (СМ, ориг.)

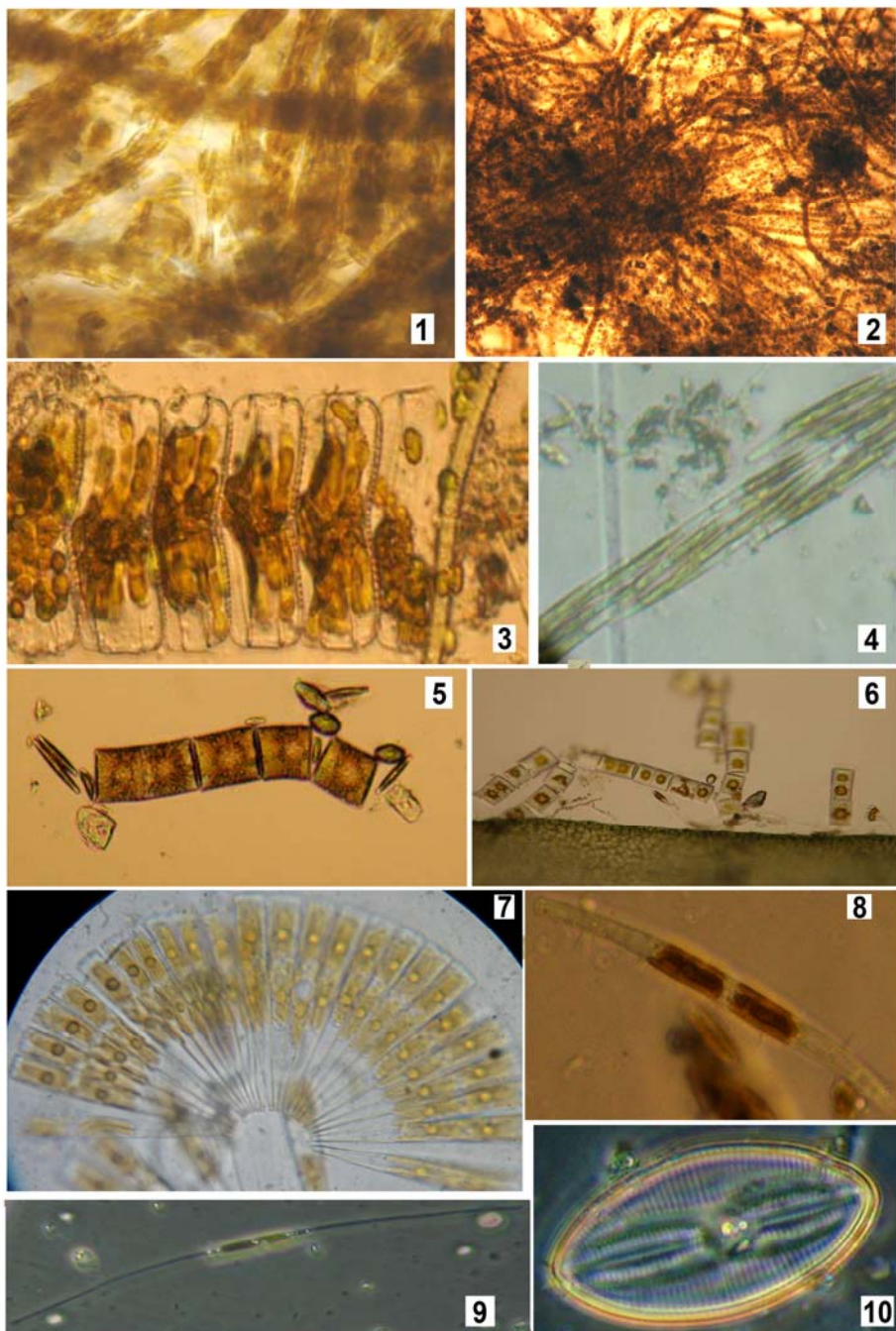


Табл. XIII, рис. 1 – 10. Диатомовые водоросли перифитона стеклянных пластин в разные сезоны года: колонии (1 – 7): *Berkeleya rutilans* (1), *Achnanthes longipes* и *B. rutilans* (2), *A. longipes* (3), *Bacillaria paxillifera* (4), *Striatella unipunctata* (5), *S. unipunctata* на поверхности зелёной водоросли *Enteromorpha* (6), *Licmophora flabellata* (7); одиночноживущие виды *Climaconeis inflexa* (8), *Cylandrotheca closterium* (9), *Lyrella abrupta* (10) (СМ, ориг)

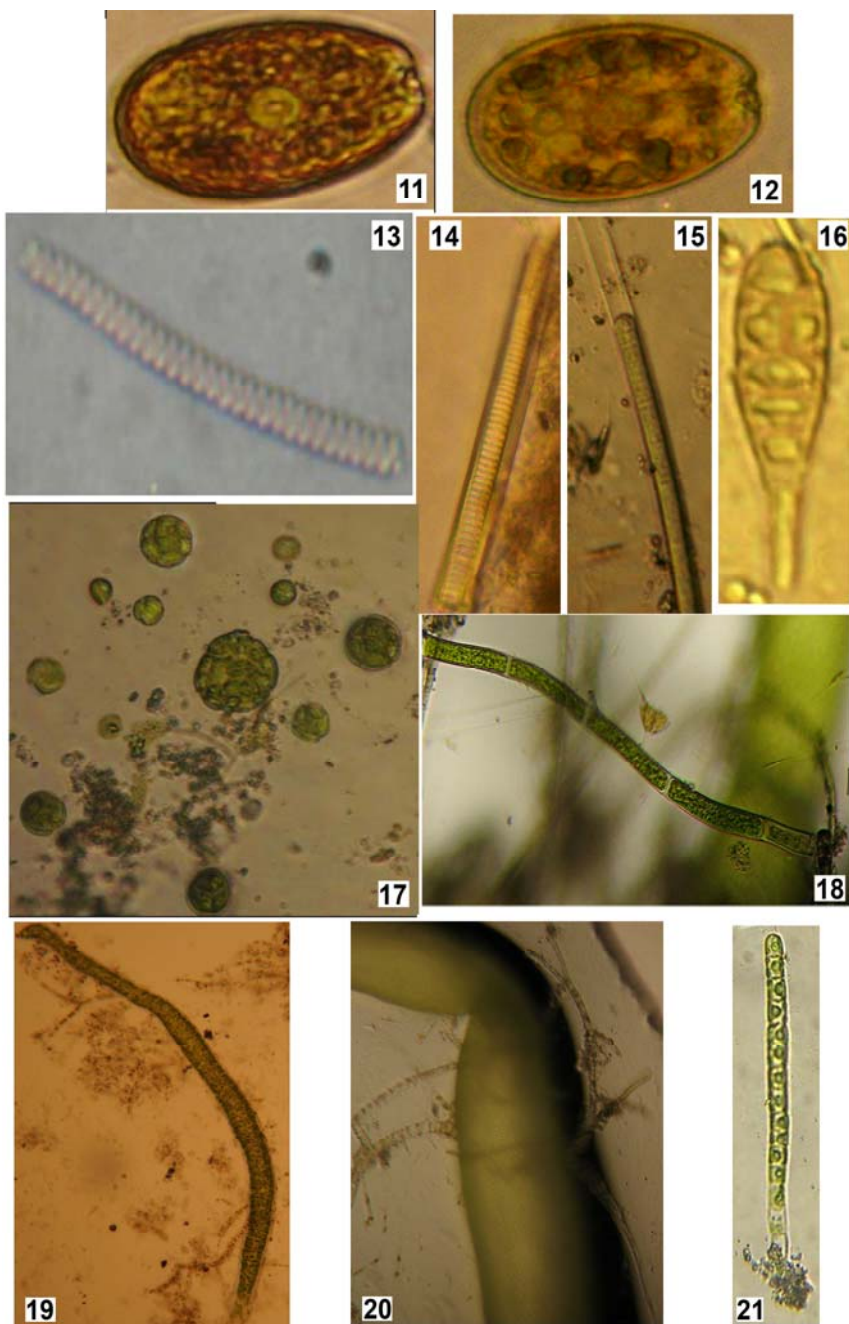


Табл. XIV, рис. 1 – 21. Микро- и макроводоросли перифитона стеклянных пластин: динофитовая водоросль *Prorocentrum lima* (11, 12); цианобактерии *Spirulina tenuissima* (13), *Phormidium* (14, 15), *Chamaecalyx swirenkoi* (16), *Myxosarcina sphaerica* (17); водоросли-макрофиты родов *Chaetomorpha* (18, 19), *Enteromorpha* (20) и *Ulothrix implexa* (21) (СМ, ориг.)

Табл. 29. Долговременная (накопительная) экспозиция стеклянных пластин (от 1 до 13 мес.) в Карантинной бухте Чёрного моря (2007 – 2008 гг.)

Дата экспозиции пластин	Температура воды, $t^{\circ}\text{C}$	Фитоперифитон * $W_{\text{сух.}}, \text{г}\cdot\text{м}^{-2}$	Микроводоросли	
			$N\cdot 10^3, \text{кл}\cdot\text{см}^{-2}$	$B, \text{мг}\cdot\text{см}^{-2}$
17.01 – 21.02.07	8,5	46,0	169,8	0,053
17.01 – 20.03.	9,0	648,0	2 180,8	0,543
17.01 – 08.04.	10,0	209,0	885,7	0,224
17.01 – 21.05.	18,0	41,0	914,4	0,131
17.01 – 21.06.	22,0	143,0	331,6	0,149
17.01 – 19.07.	25,0	148,0	401,5	0,176
17.01 – 21.08.	28,0	56,0	210,5	0,021
17.01 – 19.09.	21,0	122,0	121,9	0,132
17.01 – 22.10	18,0	66,0	89,7	0,012
17.01 – 20.11.	11,0	189,0	26,9	0,002
17.01 – 20.12.	10,5	102,0	412,6	0,119
17.01.07 – 2.01.08	9,0	173,0	977,2	0,466
17.01.07 – 1.02.08	6,0	-	2072,4	0,516

(* W) – сухая масса всего фитоперифитона; N – численность, B – биомасса.

На стёклах, простоявших в море 8 сут (с 14 по 21 февраля), видовой состав микроводорослей практически одинаков с предыдущим сроком, но численность сообщества возрастает почти в 4,5 раза, а в течение 11 сут – более чем в 10 раз (табл. 30).

Табл. 30. Обилие видов (S) и численность (N) микроводорослей и доминирующих видов перифитона стеклянных пластин при кратковременной и долговременной экспозиции в Карантинной бухте Чёрного моря (2007 – 2008 гг.)

Обилие видов, S	Численность, $N\cdot 10^3, \text{кл}\cdot\text{см}^{-2}$		Виды-доминанты
	сообщества	видов-доминант	
1	2	3	4
17.01 – 21.02.2007 г., $T = 8,5^{\circ}\text{C}$			
13	169,8	107,8 33,2	<i>Nitzschia hybrida f. hyalina</i> <i>Berkeleya rutilans</i>
17.01 – 20.03, $T = 9,0^{\circ}\text{C}$			
13	2 180,8	1 938,1	<i>B. rutilans</i>
17.01 – 18.04, $T = 10^{\circ}\text{C}$			
34	885,7	707,1	<i>Nitzschia tenuirostris</i>
17.01 – 21.05, $T = 18^{\circ}\text{C}$			
13	914,4	350,7 280,9	<i>Licmophora flabellata</i> <i>Cylindroteca closterium</i>
17.01 – 21.06, $T = 22^{\circ}\text{C}$			
16	331,6	62,4	<i>Striatella unipunctata</i>

1	2	3	4
17.01 – 19.07, T = 25°C			
12	401,5	68,5 64,9	<i>Amphora hyalina</i> <i>B. rutilans</i>
17.01 – 21.08, T = 28°C			
14	210,5	140,3 32,9 32,9	<i>Phormidium nigroviride</i> <i>C. closterium</i> <i>Parlibellus delognei</i>
17.01 – 19.09, T = 21°C			
8	121,9	54,9 33,5	<i>N. tenuirostris</i> <i>Licmophora abbreviata</i>
17.01 – 22.10, T = 18°C			
7	89,7	54,8	<i>N. tenuirostris</i>
17.01 – 20.11, T = 11°C			
4	26,9	13,4	<i>N. tenuirostris</i>
17.01 – 20.12, T = 10,5°C			
16	412,6	152,9	<i>Cylindroteca closterium</i>
17.01.2007 – 22.01.2008, T = 9°C			
18	977,2	483,6 104,1	<i>B. rutilans</i> <i>L. flabellata</i>
17.01.2007 – 21.02.2008, T = 6°C			
13	2072,4	771,0 575,8	<i>L. flabellata</i> <i>L. abbreviata</i>
14.02 – 18.0, T = 24,5°C			
6	49,3	27,4	<i>B. rutilans</i>
8	18,5	8,64	<i>L. abbreviata</i>
4	3,3	1,95	« «
Итого:14	23,7	-	-
14.02. – 21.02.2008, T = 6°C			
11	198,3	36,0	<i>B. rutilans</i>
10	41,2	9,0	<i>L. abbreviata</i>
8	76,7	35,6	<i>B. rutilans</i>
Итого:15	105,4	-	-
14.02 – 25.02.2008, T = 7,9°C			
15	275,3	111,2 62,8	<i>B. rutilans</i> <i>Melosira moniliformis</i>
14.02 – 29.02.2008, T = 7,5°C			
Водоросли-макрофиты родов <i>Ulothrix</i> , <i>Chaetomorpha</i> , <i>Ulva</i> и др.			

Сообщества эпифитона донной растительности

Ожерелье водорослей-макрофитов у побережья морей притягательно для заселения их различными моллюсками, ракообразными, рыбами и т. д. Н.В. Морозова-Водяницкая (1940) считала, что явление «эпифитизма» – поселения одного растения на другом – широко распространено не только среди наземных, но и среди морских растений. Термин «эпифитизм» стал применяться и для беспозвоночных животных, обрастающих водоросли-макрофиты, а «микроэпифитизм» – для микроводорослей, поселяющихся на макрофитах (Маккавеева, 1979).

Исследования микроводорослей эпифитона красных агароносных водорослей-макрофитов родов *Gracilaria*, *Phyllophora*, *Laurencia*, *Ceramium*, *Gelidium*, *Bangia*, *Rhodomenia*, *Polysiphonia* и других, бурых *Laminaria*, *Cystoseira*, *Punctaria* и зелёных *Ulva*, *Blidingia*, *Cladophora*, *Ulothrix*, а также морских трав показали, что их поверхность активно заселяется различными видами беспозвоночных животных и одноклеточных водорослей (табл. 31).

Эпифитон грацилярий

Красные водоросли рода *Gracilaria* Grev. часто доминируют в донных сообществах шельфа Чёрного моря и являются одними из ценных агароносов, перспективными объектами культивирования для получения из них агар-агара (Калугина-Гутник, 1978; Судына и др., 1994). Однако пищевые качества агара часто ухудшаются за счёт кремнезёмок (диатомовых водорослей), которые в отдельные сезоны года активно поселяются на поверхности водорослей-агароносов. В Казачьей бухте в районе Севастополя располагаются наибольшие скопления грацилярий *Gracilaria verrucosa* и *Gr. dura*, сосредоточенные в основном в восточной части бухты на илисто-песчаных и песчаных грунтах среди зарослей зостеры на глубине 3 – 8 м (Калугина-Гутник, Миронова, 1985; Мильчакова, 1989). Грацилярии вегетируют круглогодично, но в течение года численность и биомасса у *G. verrucosa* варьируют соответственно от 1 до 2392 экз.·м⁻² и от 0,1 до 889,4 г·м⁻², а у *G. dura* – от 1 до 420 экз.·м⁻² и от 0,8 до 870 г·м⁻² (Миронова, 2000а, б). Из многоклеточных водорослей здесь встречены также зелёные, красные и бурые водоросли-макрофиты (табл. 31), которые обрастают диатомовыми родов *Licmophora*, *Grammatophora*, *Achnanthes*, *Striatella*, *Tabularia*, относящимися к облигатным видам, занимающими самый верхний ярус заселения субстрата.

Табл. 31. Эпифитон грацилярий *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. и *Gr. dura* (C. Agardh) J. Agardh в Казачьей бухте Чёрного моря

Донная растительность*	Беспозвоночные животные**
Chlorophyta	<i>Bittium reticulatum</i> (Costa)
<i>Urospora penicilliformis</i> (Roth) Aresch. 1874	<i>Cytharella costata</i> (Pennant)
<i>Chaetomorpha aerea</i> (Dillw.) Kutz. 1843	<i>Gibbula adriatica</i> (Philippi)
<i>Cladophora sericea</i> (Huds.) Kutz. 1843	<i>Mytilaster lineatus</i> (Gmelin)
<i>Cl. albida</i> (Nees) Kütz. 1843	<i>Mohrensternia parva</i> (Costa)
Phaeophyta	<i>Nana donovani</i> (Risso)
<i>Cystoseira barbata</i> (Stackhouse) C. Agardh 1842	<i>Parvicardium exiguum</i> (Gmelin)
<i>Sphacelaria cirrosa</i> (Roth) Agardh 1824	<i>Rissoa venusta</i> Philippi
Rhodophyta	<i>Rissoa splendida</i> Eichw.
<i>Ceramium rubrum</i> (Hudson) C. Agardh 1811	<i>Setia valvatooides</i> Milachevitch
<i>Kylinia</i> sp.	<i>Tricolia pulla</i> Linné
<i>Polysiphonia subulifera</i> (C. Ag.) Harvey 1834	Infusoria
Magnoliophyta	Nematoda
<i>Zostera marina</i> L.	Polychaeta
<i>Z. noltii</i> Horn.	

(*) – определение И.К. Евстигнеевой, (**) – Е.Б. Маккавеевой и В.А. Гринцова.

Обилие брюхоногих моллюсков и представителей мейобентоса, обнаруженных в эпифитоне грацилярий, – довольно распространённое явление в море. Здесь в изобилии встречено более десяти видов моллюсков с преобладанием гастропод-фитофагов родов *Bittium* Grey, *Cythereella* Monterozato, *Rissoa* Desmarest, *Gibbula* Risso, а также инфузории, полихеты и нематоды (табл. 31, 32). Наибольшая численность беспозвоночных животных (238 экз.) обнаружена в августе на глубине 5 – 7 м при температуре воды 24°C в эпифитоне грацилярии с примесью цистозиры. Здесь преобладает брюхоногий моллюск *Rissoa splendida* (табл. 32), предпочитающий в качестве корма диатомовые водоросли (Гаевская, 1954, 1956).

Табл. 32. Сезонная динамика видового и количественного состава беспозвоночных животных и диатомовых водорослей в эпифитоне *Gracilaria verrucosa* в Казачьей бухте Чёрного моря, 1988 – 1989 гг.

Беспозвоночные животные				Грацилярия	Диатомовые		
Вид	Кол-во, экз.	W сух, г	W сыр, г	W сыр, г	S	N·10 ³ , кл. см ⁻²	B, мг·см ⁻²
1	2	3	4	5	6	7	8
17 мая 1988 г., 5–7 м, T = 13 °C							
<i>Bittium reticulatum</i>	38	-	-	-	-	-	-
<i>Gibbula adriatica</i>	1	-	-	-	-	-	-
<i>Morenchternia parva</i>	11	-	-	-	-	-	-
<i>Nana donavani</i> *	3	-	-	-	-	-	-
<i>Parvicardium exiguum</i> *	2	-	-	-	-	-	-
<i>Rissoa splendida</i>	1	-	-	-	-	-	-
<i>Rissoa venusta</i>	1	-	-	-	-	-	-
Итого:	57	1,626	-	13,0	13,0	77,4	0,1
4 июля, 1–3 м, T = 20°C							
<i>Bittium reticulatum</i>	11	-	-	-	-	-	-
<i>Gibbula adriatica</i>	1	-	-	-	-	-	-
<i>Morenchternia parva</i>	11	-	-	-	-	-	-
<i>Nana donavani</i> *	3	-	-	-	-	-	-
<i>Parvicardium exiguum</i> *	1	-	-	-	-	-	-
Итого:	27	0,675	-	35,0	10,0	24,7	0,03
4 июля, 5–7 м, T = 20°C							
<i>Bittium reticulatum</i>	7	-	-	-	-	-	-
<i>Rissoa splendida</i>	1	-	-	-	-	-	-
Итого:	8	-	-	19,0	13,0	26,2	0,05
24 августа, 1–3 м, T = 24°C							
<i>Bittium reticulatum</i>	5	-	-	-	-	-	-
<i>Rissoa venusta</i>	1	-	-	-	-	-	-
<i>Parvicardium exiguum</i> *	1	-	-	-	-	-	-
Итого:	7	-	-	2,5***	7	53,7	0,07
24 августа, 2,5 м, T = 24°C							
<i>Bittium reticulatum</i>	42	-	-	-	-	-	-
<i>Morenchternia parva</i>	14	-	-	-	-	-	-

Продолж. табл. 32

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Mytilaster lineatus</i> *	1	-	-	-	-	-	-
<i>Rissoa splendida</i>	179	-	-	-	-	-	-
<i>Tricolia pulla</i>	2	-	-	-	-	-	-
Итого:	238	5,404	10,0	55,0**	-	-	-
24 августа, 5–7 м, T = 24°C							
<i>Bittium reticulatum</i>	65	-	-	-	-	-	-
<i>Gibbula adriatica</i>	1	-	-	-	-	-	-
<i>Morenchternia parva</i>	13	-	-	-	-	-	-
<i>Nana donavani</i>	6	-	-	-	-	-	-
Молодь <i>Mytilus galloprovincialis</i>	1	-	-	-	-	-	-
Итого:	86	2,905	7,5	40,0	8	135,0	0,1
16 сентября, 1–3 м, T = 19°C							
<i>Bittium reticulatum</i>	38	-	-	-	-	-	-
<i>Gibbula adriatica</i>	1	-	-	-	-	-	-
<i>Morenchternia parva</i>	20	-	-	-	-	-	-
<i>Nana donavani</i> *	3	-	-	-	-	-	-
<i>Rissoa venusta</i> ⁺⁺	1	-	-	-	-	-	-
Итого:	63	2,0	4,5	40,0	17	29,62	0,05
16 сентября, 5–7 м, T = 19°C							
<i>Bittium reticulatum</i>	50	-	-	-	-	-	-
<i>Cytherea costata</i> *	1	-	-	-	-	-	-
<i>Gibbula adriatica</i>	1	-	-	-	-	-	-
<i>Morenchternia parva</i>	6	-	-	-	-	-	-
<i>Nana donavani</i> *	2	-	-	-	-	-	-
<i>Rissoa venusta</i> ⁺⁺	7	-	-	-	-	-	-
Итого:	67	-	4,5	15,0	18	73,6	0,12
25 октября, 5–7 м, T = 15°C							
<i>Bittium reticulatum</i>	37	-	-	-	-	-	-
<i>Gibbula adriatica</i>	2	-	-	-	-	-	-
<i>Morenchternia parva</i>	11	-	-	-	-	-	-
<i>Mytilaster lineatus</i> *	9	-	-	-	-	-	-
<i>Nana donavani</i> *	4	-	-	-	-	-	-
<i>Parvicardium exiguum</i> *	1	-	-	-	-	-	-
<i>Rissoa splendida</i> ⁺⁺	3	-	-	-	-	-	-
Итого:	67	2,0	2,5	20,0	14	22,3	0,09
2 декабря, 1–3 м, T = 11°C							
<i>Bittium reticulatum</i>	4	-	-	-	-	-	-
<i>Nana donavani</i> *	1	-	-	-	-	-	-
<i>Rissoa venusta</i> ⁺⁺	3	-	-	-	-	-	-
Итого:	8	-	0,605	30,0	16	3,9	0,01
27 января 1989 г., 5–7 м, T = 7°C							
<i>Bittium reticulatum</i>	7	-	-	-	-	-	-
<i>Morenchternia parva</i>	3	-	-	-	-	-	-
<i>Mytilaster lineatus</i> *	2	-	-	-	-	-	-
Итого:	14	0,33	2,5	10,0	6	3,2	0,004

(⁺⁺) – животные, употребляющие в пищу диатомовые водоросли, (*) – не фитофаги, (**) – грацилярия + цистозира, (***) – грацилярия + кладофора + хетоморфа. Определение видов беспозвоночных животных выполнены Е.Б. Маккавеевой и В.А. Гринцовым.

**Сезонная динамика видового состава, численности и биомассы
диатомовых водорослей эпифитона грацилярий**

Видовой состав микроводорослей эпифитона черноморских грацилярий *Gracilaria dura* и *G. verrucosa*, а также фракции подстилающего илистого грунта, на котором произрастают пласты грацилярий, исследовали в Казачьей бухте в течение годового цикла с января 1988 по январь 1989 гг. В эпифитоне грацилярий обнаружено 94 вида, разновидностей и форм водорослей отдела Bacillariophyta, в том числе на грунте под их пластинами – 47 (табл. 33).

Табл. 33. Диатомовые водоросли эпифитона грацилярий и грунта Казачьей бухты Чёрного моря в разные сезоны года (1987 – 1989 гг.)

Видовой состав	Ил	<i>Gracilaria verrucosa</i> + <i>G. dura</i>			
		Зима	Весна	Лето	Осень
1	2	3	4	5	6
BACILLARIOPHYTA					
<i>Achnanthes brevipes</i> var. <i>brevipes</i>	+	+	+	+	-
<i>A. brevipes</i> var. <i>intermedia</i>	+	+	+	+	-
<i>A. longipes</i>	+	+	+	+	+
<i>A. pseudogroenlandica</i>	-	-	+	+	-
<i>A. septata</i>	-	-	-	+	-
<i>Amphora helensis</i>	-	-	+	+	+
<i>A. hyalina</i>	+	+	+	+	+
<i>A. laevis</i>	+	+	-	-	-
<i>A. ocellata</i>	-	-	+	-	-
<i>A. parvula</i>	-	+	+	+	+
<i>A. proteus</i>	-	-	-	-	+
<i>A. terroris</i>	+	-	+	-	-
<i>Ardissonea baculus</i>	+	+	+	+	+
<i>A. crystallina</i>	+	-	-	-	+
<i>A. robusta</i>	-	-	-	-	+
<i>Bacillaria socialis</i> var. <i>baltica</i>	-	-	-	+	+
<i>Berkeleya rutilans</i>	+	+	+	+	+
<i>Campylodiscus</i> sp.	+	+	+	-	+
<i>Catacombis gaillonii</i>	-	+	-	-	-
<i>Cocconeis costata</i>	+	+	+	+	+
<i>C. distans</i>	+	-	-	-	+
<i>C. maxima</i>	+	+	+	-	+
<i>C. pediculus</i>	-	+	+	-	-
<i>C. scutellum</i> var. <i>scutellum</i>	+	+	+	+	+
<i>C. speciosa</i>	-	-	+	+	+
<i>Craticula halophila</i> var. <i>halophila</i>	-	+	-	-	-
<i>C. halophila</i> var. <i>convergens</i>	+	+	+	+	+
<i>Cyclotella</i> sp.	-	-	+	-	-
<i>Cylindrotheca closterium</i>	+	+	+	+	+
<i>Cymbella</i> sp.	-	+	-	+	+
<i>Diploneis didyma</i>	+	-	-	-	+
<i>D. subadvena</i>	+	-	-	-	+
<i>Carinasigma rectum</i>	-	+	-	+	-

Продолж. табл. 33

1	2	3	4	5	6
<i>Entomoneis paludosa</i>	+	+	+	+	+
<i>Fallacia forcipata</i>	+	+	-	+	-
<i>Grammatophora marina</i>	-	+	+	+	+
<i>Gr. serpentina</i>	+	+	-	-	+
<i>Gr. spinosa</i>	+	-	-	-	+
<i>Gomphonema</i> sp.	+	+	-	-	+
<i>Gyrosigma prolongatum</i> var. <i>closterioides</i>	+	-	+	-	+
<i>Halamphora coffeiformis</i>	-	+	+	+	+
<i>H. exigua</i>	-	+	+	-	-
<i>H. granulata</i> var. <i>costata</i>	+	+	+	-	-
<i>Hyalodiscus scoticus</i>	-	+	+	-	-
<i>Licmophora abbreviata</i>	-	+	-	+	+
<i>L. dalmatica</i>	-	+	+	+	+
<i>L. flabellata</i>	-	+	+	+	+
<i>L. gracilis</i>	+	-	+	-	-
<i>Lyrella abrupta</i>	+	-	-	-	+
<i>L. lyroides</i>	+	-	-	-	+
<i>Mastogloia</i> sp.	+	+	+	+	+
<i>Melosira moniliformis</i> var. <i>moniliformis</i>	+	+	+	+	+
<i>M. moniliformis</i> var. <i>suboglosa</i>	+	+	+	-	-
<i>Navicula ammophila</i> var. <i>intermedia</i>	+	+	+	+	+
<i>N. bottnica</i>	-	-	-	+	-
<i>N. directa</i>	-	-	+	-	-
<i>N. menisculus</i>	-	-	+	-	-
<i>N. palpebralis</i> var. <i>palpebralis</i>	-	+	-	-	-
<i>N. palpebralis</i> var. <i>semiplena</i>	-	+	-	-	-
<i>N. pennata</i> var. <i>pontica</i>	-	+	+	-	-
<i>Navicula</i> sp.	+	+	+	+	-
<i>Nitzschia hybrida</i> var. <i>hybrida</i>	+	+	+	-	+
<i>N. hybrida</i> f. <i>hyalina</i>	+	+	+	+	-
<i>N. lanceolata</i>	-	+	+	+	+
<i>N. longissima</i>	-	+	+	-	+
<i>N. rupestris</i>	-	+	+	+	+
<i>N. sigma</i> var. <i>sigma</i>	-	-	+	-	-
<i>N. sigma</i> var. <i>intercedens</i>	+	+	-	-	-
<i>N. tenuirostris</i>	+	+	+	+	+
<i>N. vidovichii</i>	-	-	-	-	+
<i>Nitzschia</i> sp.	-	-	-	+	-
<i>Odontella aurita</i>	-	-	-	-	+
<i>Parlibellus delognei</i>	-	+	+	+	+
<i>Pinnularia</i> sp. 1	+	-	+	-	-
<i>Pinnularia</i> sp. 2	-	-	+	-	-
<i>Plagiogramma staurophorum</i>	-	-	+	-	-
<i>Plagiotropis lepidoptera</i>	-	-	+	-	-
<i>Planothidium hauckianum</i> var. <i>hauckianum</i>	-	-	+	-	-

1	2	3	4	5	6
<i>Pl. hauckianum</i> var. <i>elliptica</i>	-	-	+	-	-
<i>Pleurosigma elongatum</i>	+	+	-	+	-
<i>Pl. formosum</i>	+	+	+	-	-
<i>Pleurosigma</i> sp.	+	+	+	+	-
<i>Psammodictyon constrictum</i>	-	+	+	-	-
<i>Pseudo-nitzschia delicatissima</i> *	-	+	+	+	-
<i>Rhabdonema adriaticum</i>	+	+	-	+	+
<i>Rhopalodia gibberula</i>	-	+	-	+	+
<i>Seminavis ventricosa</i>	-	+	+	-	+
<i>Skeletonema costatum</i> *	+	+	+	-	+
<i>Striatella interrupta</i>	-	-	+	-	+
<i>St. unipunctata</i>	+	+	-	+	+
<i>Tabularia fasciculata</i>	-	+	+	-	+
<i>T. tabulata</i>	-	+	+	-	+
<i>Toxarium undulatum</i>	+	+	+	+	+
<i>Triceratium antediluvianum</i>	+	-	-	-	-
<i>Tryblionella marginulata</i>	+	+	-	+	-
Итого:	47	61	63	44	54

В целом на грунте и поверхности талломов грацилярий по сезонам года количество встреченных видов различается незначительно. Наибольшее количество найдено зимой ($S = 61$) и весной ($S = 62$); особенно интенсивное развитие микроводорослей отмечено в апреле при температуре воды в море 12°C на глубине 5 – 7 м. Разнообразие условий обитания грацилярий сказалось и на широком спектре доминирующих видов ($S = 26$ видов) микроводорослей, обнаруженных на их талломах (табл. XV, XVI), из них 23 вида встречены во все сезоны года, 13 являются широко распространёнными не только в Чёрном море, но и в других морях Мирового океана. В эпифитоне грацилярий и на илистом субстрате круглогодично отмечено 14 общих видов, из них 12 обитают по всему морю (рис. 30).

Около 50 видов, обнаруженных на грацилярии, встречены и на других природных субстратах. Например, крупнопанцирные особи *Toxarium undulatum*, массово развивающиеся в эпифитоне грацилярий на глубине 5 – 7 м, встречаются и в илистом грунте, внося существенный вклад в биомассу микрофитобентоса Казачьей бухты. Часто, хотя и единично, встречаются виды родов *Gyrosigma*, *Diploneis*, *Lyrella*, *Pleurosigma*, *Entomoneis* и др., характерные для рыхлых грунтов.

Во время зимних штормов при интенсивном перемешивании рыхлых грунтов на мелководье на талломах водорослей оседают илстые фракции, что значительно повышает видовое обилие микроводорослей и их количественные показатели. В феврале в суспензии, смытой с грацилярий, доминирует центрическая диатомея *Skeletonema costatum*, составляющая 30 % общей численности микроводорослей эпифитона. Несмотря на то, что это вид относится к планктонным водорослям, его споры отмечены в илисто-песчаных грунтах Чёрного моря, а вегетация приурочена к зимнему и ранневесеннему сезону, т. е. к периоду пониженных температур и низкой освещённости воды в море.

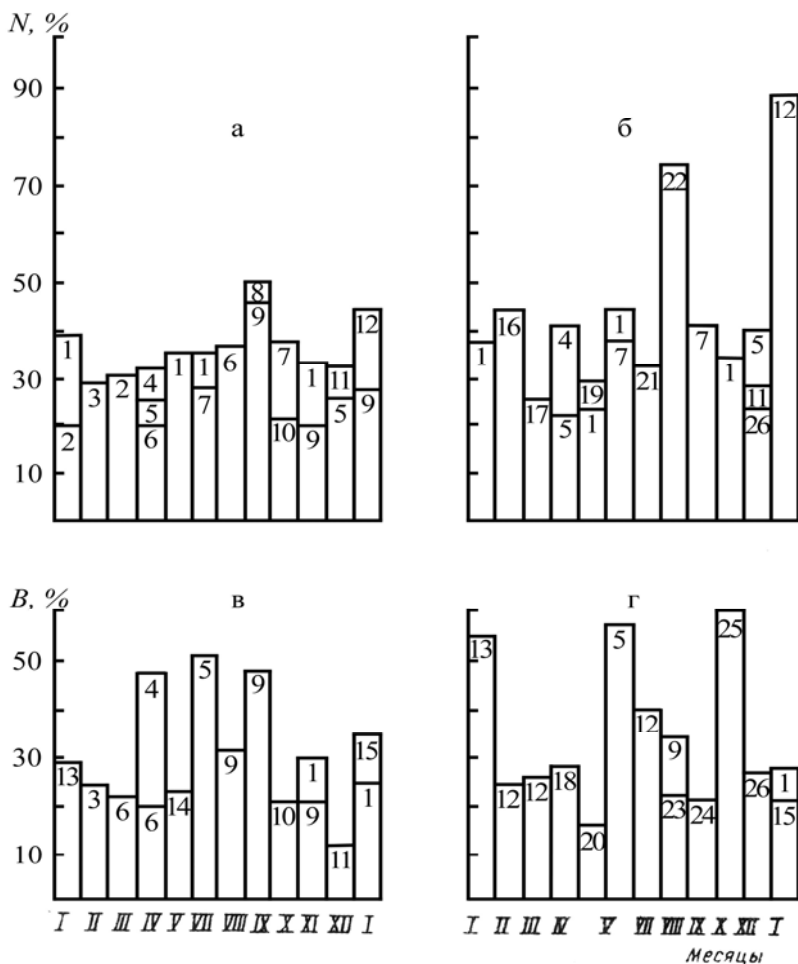


Рис. 30. Состав доминирующих видов диатомовых водорослей по численности (а, б) и биомассе (в, г) в эпифитоне *Gracilaria verrucosa* из Казачьей бухты на глубинах 1 – 3 м (а, б) и 5 – 7 м (в, г), 1988 – 1989 гг.: 1 – *Berkeleya rutilans*; 2 – *Cocconeis costata*; 3 – *Skeletonema costatum*; 4 – *Pseudonitzschia delicatissima*; 5 – *Navicula ammophila* var. *intermedia*; 6 – *Cylindrotheca closterium*; 7 – *Licmophora dalmatica*; 8 – *Nitzschia* sp.1; 9 – *Cocconeis scutellum*; 10 – *Halamphora coffeiformis*; 11 – *Gomphonemopsis pseudexigua*; 12 – *Toxarium undulatum*; 13 – *Nitzschia lanceolata*; 14 – *Nitzschia* sp.2; 15 – *Tabularia fasciculata*; 16 – *Entomoneis paludosa*; 17 – *Navicula directa*; 18 – *Licmophora abbreviata*; 19 – *Gyrosigma prolongatum* var. *closterioides*; 20 – *Plagiotropis lepidoptera*; 21 – *Pleurosigma elongatum*; 22 – *Nitzschia* sp. 3; 23 – *Navicula* sp.; 24 – *Bacillaria socialis* var. *baltica*; 25 – *Ardissonea crystallina*; 26 – *Grammatophora marina*

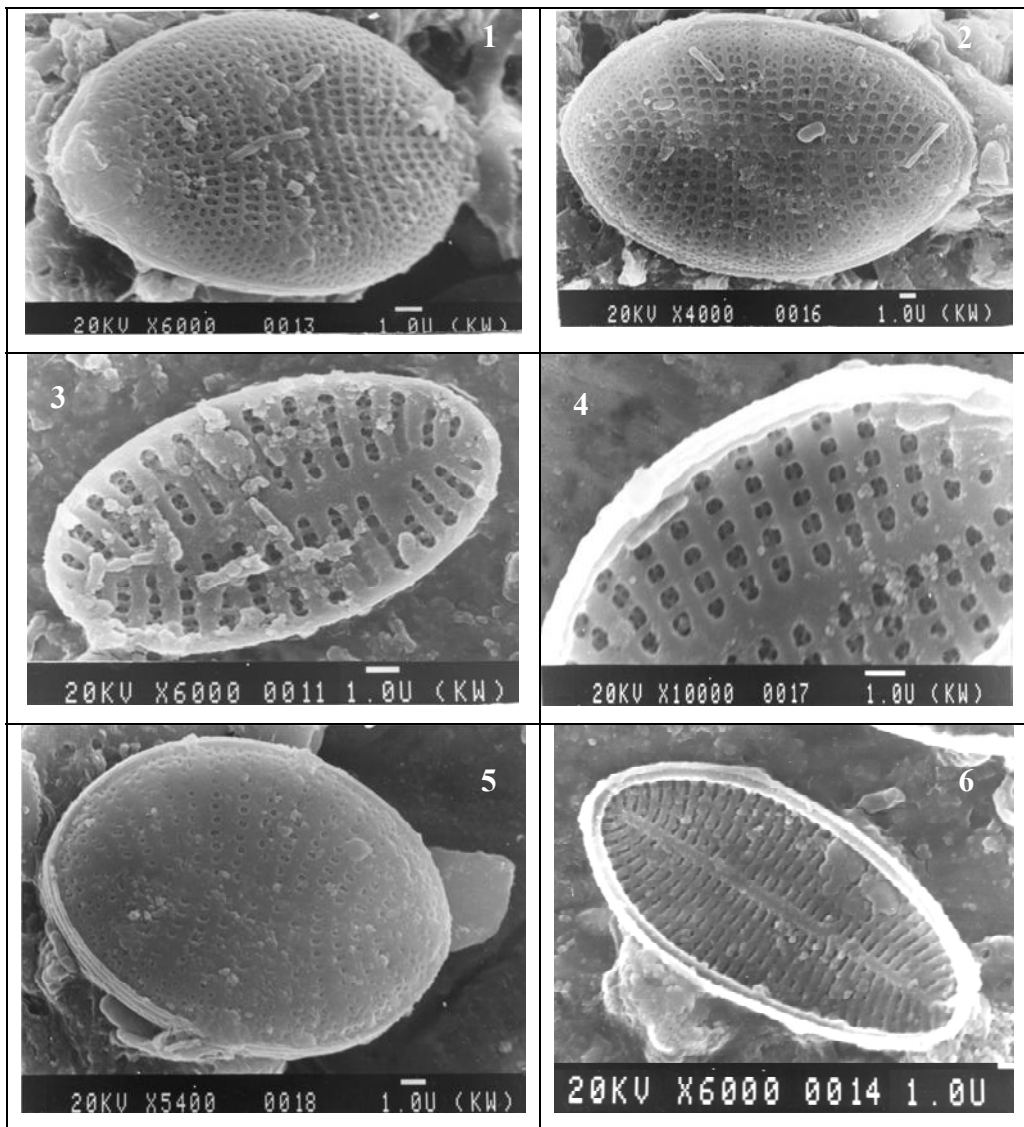


Табл. XV, рис. 1 – 6. Диатомовые водоросли эпифитона грацилярии *Gracilaria verrucosa* из Казачьей бухты с глубины 5 м: 1, 2 – *Cocconeis scutellum*; 3, 4 – *C. speciosa*, фрагмент верхней створки (4); 5 – *C. distans*; 6 – *C. placentula* var. *euglypta* (СЭМ, ориг.)

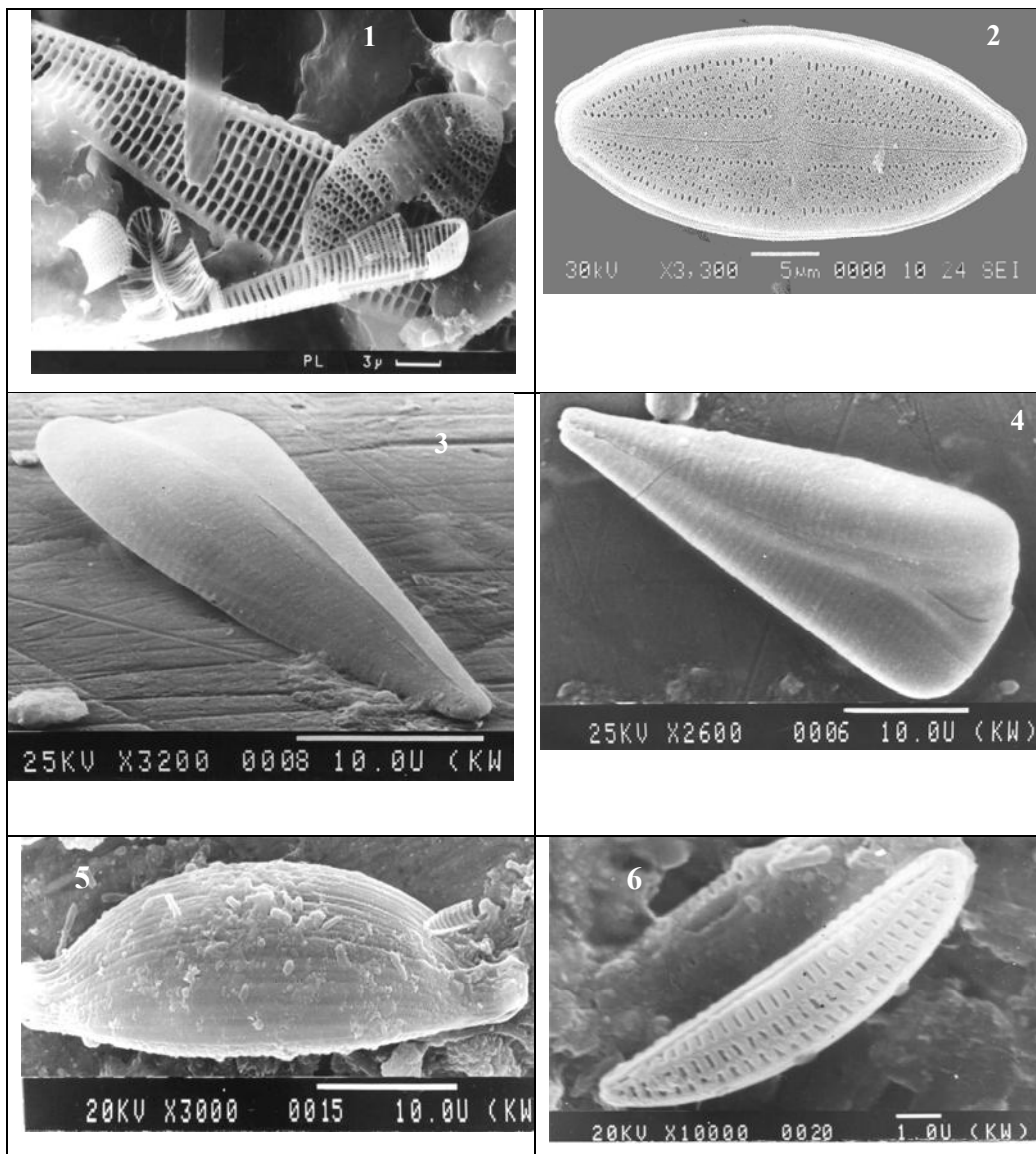


Табл. XVI, рис. 1 – 6. Диатомовые водоросли эпифитона грацилярии *Gracilaria verrucosa* 1 – *Cocconeis costata* и фрагменты панцирей диатомей; 2 – *Trachyneis aspera*; 3, 4 – *Licmophora abbreviata* (створка и панцирь); 5 – *Halamphora coffeiformis*; 6 – *Amphora helensis* Giffen (СЭМ, ориг.)

В этот период в эпифитоне грацилярий обильно вегетируют колониальные водоросли. Массового развития в январе достигает *Nitzschia hybrida* f. *hyalina*, широко распространённая у крымских берегов. У поверхности воды отмечено большее число видов, чем на глубине 5 – 7 м, поскольку зимнее сообщество микроводорослей состоит в основном из светлюбивых видов, активно заселяющих не только поверхность макрофита-базифита, но и макроэпифиты.

Количественное распределение диатомовых водорослей эпифитона грацилярии зависит от их видовой структуры, которая изменяется в соответствии с

сезонной сменой видового состава микрофитов в сообществе, и отчасти, с глубиной обитания макрофита-базифита. Зимний комплекс (январь – начало марта) микроэпифитона грацилярий представлен 47 видами с высоким значением индекса видового разнообразия ($H = 3,03$) при колебаниях средних значений численности от 6,14 до $191,4 \cdot 10^3$ кл.·см⁻² и биомассы от 0,008 до $0,47$ мг·см⁻² (табл. 34).

Табл. 34. Средние значения численности (N), биомассы (B), обилия видов (S), индекса видового разнообразия (H) микроводорослей эпифитона грацилярий Казачьей бухты Чёрного моря в разные сезоны 1988 – 1989 гг.

Время года	$T, ^\circ\text{C}$	$N \cdot 10^3$ кл.·см ⁻²	$B, \text{мг} \cdot \text{см}^{-2}$	S	H
Зима (январь – начало марта)	5,0 – 9,0	62,3 (6,14 – 191,4)	0,16 (0,008 – 0,47)	47	3,03
Весна (конец марта – середина мая)	10,0 – 13,0	204,3 (22,7 – 366,3)	0,29 (0,028 – 0,82)	43	2,76
Лето (конец мая – сентябрь)	12,0 – 24,0	52,4 (20,2 – 135,0)	0,066 (0,027 – 0,097)	45	2,65
Осень (октябрь – декабрь)	18,0 – 13,0	61,8 (5,5 – 255,0)	0,07 (0,08 – 0,12)	55	2,85

Весенний комплекс (март – апрель) представлен 43 видами с доминированием по численности и биомассе *Navicula amorphila* var. *intermedia*, *Cylindrotheca closterium* и *Pseudo-nitzschia delicatissima*. Однако индекс видового разнообразия ($H = 2,76$) ниже, чем зимой (табл. 34). В зависимости от глубины обитания макрофита по биомассе и численности преобладают пеннатные диатомеи *Navicula directa*, *Berkeleya rutilans*, *Gyrosigma prolongatum* var. *closterioides*, *Licmophora abbreviata*, которые в середине марта составляют основу биомассы микроэпифитона на всех глубинах. В этот сезон сообщество микроводорослей характеризуется максимальными количественными показателями, по сравнению с другими сезонами года, пик численности ($366,3 \cdot 10^3$ кл. см⁻²) и биомассы ($0,82$ мг·см⁻²) в эпифитоне грацилярии в Казачьей бухте отмечен в конце марта (табл. 34), а их средние значения ($204,3 \cdot 10^3$ кл. см⁻² и $0,29$ мг·см⁻²) несколько ниже, чем в эпифитоне Карантинной бухты.

Летний комплекс (май – сентябрь) микроводорослей по своим количественным и качественным показателям не отличается стабильностью, что связано с разнообразием экологических условий за счет растянутого теплого сезона, характерного для Чёрного моря. С увеличением температуры воды от 12°C (в середине мая) до 24°C (в августе) и инсоляции в море средние значения численности ($52,4 \cdot 10^3$ кл. см⁻²) и биомассы ($0,066$ мг·см⁻²) диатомовых по сравнению с весной значительно снижаются (табл. 35, рис. 31). Их значения в весенне-летний сезон выше на нижних глубинах (рис. 32). В летнее время основными видами являются представители родов *Nitzschia* и *Cylindrotheca*, количественные значения которых на малых глубинах снижаются в 2 раза по сравнению с большими глубинами.

Летом численность клеток в эпифитоне макрофитов снижается, так как у них идёт активный рост талломов, на которых слабо поселяются микрофиты. Летнее снижение численности и биомассы диатомовых (рис. 33) можно объяснить не только влиянием высокой инсоляции и температуры воды на мелководье, но и их выеданием эпифитными беспозвоночными в основном брюхоногими моллюсками *Bittium reticulatum*, *Morenchternia parva*, *Nana donovani*, *Rissoa splendida*, *R. venusta*.

Кроме того, заросли макрофитов привлекают массу других беспозвоночных и рыб, способных значительно снижать численность микроводорослей.

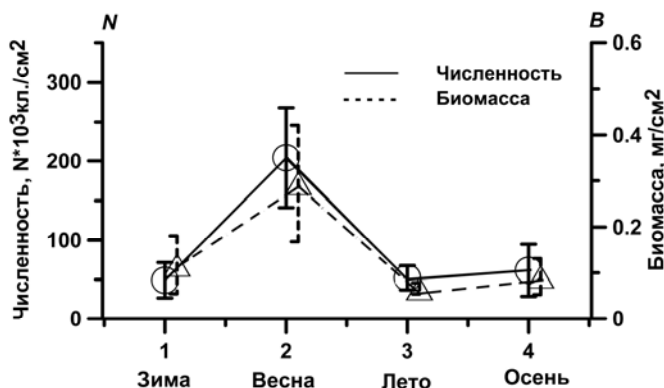


Рис. 31. Средние значения численности (N) и биомассы (B) диатомовых в эпифитоне *Gracilaria verrucosa* Казачьей бухты в 1988 – 1989 гг.

Табл. 35. Средние значения численности и биомассы микроводорослей эпифитона *Gracilaria verrucosa* в Казачьей бухте на разных глубинах

Сезон года	Численность, $N \cdot 10^3$, кл. см ⁻²		Биомасса, B , мг·см ⁻²	
	1 – 3 м	5 – 7 м	1 – 3 м	5 – 7 м
Зима (январь-февраль)	39,0	26,9	0,140	0,096
Весна (март-апрель)	231,2	331,5	0,155	0,665
Лето (май-сентябрь)	32,7	65,7	0,042	0,085
Осень (октябрь-декабрь)	94,9	22,0	0,118	0,062

$N \cdot 10^3$, кл·см⁻²

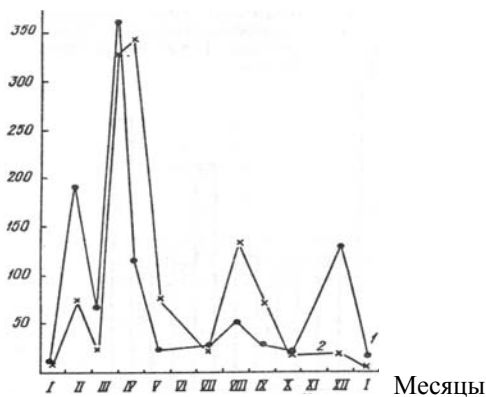


Рис. 32. Сезонная динамика средних значений численности (N) диатомовых в эпифитоне *Gracilaria verrucosa* на глубинах 1 – 3 м (1) и 5 – 7 м (2) в Казачьей бухте Чёрного моря

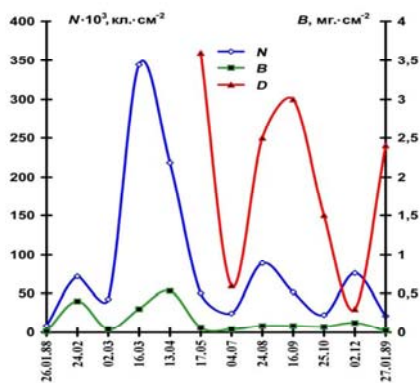


Рис. 33. Сезонная динамика численности и биомассы (B) диатомовых и биомассы (D) беспозвоночных в эпифитоне *Gracilaria verrucosa* в Казачьей бухте

И всё же после выедания диатомовых водорослей консументами, численность микроэпифитов может восстановиться за счёт доминирующих форм (Маккавеева, 1979; Рябушко, 1993а; Castenholz, 1961; Nicotri, 1977; Medlin, 1980; Smith et al., 1985). В конце летнего сезона происходит массовое отмирание старых талломов макрофитов, концентрация биогенных элементов в море снижается. Осенью увеличение обилия видов ($S = 55$) диатомовых проходит на фоне понижения температуры и освещённости воды в море. И хотя в сентябре ещё встречаются виды летнего комплекса из родов *Cocconeis*, *Amphora*, *Nitzschia*, но в октябре – декабре они вытесняются видами зимнего сезона. Средние значения численности ($61,8 \cdot 10^3$ кл.·см⁻²) и биомассы ($0,07$ мг·см⁻²) микрофитов имеют сходные величины с зимними месяцами. Однако при близких значениях температуры воды в море осенью и зимой средняя биомасса диатомовых ниже за счёт увеличения численности мелких клеток. Таким образом, зимне-весенний сезон характеризуется более высокой численностью популяций диатомовых, а в летне-осенний период её значения снижаются в 6 – 7 раз. Одновременное изучение динамики численности и биомассы диатомовых и беспозвоночных животных эпифитона грацилярии показало, что динамика сырой массы эпифитных животных на талломах грацилярии находится в фазе с динамикой биомассы диатомовых (рис. 33). В целом в течение года в эпифитоне грацилярий численность и биомасса диатомовых водорослей варьируют от $5,5 \cdot 10^3$ до $366,3 \cdot 10^3$ кл.·см⁻² и от 0,01 до 0,82 мг·см⁻² при их средних значениях $(86,20 \pm 40,86) \cdot 10^3$ кл.·см⁻² ($0,136 \pm 0,072$) мг·см⁻², соответственно, которые близки эпилитону (см. табл. 24).

На основе данных о годовой динамике сырой массы диатомовых эпифитона грацилярии и самого макрофита-базифита оценен вклад микроводорослей в общую продукцию автотрофных организмов. Наибольшее соотношение значений биомассы диатомовых ($W1$) и грацилярии ($W2$) достигает весной при интенсивном развитии диатомовых, минимальное – летом, в период высокой температуры воды в море (рис. 34), в то время как развитие макрофита-базифита наблюдается в обратной последовательности.

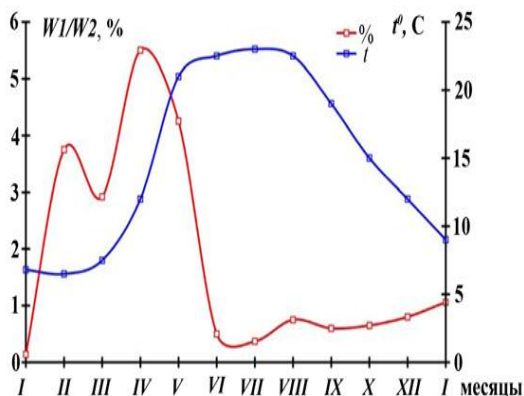


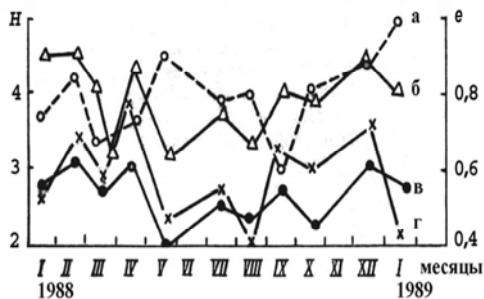
Рис. 34. Сезонная динамика соотношений биомассы (%) диатомовых водорослей ($W1$) и грацилярии ($W2$) при температуре воды (t) в Казачьей бухте в течение 1988 – 1989 гг.

Средние величины сырой массы диатомовых в эпифитоне грацилярии составляют около 1,0 % общей сырой массы макрофита-базифита. Максимальная доля биомассы диатомовых от сырой массы грацилярии составляла 6,2 % в апреле на глубине 5 – 7 м, минимальная (0,07 %) – в январе и декабре на 1 – 3 м. Летом и осенью значения биомассы выше (0,2 – 0,9 %), но ниже весенних величин (0,2 – 6,2 %). Таким образом, количественные показатели структуры сообществ микроводорослей эпифитона грацилярий варьируют с глубиной в зависимости от сезона года, при этом максимальные значения численности и биомассы микрофитов отмечены весной, обилия видов – осенью, а индексы видового разнообразия имеют сходство зимой и осенью.

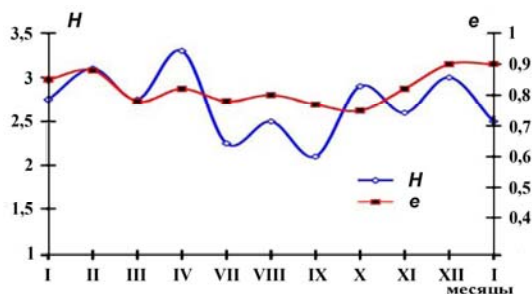
Структура микроэпифитона грацилярий

Количественные показатели структуры сообществ позволяют описать особенности развития как отдельных популяций микроводорослей, так и всего сообщества в целом. Изменение структуры диатомового сообщества эпифитона грацилярии в сезонном аспекте на разных глубинах показано на рис. 30. Количественные показатели структуры сообщества имеют высокие значения, а коэффициент выровненности видов Пиелу ($e = 0,72$) – самый низкий для всех сезонов года. Среднегодовые значения индекса видового разнообразия ($H = 2,83$) и коэффициента выровненности видов ($e = 0,83$) довольно высокие и меняются в зависимости от сезона года и глубины обитания водорослей (рис. 35).

Зимой наибольшее видовое обилие ($S = 47$) отмечено при индексе разнообразия $H = 3,03$. Весной максимальное число видов ($S = 23$) зарегистрировано в апреле на глубине 5 – 7 м. Летом индекс видового разнообразия (H) диатомовых водорослей варьирует от 3,18 до 3,49, его значения снижаются на всех глубинах, а коэффициент выровненности видов в сообществе достигает максимальной величины ($e = 0,84$). В течение года общность видового состава диатомей между глубинами 1 – 3 и 5 – 7 м в среднем не превышает 60 % (рис. 35А, Б). Осенью со снижением температуры воды в море вновь наблюдается интенсивное развитие микроводорослей, но слабее, чем весной. Индекс видового разнообразия ($H = 3,34$) и коэффициент выровненности видов ($e = 0,83$) остаются всё ещё высокими (рис. 35 Б), в то время как число видов уменьшается.



А



Б

Рис. 35А, Б. Сезонная динамика индекса видового разнообразия (H – оси а, б) и коэффициента выровненности видов Пиелу (e – оси в, г) сообщества диатомовых эпифитона *Gracilaria verrucosa* в Казачьей бухте по глубинам (А): 1 – 3 м (а, в), 5 – 7 м (б, г) и их усреднённые значения по глубинам (Б)

Перестройка сообществ микроводорослей происходит в основном за счёт смены одиночных видов диатомей колониальными формами, а также появления массовых видов зимнего и летнего комплексов, которые встречаются в Чёрном море круглогодично, но доминируют в отдельные месяцы года.

Следовательно, сезонные колебания количественных характеристик диатомовых водорослей эпифитона грацилярий обусловлены не только годовым ходом температуры воды в море, освещённостью и глубиной обитания, содержанием соответствующих биогенных элементов в воде, но и в значительной степени определяются циклами развития микро- и макроводорослей, фактором их выедания брюхоногими моллюсками, которые контролируют численность популяций пер-

вичных продуцентов, а также наличием сопутствующих макрофиту-базифиту (в данном случае грацилярии) некоторых видов макроэпифитов, которые предпочитают заселяются диатомовыми водорослями. Для того, чтобы управлять процессами культивирования макроводорослей, важно знать биологию и условия развития макрофита и его эпифитов. Поэтому сезонные изменения видового и количественного состава диатомовых водорослей в эпифитоне грацилярий *G. verrucosa* и *G. dura* изучались нами не только в местах их естественного поселения, но и при экспериментальном выращивании в подвесных садках в море, а также при лабораторном культивировании.

Микроэпифитон в условиях выращивания грацилярий в подвесных садках в море

Одним из примеров экстенсивного выращивания макроводорослей в природных условиях является культивирование *Gracilaria verrucosa* и *G. dura* в подвесных садках в море, установленных в толще воды на выходе из Казачьей бухты на глубине от 1 до 6 м. Садки выполнены в виде сетчатых гирлянд из полиэтилена, которые выставляли в летне-осенний и осенне-зимний сезоны при плотности посадки грацилярий $1 \text{ кг}\cdot\text{м}^{-2}$ с исходной биомассой 50 г на каждый садок: с мая по декабрь 1987 г. и с января по февраль 1988 г. на различные по длительности сроки: I – с 25.08 по 15.09.1987 г. (6 м); II – 28.08 – 14.10 (4 м); III – 28.08 – 21.10 (4 м); IV – 28.08 – 17.11 (1 м); V – 28.08 – 17.12 (4 м); VI – 21.01 – 3.02. 1988 г. (4 м).

При экстенсивном культивировании в море в летне-осенний сезон оба вида грацилярии характеризуются наиболее активным ростом в течение 1 – 2 мес. (в начале осени и до октября – ноября). В среднем слоевища *G. verrucosa* обладают более высокими темпами роста, чем таковые *G. dura*. Сравнение средней скорости роста двух видов грацилярии на глубинах 1 и 6 м показало, что они лучше росли на меньшей глубине. Осенью в период штормов, особенно на небольшой глубине, происходит обрыв нарастающей массы макрофита. В осенне-зимнее время наблюдается естественная фрагментация талломов водорослей, что приводит к снижению общей биомассы обоих видов грацилярии. В это время отмечается усиление обрастания грацилярий зелёными и бурыми водорослями родов *Ectocarpus*, *Sphacelaria*, *Ulva*, а также микроводорослями.

Всего обнаружено 33 вида и ввт водорослей отдела Bacillariophyta, из которых в эпифитоне *G. dura* отмечено 28, в эпифитоне *G. verrucosa* – 22 вида. Качественный состав диатомовых в эпифитоне обоих видов грацилярий, выращиваемых в садках, различался незначительно. В летне-осенний сезон грацилярии и садки незначительно обрастают диатомовыми водорослями: в эпифитоне *G. dura* отмечено 8 видов, в эпифитоне *G. verrucosa* – 4. Верхние молодые отросшие талломы грацилярии остаются чистыми от поселений микрофитов. На старых слоевищах, особенно в междуузлиях, в альго-бактериальной слизи с примесью илестых фракций встречается гораздо больше видов диатомей. В теплый период на глубине 4 – 6 м отмечено больше диатомей, чем на меньших глубинах. Основной видовой состав представлен колониальными формами *Tabularia fasciculata*, *Toxarium undulatum*, *Licmophora flabellata*, а также одиночноживущими *Cocconeis scutellum*, *Cylindrotheca closterium*, *Amphora* spp., *Navicula* spp., *Nitzschia* spp. и др.

В октябре заметно увеличивается количество видов и растёт численность их популяций. На старых, особенно разрушающихся слоевищах грацилярий с приме-

стью детрита, чаще всего можно наблюдать вид *Halamphora coffeiformis*. В ноябре на глубине 1 м талломы *G. verrucosa* сильно обрастают мшанками, макроэпифитами и диатомовыми водорослями. В декабре в результате штормов установки с грацилярией подвергаются заилению, поэтому на талломах грацилярии и коллекторах, кроме эпифитных, встречаются типичные грунтовые формы диатомей родов *Lyrella*, *Diploneis*, *Ardissonea* и др. Обнаружено 16 видов Bacillariophyta. Несмотря на сходный состав и распределение микроводорослей в эпифитоне естественных популяций грацилярии и в подвесных садках в море, в толще воды диатомовые водоросли встречаются значительно меньше, чем на талломах грацилярий, лежащих на дне.

Микроводоросли эпифитона *Gracilaria dura* в условиях лабораторного культивирования

При выращивании грацилярий как в интенсивной, так и экстенсивной культуре серьезной проблемой является развитие эпифитов, вызывающих значительное снижение темпов роста агарофита. В задачу нашей работы входило одновременное исследование состояния и роста черноморских грацилярий и их микроэпифитона в природной среде обитания, при искусственном выращивании в море и при экспериментальном культивировании в лабораторных условиях.

Культивирование *G. dura* в условиях многофакторного 30-сут эксперимента проводили в аквариальной ИнБЮМ с мая по июнь 1987 г. Водолаз доставлял садки с грацилярией на берег, где в лабораторных условиях проводили обработку макрофита для трёх целей: 1) использование макрофита для экспериментального выращивания в аквариумах; 2) помещение макрофита в садки и возвращение в море для дальнейшего подращивания и наблюдений; 3) диатомовый анализ микроэпифитона грацилярий в море и аквариумах (Рябушко и др., 2003а). Обработку проб микроводорослей проводили по методике, описанной ранее (Рябушко, 1991а, 1993а). При определении площади поверхности грацилярии, культивируемой в аквариуме, использовали методику (Миничева, 1989). Нами принято среднее значение удельной поверхности (S/W) грацилярии, равное $85,5 \text{ см}^2 \cdot \text{г}^{-1}$.

Во время многофакторного эксперимента по культивированию *G. dura* в лабораторных условиях с разными заданными режимами среды в первые две недели наблюдался активный рост грацилярии, которая ежедневно прибавляла до 10 – 12 % исходной биомассы (Рябушко и др., 2003). К концу эксперимента темпы роста грацилярии снизились до 0 – 1,4 %, отмечалось разложение её талломов, что оказалось привлекательным для развития мелкоклеточных форм диатомей. Условия, созданные для оптимизации роста грацилярии, активизировали и рост эпифитов, которые поглощали часть биогенных элементов и световой энергии.

При выборочном анализе эпифитона грацилярии из трёх аквариумов на 19 сутки эксперимента при температуре 18 и 26°C и освещённости воды 3 000 лк диатомей практически не обнаружено, встречались лишь единичные клетки *Nitzschia hybrida* f. *hyalina*, а по численности преобладали жёлто-зелёные водоросли, но все микроводоросли находились в угнетённом состоянии (табл. 36). При освещённости 9 000 лк и температуре воды 26°C наблюдали увеличение численности *N. hybrida* f. *hyalina*. На 28 сутки эксперимента проведено тотальное обследование талломов грацилярии в 26 аквариумах. Обнаружено 14 видов, разновидностей и форм отдела Bacillariophyta: *Achnanthes brevipes* var. *brevipes*, *A. brevipes* var. *intermedia*,

Halamphora coffeiformis, *Amphora parvula*, *Cocconeis costata*, *C. scutellum*, *Cylindrotheca closterium*, *Grammatophora marina*, *Navicula ramosissima*, *Navicula* sp., *N. hybrida* f. *hyalina*, *Nitzschia* sp., *Rhopalodia* sp., а также зелёные многоклеточные (нитчатки), динофитовые и цианобактерии. Большинство видов диатомей, обнаруженных на грацилярии в аквариумах, встречаются как в естественных популяциях, так и в подвесных культурах грацилярий. Комбинируя факторы среды в экспериментальных аквариумах, мы смогли выявить некоторые общие черты развития грацилярии и микроводорослей. Фактически численность диатомей на талломах грацилярии колебалась от 800 до $32 \cdot 10^3$ кл.·см⁻², а биомасса – от 0,001 до 0,09 мг·см⁻². Виды-доминанты менялись в зависимости от изменения комбинации факторов среды в аквариумах (табл. 36).

При температуре в аквариумах 18°C и освещённости воды 9 000 лк, концентрациях азота 2,1 мг·л⁻¹ и фосфора 0,18 мг·л⁻¹ в большом количестве встречаются не только диатомовые, но и цепочки Суаноросаргота и зелёных эпифитных микроводорослей. Динофитовые отмечены при 9 000 лк, 18 и 22°C и максимальных значениях азота и фосфора. Однако чаще всего по видовому разнообразию, а иногда и по численности доминируют бентосные диатомовые водоросли.

В опытах при минимальном росте макрофита зарегистрирована меньшая численность диатомовых. Минимальное заселение талломов грацилярии отмечено при освещённости воды 3 000 лк, которая была явно недостаточной для вегетации не только грацилярии, но и диатомей, которые лучше всего развивались при освещённости 6 000 и 9 000 лк, содержании азота – 2,1 и 0,3 мг·л⁻¹ и фосфора – 0,18 и 0,3 мг·л⁻¹. Максимум плотности ($32,1 \cdot 10^3$ кл.·см⁻²) и биомассы (0,09 мг·см⁻²) приходился на три вида диатомей – *C. costata*, *C. closterium* и *N. hybrida* f. *hyalina* при следующих факторах: $t = 26^\circ\text{C}$ и освещённости воды 6 000 лк, $N = 0,3$ мг·л⁻¹, $P = 0,18$ мг·л⁻¹ (табл. 36). Диатомея *N. hybrida* f. *hyalina*, широко встречающаяся в прибрежье Чёрного моря, в опытах доминировала в широком диапазоне температур и освещённости воды. Высокие значения обилия видов ($S = 8$), численности ($N = 18,6 \cdot 10^3$ кл.·см⁻²) и биомассы ($B = 0,034$ мг·см⁻²) диатомей отмечены при $t = 18^\circ\text{C}$, освещённости воды 6 000 и 9 000 лк, а минимальные показатели – $S = 3$ и $N = 189$ кл.·см⁻², $B = 0,004$ мг·см⁻² – при приросте грацилярии 92,8 % (табл. 36).

Если в природных условиях в Казачьей бухте состав и количественное распределение микрофитов мало меняются в зависимости от вида грацилярий, то в садках заселение талломов *G. dura* микроводорослями идет интенсивнее, чем у *G. verrucosa*. В большинстве случаев молодые растущие слоевища макрофита-базифита гораздо слабее заселяются диатомовыми водорослями, чем старые и слегка разложившиеся талломы. Аналогичная ситуация отмечена нами в конце эксперимента по культивированию грацилярии в лабораторных условиях. При относительно низкой температуре воды доминируют диатомовые, а при температуре выше 20°C – цианобактерии и зелёные микроводоросли.

Высокая освещённость воды отрицательно сказывается как на росте грацилярии, так и на численности диатомовых, усиливая развитие синезелёных и зелёных микроводорослей. Низкая освещённость (3 000 лк) также ведёт к снижению количественных показателей как у макрофитов, так и у микроводорослей, что отмечено нами в условиях многофакторного эксперимента по выращиванию грацилярии.

Табл. 36. Диатомовые водоросли эпифитона *Gracilaria vermicosa* (Huds.) Rarupf. в условиях 30-суточного многофакторного эксперимента в аквариуме ($S/W = 85,5 \text{ см}^2 \cdot \text{г}^{-1}$)

№№ проб	T°C	Освещённость, лк	N, кл·л ⁻¹	P, мг·л ⁻¹	Грациллария			Диатомовые водоросли			
					Сырая масса, мг	Прирост, %	Площадь поверхности, см ²	S	B, мг·см ⁻²	N 10 ³ , кл·см ⁻²	Доминирующие виды
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	18	3 000	0,3	0,06	3800	94,8	324,0	4	0,04	7,66	<i>Cocconeis costata</i>
3	«	«	«	«	3950	97,5	337,7	4	0,002	2,05	« «
11	«	«	«	«	3120	54,5	266,8	3	0,001	1,46	« «
среднее	«	«	«	«	3623	82,3	-	6	0,014	3,72	« «
4	«	6 000	1,2	0,3	3200	211,0	273,6	5	0,017	3,51	« «
6	«	«	«	«	3300	214,0	282,0	5	0,004	7,68	<i>Cylindrotheca closterium</i>
14	«	«	«	«	3270	211,0	279,6	5	0,033	6,44	<i>C. closterium</i> + <i>C. costata</i>
среднее	«	«	«	«	3257	212,0	-	6	0,018	5,88	« «
7	«	9 000	2,1	0,18	5400	174,0	461,7	6	0,027	10,20	« «
17	«	«	«	«	5100	161,5	436,1	6	0,034	27,0	<i>C. costata</i>
среднее	«	«	«	«	5250	149,0	-	7	0,031	18,60	« «
19	22	3 000	1,2	«	2600	148,0	222,3	4	0,005	1,08	« «
29	«	«	«	«	2200	120,0	188,0	5	0,004	2,22	<i>Nitzschia</i> sp.
30	«	«	«	«	4650	135,0	397,6	2	0,006	2,62	« «
среднее	«	«	«	«	3150	134,3	-	6	0,005	1,97	« «
22	«	6 000	2,1	0,06	4200	110,0	359,1	5	0,013	5,50	<i>N. hybrida</i> f. <i>hyalina</i>
24	«	«	«	«	5300	161,0	453,2	6	0,033	6,52	« «
32	«	«	«	«	4400	122,0	376,2	5	0,023	8,08	« «
26	«	9 000	0,3	0,3	4200	113,0	359,1	5	0,009	5,02	<i>C. costata</i>

Продолж. табл. 36

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
среднее	«	«	«	«	4633	131,0	-	7	0,023	6,70	<i>C. closterium</i> + <i>C. costata</i>
34	«	«	«	«	4233	115,0	359,1	4	0,008	3,47	<i>Cocconeis costata</i>
36	«	«	«	«	4233	110,0	367,7	7	0,015	14,5	« «
среднее	«	«	«	«	4233	112,7	-	7	0,01	7,65	« «
37	26	3 000	2,1	0,3	4480	120,0	383,0	2	0,003	0,97	<i>N. hybrida</i> f. <i>hyalina</i>
39	«	«--»	«--»	«--»	3700	86,9	316,4	3	0,005	2,74	« «
47	«	«--»	«--»	«--»	3500	71,6	299,3	3	0,006	1,95	« «
среднее	«	«--»	«--»	«--»	3893	92,8	-	3	0,004	1,89	« «
40	«	6 000	0,3	0,18	2400	128,0	205,2	3	0,09	32,1	« «
41	«	«	«	«	3700	86,9	316,0	3	0,002	0,80	« «
51	«	«	«	«	4100	105,0	350,6	1	0,003	1,10	« «
среднее	«	«	«--»	«--»	3400	106,6	-	4	0,031	11,3	« «
43	«	9 000	0,3	0,06	4200	109,0	359,1	7	0,006	2,32	<i>C. costata</i>
52	«	«	«	«	2100	121,0	179,6	6	0,023	5,82	<i>N. hybrida</i> f. <i>hyalina</i>
53	«	«	«	«	3900	95,0	163,8	4	0,012	5,69	<i>C. closterium</i> + <i>C. costata</i>
среднее	«	«	«	«	3400	108,3	-	8	0,013	4,61	<i>N. hybrida</i> f. <i>hyalina</i> + <i>C. closterium</i> + <i>C. costata</i>

Условные обозначения: S – количество видов, B – биомасса, N – численность.

Независимо от внесённых биогенных элементов (фосфаты и нитраты) при температуре 18°C и освещённости воды 6 000 и 9 000 лк наблюдается увеличение численности диатомовых водорослей. Таким образом, при лабораторном культивировании черноморской грацилярии выявлены оптимумы развития макрофита и микроэпифитов: общие – при температуре 18 – 22°C и освещённости воды 6 000 – 9 000 лк, но разные при концентрации азота 2,1 мг·л⁻¹ и фосфора 0,18 мг·л⁻¹ – у диатомовых, азота 1,2 – 2,1 мг·л⁻¹ и фосфора 0,18 – 0,3 мг·л⁻¹ – у грацилярии.

Анализ литературных данных показал, что не только освещённость и температура воды, но и количество биогенных элементов является важным фактором развития водорослей. Однако некоторые авторы считают, что в лабораторных опытах увеличение численности и темпов деления клеток бентосных диатомовых водорослей лимитируется не добавлением биогенных элементов, а объёмом среды при отсутствии протока (Давидович, 1990) или скоростью протока воды в культивационных сосудах (Tanaka, 1984). При освещённости 4 000 лк и температуре воды 19°C обновление морской воды в сосудах 4 – 5 раз в день способствует увеличению темпов деления клеток диатомовых водорослей, обладающих скользящим движением (*Cylindrotheca*, *Cocconeis*, *Navicula*), по сравнению с прикреплёнными формами, образующими колонии (*Grammatophora*, *Melosira*, *Gomphonemopsis*).

Питательные вещества, поступающие к грацилярии, одновременно представляют собой питательную среду для макро- и микроэпифитов. В эксперименте с грацилярией, независимо от количества внесённых биогенных элементов (фосфаты и нитраты), при температуре 18°C и освещённости воды 6 000 и 9 000 лк наблюдали увеличение численности диатомовых водорослей с доминированием *Cylindrotheca* и *Cocconeis*. В опытах с большими концентрациями фосфора и азота количественные показатели были выше у диатомовых, чем у грацилярии; доминировали виды рода *Nitzschia* (табл. 36), которые интенсивнее развиваются в теплое время года в эвтрофных водах Чёрного моря. Безусловно, экспериментально установленные оптимумы температуры и освещённости воды, содержания биогенных элементов для развития диатомовых водорослей не всегда соответствуют природным условиям.

Микроэпифитон цистозир

В Чёрном море обитают два широко распространённых вида цистозир – *Cystoseira barbata* и *C. crinita*, обладающих широкой экологической изменчивостью и отличающихся друг от друга не только строением, но и условиями обитания (Гутник, 1973). Оба вида относят к олигосапробам, однако у *C. barbata* экологический оптимум шире, и она обитает также в мезотрофных водах (Калугина-Гутник и др., 1992). Эти многолетние растения, живущие до 20 лет, имеют разветвлённую и разновозрастную структуру слоевища. Цистозира, как макрофит-базифит, является основой для заселения эпифитными растениями и животными. Результаты эколого-флористического анализа микроэпифитона *C. barbata* и *C. crinita*, собранных одновременно в одном и том же месте, показали, что видовой состав и количественное распределение микроводорослей на обоих субстратах практически не различаются между собой. В эпифитоне цистозир и сопутствующих им водорослей-макроэпифитов обнаружено 60 видов и ввт таксонов микроводорослей (табл. 37). Преобладающей группой являются диатомовые (50 видов, разновидностей и форм), составляющие более 80 % всех встреченных видов (рис. 36, 37).

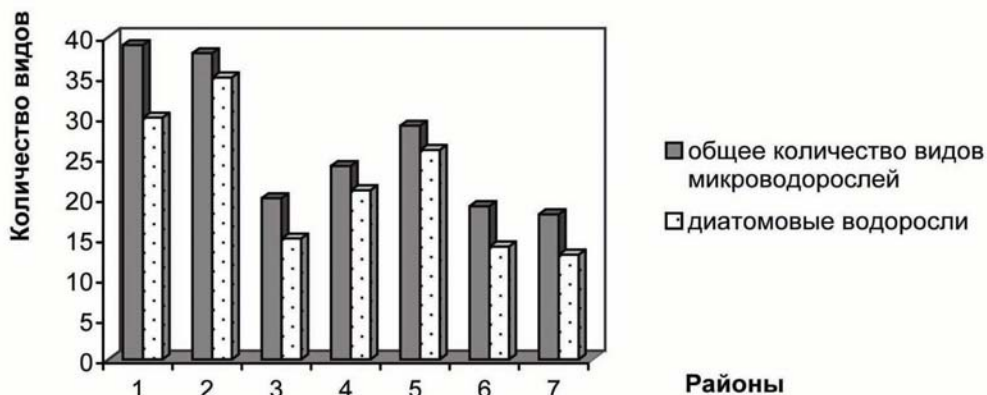


Рис. 36. Количество видов микроводорослей эпифитона цистозеры *Cystoseira barbata* в разных акваториях Севастополя (лето, 2002 г.): 1 – Казачья бухта, 2 – Мартынова бухта, 3 – Стрелецкая бухта, 4 – бухта Матюшенко, 5 – Троицкая балка, 6 – мыс Херсонес, 7 – мыс Айя

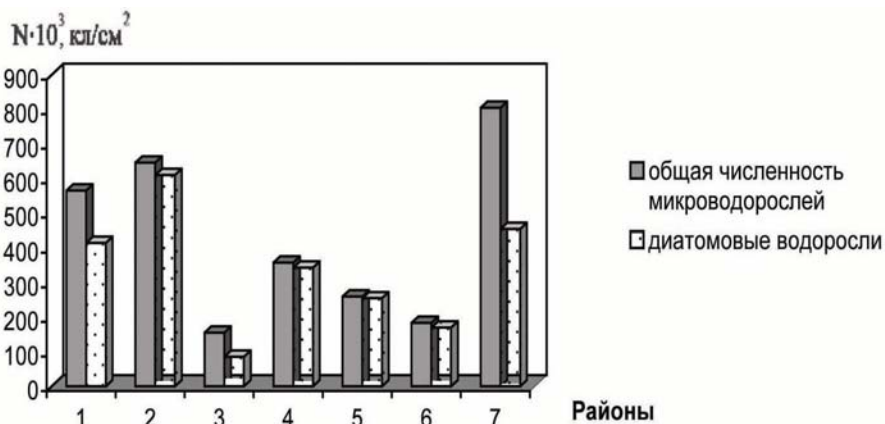


Рис. 37. Обилие видов (*s*) и численность (*N*) микроводорослей эпифитона цистозеры *Cystoseira barbata* в разных акваториях Севастополя (лето, 2002 г.): 1 – Казачья бухта, 2 – Мартынова бухта, 3 – Стрелецкая бухта, 4 – бухта Матюшенко, 5 – Троицкая балка, 6 – мыс Херсонес, 7 – мыс Айя

Во всех районах обнаружено 11 общих видов и разновидностей диатомовых: *A. parvula*, *B. rutilans*, *B. micans*, *C. closterium*, *Diatomela salina* var. *septata*, *G. marina*, *Cerataulina pelagica*, *L. abbreviata*, *N. ammophila* var. *intermedia*, *Nitzschia* sp., *T. fasciculata* (табл. 37). На талломах цистозеры зарегистрированы также виды диатомей, которые встречаются и в бентосе, и в планктоне Чёрного моря: *Coscinodiscus jonesianus*, *N. hybrida* f. *hyalina*, *Entomoneis paludosa*, *Pleurosigma elongatum*, *Leptocylindrus danicus*, *Nitzschia* sp., *Striatella* spp. и другие.

Табл. 37. Встречаемость микроводорослей в эпифитоне *Cystoseira barbata* в районе г. Севастополя (лето 2002 г.): I – Казачья бухта, II – Мартынова бухта, III – Стрелецкая бухта, IV – бухта Матюшенко, V – Троицкая балка, VI – мыс Херсонес (ст. 1), VII – мыс Херсонес (ст. 2), VIII – мыс Айя

Таксон	Встречаемость микроводорослей по районам исследования							
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
1	2	3	4	5	6	7	8	9
BACILLARIOPHYTA								
<i>Achnanthes brevipes</i>	-	-	-	-	+	-	-	+
<i>Amphora bigibba</i>	-	-	+	-	+	-	-	-
<i>A. coraliniana</i>	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>A. hyalina</i>	+	+	+	-	+	+	-	+
<i>A. parvula</i>	+	-	+	+	+	-	+	+
<i>A. proteus</i>	-	-	+	+	-	-	-	-
<i>Ardissonia crystallina</i>	+	-	+	-	+	-	-	+
<i>Berkeleya micans</i> **	-	-	+	-	+	-	+	-
<i>B. rutilans</i> **	+	-	+	+	+	+	+	+
<i>Cerataulina pelagica</i> **	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cocconeis costata</i>	+	+	+	-	+	-	+	+
<i>C. scutellum</i>	-	-	+	+	-	-	-	-
<i>Coscinodiscus jonesianus</i> **	+	+	+	+	+	-	-	+
<i>Cyclotella</i> sp.	+	-	-	-	+	-	-	-
<i>Cylindrotheca closterium</i> **	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Diatomella salina</i> var. <i>septata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Carinasigma recta</i>	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Entomoneis alata</i>	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>E. paludosa</i>	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Falcula media</i> var. <i>salina</i>	+	+	-	-	-	-	-	+
<i>Grammatophora marina</i>	+		+	+	+	+	+	+
<i>Gyrosigma fasciola</i> var. <i>prolongatum</i>	-	-	+	-	+	-	-	-
<i>Halamphora coffeiformis</i>	+	-	+	-	+	-	-	-
<i>H. exiqua</i>	-	-	-	+	+	-	-	-
<i>Leptocylindrus minimus</i>	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Licmophora abbreviata</i> **	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>L. flabellata</i> **	+	+	-	-	+	-	-	+
<i>L. paradoxa</i>	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Melosira moniliformis</i> **	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Navicula ammphila</i> var. <i>intermedia</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>N. directa</i>	+	-	+	-	-	-	-	-
<i>N. ramosissima</i>	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Neosynedra provincialis</i>	+	-	+	-	-	-	-	-
<i>Nitzschia hybrida</i> f. <i>hyalina</i>	-	+	-	-	+	-	-	+
<i>N. longissima</i>	-	-	+	-	+	-	-	-
<i>N. palea</i> var. <i>tenuirostris</i>	+	-	+	-	+	-	-	-
<i>Nitzschia</i> sp.	+	-	-	-	+	-	-	-
<i>Climaconeis inflexa</i>	+	-	+	-	-	+	-	-

Продолж. табл. 37

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Parlibellus delognei</i> *	+	-	-	-	-	+	-	+
<i>Plagiotropis lepidoptera</i>	-	-	+	-	+	-	-	-
<i>Pleurosigma elongatum</i>	+	-	+	+	+	-	-	-
<i>Seminavis ventricosa</i>	-	-	-	+	-	-	-	+
<i>Psammodyction panduriformis</i>	+	-	+	+	-	+	+	+
<i>Striatella delicatula</i>	-	-	-	-	-	+	-	
<i>S. unipunctata</i> **	-	+	+	+	+	-	-	+
<i>Tabellaria flocculosa</i>	+	-	+	-	-	+	+	+
<i>Tabularia fasciculata</i> **	+	+	+	-	+	-	-	+
<i>Thalassiphysa hyalina</i>	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Trachyneis aspera</i>	+	+	+	+	-	+	+	+
CYANOPROKARYOTA								
<i>Chamaecalyx swirenkoi</i>	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ch. swirenkoi</i> f. <i>marina</i>	+	-	-	-	-	+	+	+
<i>Lyngbya minuta</i> *	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Microcystis aeruginosa</i> *	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Phormidium</i> sp.	-	+	-	-	+	-	-	-
<i>Spirulina adriatica</i>	-	+	+	+	+	-	-	-
<i>S. meneghiniana</i>	-	+	+	+	+	-	-	-
<i>S. tenuissima</i>	-	+	+	+	+	-	-	-
DINOPHYTA								
<i>Prorocentrum lima</i> *	+	-	+	+	+	+	+	+
<i>P. micans</i> *	-	-	-	-	-	-	+	-
Всего:	30	17	37	23	36	19	18	27

(*) – потенциально токсичные виды, (**) – виды-возбудители «цветения» воды в море.

Летом из-за инсоляции и высоких температур в море на малых глубинах колонии микроводорослей разрушаются, и оторвавшиеся от субстрата клетки в большом количестве встречаются в толще воды. Обычно клетки колониальных диатомовых водорослей находятся в слизистых тяжах (*Berkeleya*, *Parlibellus*) или образуют кустистые формы колоний (*Navicula* spp.). Наряду с типичными колониальными формами: *Melosira moniliformis*, *Tabellaria flocculosa*, *Grammatophora marina*, разные виды *Licmophora* и *Tabularia* в эпифитоне цистозиры отмечено большое количество клеток одиночноживущих видов диатомовых, способных передвигаться по поверхности субстрата или прикрепляться к нему: *Cocconeis scutellum*, *C. costata*, *Psammodyction panduriformis* var. *continua*, *Trachyneis aspera*, *Falcula media* var. *salina*, *Amphora hyalina*, *A. parvula*, *A. coraliniana*.

В летний период при повышении температуры воды до 27°C увеличивается частота встречаемости в бентосе синезеленых (цианобактерий) и динофитовых водорослей, которые представлены гораздо меньшим количеством видов, чем диатомовые. Это – динофлагелляты рода *Prorocentrum* Ehrenb., цианобактерии *Microcystis aeruginosa*, *Spirulina adriatica*, *S. meneghiniana*, *S. tenuissima* и представители родов *Chamaecalyx* (= *Dermocarpa*), *Lyngbya*, *Oscillatoria*, *Phormidium* (табл. 37). Наибольшая частота их встречаемости отмечена в Мартыновой бухте при общем низком видовом разнообразии микроэпифитона.

Одним из важных критериев биологической оценки качества воды является наличие видов-возбудителей «цветения» воды в море и потенциально опасных микроводорослей, негативно влияющих на окружающую среду, биоту и человека. На 8 станциях нами найдено 14 видов – возбудителей «цветения» воды и 7 потенциально токсичных видов микроводорослей (табл. 37). В Стрелецкой бухте отмечено 10 видов – возбудителей «цветения» воды, в акватории Троицкой балки – 5 видов потенциально токсичных водорослей. Из всех станций по составу альгофлоры район Троицкой балки можно отнести к наиболее загрязнённым терригенными стоками и балластными водами. Цистозира здесь обитает на глубине от уреза воды до 1,5 м, а дальше идут илестые грунты, на которых она не может закрепиться.

Потенциально токсичный вид бентосной динофлагелляты *Prorocentrum lima* обнаружен не только в эпифитоне цистозиры, но и на поверхности сопутствующих водорослей-эпифитов *Cladophora*, *Polysiphonia*, *Ceramium* практически во всех районах исследования. Вид относится к космополитам тропических и умеренных вод Мирового океана, что и объясняет его появление в Чёрном море, особенно в летний период. У мыса Айя во время шторма и сильного прилива отмечено «цветение» воды, вызванное обилием видов бентосных диатомей *L. abbreviata*, *Licmophora flabellata*, *B. rutilans*, *T. fasciculata*, *P. delognei*.

Интересной особенностью летнего развития микрофитобентоса является вспышка численности планктонной диатомеи *Cerataulina pelagica*, которая также является видом-возбудителем «цветения» воды в Чёрном море (Нестерова, 1981; Рябушко, 2003б). Колонии этой водоросли, разнообразные по форме, регулярно и в большом количестве встречаются не только в планктоне, но в последнее время и в донных сообществах прибрежной зоны крымского побережья, в том числе в эпифитоне цистозир. Обилие видов микроводорослей, обнаруженных на слоевищах цистозиры, изменяется в зависимости от района обитания (рис. 38А–Ж). При этом диатомовые составляли около 50 % общей численности микроводорослей, преобладая не только по обилию видов, но и по численности. Наибольшее количество видов микроводорослей зарегистрировано на цистозире в Стрелецкой бухте ($S = 37$ видов) и в акватории корабельных доков Троицкой балки ($S = 36$), наименьшее ($S = 19$) – у мыса Херсонес (ст. № 1) и в Мартыновой бухте ($S = 17$ видов) (табл. 37).

Максимальная численность микрофитов в эпифитоне цистозиры ($804 \cdot 10^3$ кл.·см⁻²) при минимальном количестве видов зарегистрирована у мыса Херсонес (ст. № 2), где в момент отбора проб наблюдали сильный прибой. Высокие показатели численности обнаружены также в акватории Троицкой балки и Стрелецкой бухты. В бухте Матюшенко выявлено 22 вида микроводорослей с минимальной численностью клеток $150 \cdot 10^3$ кл.·см⁻² (рис. 38, табл. 38).

Анализ изменения видового состава и численности микроводорослей в эпифитоне цистозиры в зависимости от возраста её структурных элементов: ствола (от 2,5 до 3,5 лет) и ветвей (от 0 до 7 мес.), а также адвентивных ветвей (табл. 38) показал, что наибольшее количество видов микроводорослей встречается на стволах и ветвях цистозиры в возрастном диапазоне от 4 до 7 мес., при этом максимальные величины отмечены в Стрелецкой бухте и акватории Троицкой балки, а минимальные – в Мартыновой бухте и у мыса Херсонес (ст. № 1).

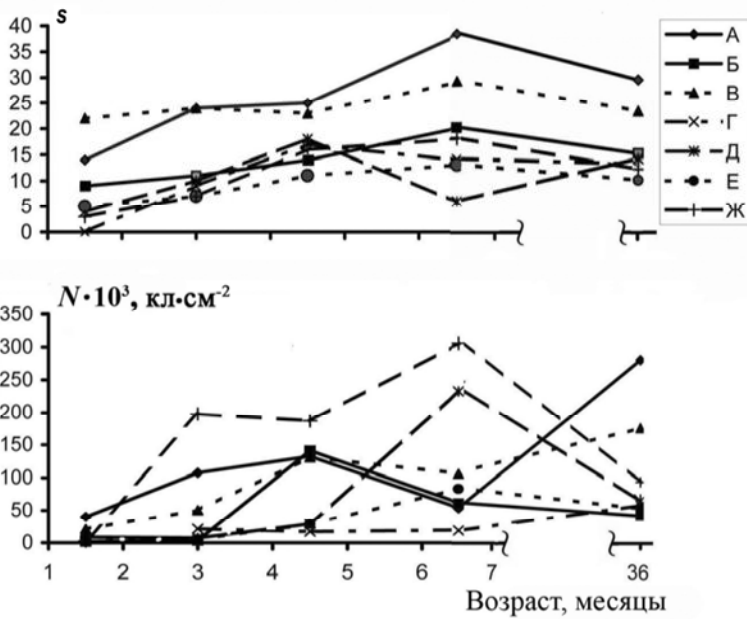


Рис. 38. Обилие видов (S) и численность (N) микроводорослей эпифитона *Cystoseira barbata* в зависимости от возраста её структурных элементов (0 - 36 мес.). Июль-август 2002 г. Районы исследования: А – Стрелецкая бухта, Б – Казачья бухта, В – Троицкая балка, Г – бухта Матюшенко, Д – мыс Айя, Е – мыс Херсонес (ст. № 1), Ж – мыс Херсонес (ст. № 2).

На наш взгляд, одной из причин подобного распределения микроводорослей является увеличение с возрастом удельной площади поверхности ветвей цистозиры. Общее количество видов микроводорослей возрастает при увеличении удельной площади поверхности талломов цистозиры и макроэпифитов родов *Cladophora*, *Polysiphonia*, *Ceramium*, имеющих цилиндрический тип осевых структур. Однако количественные характеристики видов микрофитов в соответствии с возрастом структурных элементов цистозиры зависят и от района исследования (рис. 38, табл. 38).

Табл. 38. Обилие видов микроводорослей в эпифитоне *Cystoseira barbata* и её макроэпифитов (МАФ) в зависимости от возраста морфологических структур цистозиры: $T_{2,5,5}$ – ствол, t_{0-7} – ветви, $t_{адв.}$ – адвентивные ветви

Возраст талломов цистозиры	МАФ	Обилие видов микроводорослей, S			
		Диатомовые	Цианобактерии	Динофитовые	Всего видов
1	2	3	4	5	6
Мартынова бухта					
T_3 года		11	3	1	15
t_{0-2} мес.		7	1	–	8
t_3 мес.		7	1	–	8
t_{4-5} мес.		16	1	–	17
$t_{адв.}$		10	1	–	11

Продолж. табл. 38

1	2	3	4	5	6
р-н Троицкой балки					
T _{3 года}		21	2	–	23
t _{0-2 мес.}		20	2	–	22
t _{3 мес.}		21	2	–	24
t _{4-5 мес.}		21	2	–	23
t _{6-7 мес.}		28	1	–	29
t _{адв.}		26	1	–	27
	<i>Cladophora albida</i>	29	2	–	31
Стрелецкая бухта					
T _{3,5 года}		25	2	1	29
t _{0-2 мес.}		12	2	–	14
t _{3 мес.}		23	1	–	24
t _{4-5 мес.}		22	2	1	25
t _{6-7 мес.}		34	2	1	37
t _{адв.}		19	1	–	20
	<i>Cl. albida</i>	16	–	–	16
	<i>Ceramium rubrum</i>	26	2	2	30
Мыс Айя					
T _{2,5 года}		13	1	–	14
t _{0-2 мес.}		3	1	–	4
t _{3 мес.}		8	1	1	10
t _{4-5 мес.}		17	1	–	18
t _{6-7 мес.}		17	2	1	20
t _{адв.}		14	–	–	14
	<i>Polysiphonia subulifera</i>	12	–	1	13
	<i>Cl. albida</i>	10	–	–	10
	<i>C. rubrum</i>	11	–	–	11
Казачья бухта					
T _{3,2 года}		14	1	–	15
t _{0-2 мес.}		8	1	–	9
t _{3 мес.}		10	1	–	11
t _{4-5 мес.}		11	2	1	14
t _{6-7 мес.}		17	2	1	20
t _{адв.}		13	2	1	16
	<i>Laurencia pappilosa</i>	5	–	–	5
	<i>L. pappilosa</i> + <i>P. subulifera</i>	10	–	2	12
Бухта Матюшенко					
T _{3 года}		6	4	3	13
t _{0-2 мес.}		–	–	–	0
t _{3 мес.}		5	3	1	9
t _{4-5 мес.}		14	2	1	17
t _{6-7 мес.}		9	4	1	14
t _{адв.}		9	4	1	14

1	2	3	4	5	6
Мыс Херсонес (ст. № 1)					
T _{3,5 года}		8	2	–	10
t _{0-2 мес.}		4	1	–	5
t _{3 мес.}		6	1	–	7
t _{4-5 мес.}		10	1	–	11
t _{6-7 мес.}		11	2	–	13
t _{адв.}		6	1	–	7
Мыс Херсонес (ст. № 2)					
T _{2,5 года}		10	2	–	12
t _{0-2 мес.}		2	1	–	3
t _{3 мес.}		5	2	–	7
t _{4-5 мес.}		11	3	2	16
t _{6-7 мес.}		13	2	3	18
t _{адв.}		9	2	2	13

Максимальная численность микрофитов летом достигает $300 \cdot 10^3$ кл.·см⁻² на поверхности 7-мес. ветвей цистозеры у мыса Херсонес (ст. № 2) (рис. 38Ж). Рост численности клеток микрофитов на ветвях цистозеры возрастом от 4 до 7 мес. отмечен только в акваториях мысов Айя и Херсонес, тогда как в остальных районах максимум численности приходится на ветви возрастом 4 – 5 месяцев. Исключение составляет практически не меняющаяся низкая численность микроводорослей в эпифитоне возрастных структурных элементов слоевищ цистозеры из бухты Матюшенко вблизи цементного завода Севастополя.

С помощью кластерного анализа по методу Уорда установлены уровни сходства качественного и количественного состава микроводорослей эпифитона цистозеры из различных акваторий исследования севастопольских бухт (рис. 39). Стрелецкая бухта и акватория Троицкой балки образуют один кластер, к которому примыкает мыс Херсонес (ст. № 2). Первые два района характеризуются воздействием на биоту стоков корабельных доков, а юго-восточная часть – мыс Херсонес (ст. № 2) – находится под влиянием ливневых стоков и очистных сооружений, расположенных в Голубой бухте со стороны мыса Фиолент. Здесь зарегистрированы наибольшая численность и обилие видов, а также количество потенциально опасных видов цианобактерий и динофитовых, встречающихся чаще, чем в относительно чистых районах моря.

По этим же показателям второй кластер объединяет остальные районы – мыс Айя, бухта Матюшенко (в меньшей степени), мыс Херсонес с северо-западной стороны (ст. № 1), которые характеризуются как экологически условно «чистые» по сравнению с импактными районами Чёрного моря.

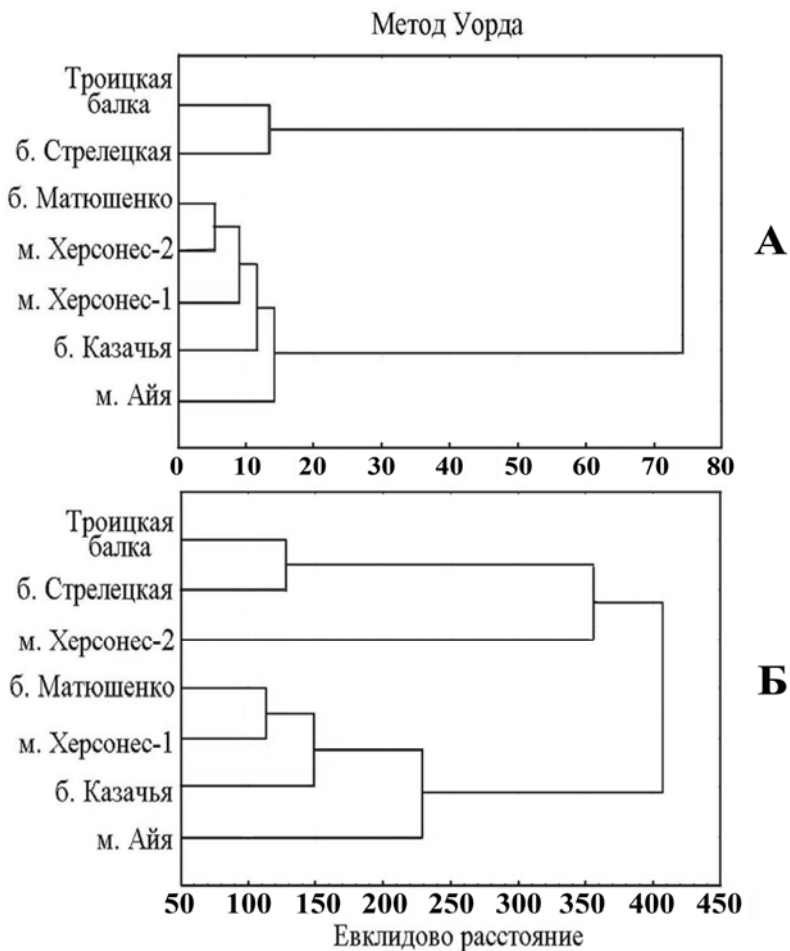


Рис. 39. Уровни сходства по количеству видов (А) и численности (Б) микроводорослей эпифитона *Cystoseira barbata* в зависимости от возраста её структурных элементов (июль – август 2002 г.) в разных акваториях крымского побережья Чёрного моря

Микроэпифитон макроводорослей и морских трав

Кроме водорослей-макрофитов, в качестве субстрата для заселения микроводорослями целесообразно было исследовать и другие виды донной растительности Чёрного моря (бурые, красные, зелёные водоросли и цветковые растения), относящиеся к мало или совсем не изученным ранее.

Всего нами исследованы микроводоросли эпифитона 48 видов донной растительности разных морей, но ниже приведены 38 видов Чёрного моря из вод Севастополя (табл. 39), послуживших для анализа видового состава микроводорослей.

Табл. 39. Донные растения Чёрного моря – субстраты для поселения микроводорослей

Бурые водоросли	
<i>Cladostephus verticillatus</i> (Lightf.) Lyngb.	<i>Feldmannia lebelii</i> (Aresch. ex P.L. Crouan & H.M. Crouan) Hamel
<i>Cystoseira barbata</i> (Stackhouse) C. Agardh	<i>Padina pavonica</i> (L.) Thivy
<i>Cystoseira crinita</i> Duby	<i>Punctaria latifolia</i> Grev.
<i>Dilophus fasciola</i> (Roth) Howe	<i>Sphacelaria cirrosa</i> (Roth) C. Agardh
<i>Ectocarpus confervoides</i> (Roth) Le Jolis	<i>Stilophora rhizodes</i> (C. Agardh) J. Agardh
<i>E. siliculosus</i> (Dillw.) Lyngb.	
Красные водоросли	
<i>Antithamnion cruciatum</i> (C. Agardh) Nag.	<i>Jania rubens</i> (L.) Lamour.
<i>Callithamnion corymbosum</i> (J.E. Sm.) Lyngb.	<i>Laurencia papillosa</i> (Forsk.) Grev.
<i>Ceramium pedicellatum</i> (Duby) J. Agardh	<i>L. obtusa</i> (Huds.) Lamour.
<i>C. rubrum</i> C. Agardh	<i>Lomentaria clavellosa</i> (Turn.) Gail.
<i>Corallina officinalis</i> L.	<i>Padina pavonica</i> (L.) Thivy
<i>Gelidium latifolium</i> (Grev.) Born. ex Hauck	<i>Phyllophora crispata</i> (Huds.) P.S. Dixon
<i>G. spinosum</i> (Gmelin) Silva	<i>Polysiphonia subulifera</i> (Agardh) Harv.;
<i>Gracilaria verrucosa</i> (Huds.) Papenf.	
<i>Gracilaria dura</i> (C. Agardh) J. Agardh	
Зелёные водоросли	
<i>Bryopsis plumosa</i> (Huds.) C. Agardh	<i>Ulva intestinalis</i> L.
<i>Chaetomorpha aërea</i> (Dillw.) Kutz.	<i>U. linza</i> L.
<i>Cladophora albida</i> (Nees) Kutz.	<i>U. prolifera</i> O.F. Müll.
<i>Cl. laetevirens</i> (Dillw.) Kutz.	<i>U. rigida</i> C. Agardh
<i>Cl. sericea</i> (Huds.) Kutz.	<i>Urospora tenuissima</i> Kütz.
	<i>U. penicilliformis</i> (Roth) J.E. Aresch
Морская трава	
<i>Zostera marina</i> L.	

БУРЫЕ ВОДОРОСЛИ

Cystoseira barbata

26.11.1987 г., Мартынова бухта, Севастополь, 1,0 м, $t = 11^{\circ}\text{C}$ воды.

Melosira moniliformis, *Melosira moniliformis* var. *subglobosa*, *Tabularia tabulata*, *Licmophora dalmatica*, *Ardissonea baculus*, *Navicula ammophila* var. *intermedia*, *Grammatophora marina*, *Cocconeis scutellum* и др.

Cystoseira barbata + *Sphacelaria cirrosa*

24.02. – 27.02. 1988 г., бухта Круглая, Севастополь, 0,5 м.

Licmophora abbreviata, *Cylindrotheca closterium*, *Trachyneis aspera*, *Navicula directa*, *Grammatophora angulosa*, *Tabularia tabulata*, *Amphora parvula*, *Nitzschia lanceolata*, *Diploneis subcincta*.

16.05.1988 г., Мартынова бухта, Севастополь, 0,5 м, $t = 15,0^{\circ}\text{C}$.

Колонии *Tabularia tabulata*, *Pauliella taeniata*, *Melosira moniliformis*, отдельные клетки *Berkeleya rutilans*, *Cocconeis scutellum*, *Licmophora abbreviata*, *Navicula ammophila* var. *intermedia*.

23.07.2002 г., Мартынова бухта, Севастополь, 1,5 м, $t = 20^{\circ}\text{C}$.

Талломы и рецептакулы цистозиры покрыты макроэпифитами и диатомовыми: колонии *Licmophora abbreviata* (доминант), *Striatella unipunctata*, *Coscinodiscus jonesianus*, *Trachyneis aspera*, *Nitzschia* sp.

24.08.1988 г., Казачья бухта, Севастополь, 2,5 м, $t = 24,0^{\circ}\text{C}$.

Талломы цистозирры заселены диатомовыми: *Cylindrotheca closterium*, *Tabularia tabulata*, *Gyrosigma fasciola*, *Trachyneis aspera*, *Grammatophora marina*, *Licmophora abbreviata*, *Melosira moniliformis*, *Amphora parvula*, *Nitzschia tenuirostris*, *Berkeleya rutilans*, *Achnanthes brevipes* и *A. longipes*.

17.06.1999 г., бухта Тибенькова, Севастополь, 0,5 м, $t = 20,0^{\circ}\text{C}$.

«Цветение» воды, вызванное обилием бентосных диатомовых водорослей: *Amphora hyalina*, *A. parvula*, *Berkeleya rutilans*, *B. micans*, *Cylindrotheca closterium*, *Grammatophora marina*, *Licmophora abbreviata*, *L. flabellata*, *Navicula directa*, *Nitzschia hybrida* f. *hyalina*, *Striatella delicatula*, *Trachyneis aspera* и др.

28.06.2001 г., бухта Тибенькова, Севастополь, 0,5 м, $t = 21,0^{\circ}\text{C}$.

«Цветение» воды, вызванное обилием бентосных диатомовых водорослей: *Berkeleya rutilans*, *Grammatophora marina*, *Licmophora abbreviata*, *L. flabellata*, *Cocconeis scutellum*, *Tabularia fasciculata*, *Parlibellus delognei*, *Striatella delicatula*, *Trachyneis aspera* и др.

10.08. – 20.08.2003 г., бухта Тибенькова, Севастополь, 0,5 м, $t = 23,0 - 24,0^{\circ}\text{C}$.

«Цветение» воды вдоль побережья, вызванное массовой вспышкой численности планктонной диатомовой водоросли *Cerataulina pelagica* – колонии в длинных и коротких цепочках, размеры клеток от 25 до 190 мкм, *Trachyneis aspera*, *Licmophora flabellata*, *L. abbreviata*, *Cocconeis scutellum*, динофлагеллята *Prorocentrum lima*.

20.08.2003 г., Севастопольская бухта, 0,5 м, $t = 24,0^{\circ}\text{C}$.

Талломы цистозирры заселены диатомовыми: *Coscinodiscus jonesianus*, *Cylindrotheca closterium*, *Licmophora flabellata* (в массе), *Amphora hyalina* (много), *Navicula ammophila* var. *intermedia*, *Navicula* sp., *Cyclotella choctawhatcheeana*, *Cocconeis scutellum*, *Proschkinia complanata*, а также синезеленые водоросли *Spirulina tenuissima*, *Lyngbya* spp.

Cystoseira barbata + *Sphacelaria cirrosa*

28.06. 2001 г., бухта Тибенькова, Севастополь, 0,5 м, $t = 21,0^{\circ}\text{C}$.

«Цветение» воды, вызванное необычайно развитыми бентосными диатомовыми водорослями, но с ограниченным видовым составом: *Licmophora flabellata*, *L. abbreviata*, *Cocconeis scutellum*, *Tabularia fasciculata*, *Berkeleya rutilans*, *Grammatophora marina*.

Cystoseira crinita

10.02. 1990 г., бухта Тибенькова, Севастополь, 0,5 м, $t = 6,0^{\circ}\text{C}$.

Диатомеи *Gyrosigma fasciola* var. *prolongatum*, *Trachyneis aspera*, *Pleurosigma elongatum*, *Amphora hyalina*, *Berkeleya rutilans*, *Striatella unipunctata*, *Licmophora flabellata*, *Carinasigma rectum*, зелёная водоросль *Tetraselmis viridis*.

05.06.1995 г., Казачья бухта, Севастополь, 0,5 м, $t = 21,0^{\circ}\text{C}$.

Массовое развитие диатомовых водорослей *Licmophora flabellata*, *L. abbreviata*, *Anaulus minutus*, *Achnanthes longipes*, *Berkeleya rutilans*, *Tabularia fasciculata*, *T. tabulata*, *Trachyneis aspera*, *Amphora hyalina*, *Striatella unipunctata*, *Cocconeis costata*, *C. scutellum*, *Coscinodiscus jonesianus*, *Psammodictyon constrictum*, *Navicula palpebralis*; встречены гаптофитовые водоросли.

29.08.1995 г., Казачья бухта, Севастополь, 0,5 м, $t = 23,5,0^{\circ}\text{C}$.

Диатомей очень много, видовое обилие и численность выше, чем на зостере и грацилярии, взятых рядом: колонии *Licmophora flabellata*, *L. abbreviata*, *Striatella*

unipunctata, *Bacillaria paxillifera*, *Parlibellus delognei*, *Grammatophora marina*, *Skeletonema costatum*, *Leptocyclus minimus*, *Tryblionella coarctata*, *Cocconeis scutellum*, *Berkeleya rutilans*, *Nitzschia sigma* var. *intersidens*, *Pleurosigma formosum*, *Seminavis ventricosa*, *Amphora hyalina*, *Navicula pennata* var. *pontica*, *Cylindrotheca closterium*, *Coscinodiscus jonesianus*, *Climaconeis inflexa*, а также много синезеленых и одиночных клеток зеленых водорослей *Tetraselmis viridis*.

Cystoseira crinita + *Sphacelaria cirrosa*

25.10.1995 г., Казачья бухта, Севастополь, 4,5 м, $t = 15,0^{\circ}\text{C}$.

На небольшом фрагменте таллома ульвы диатомей много: *Falcula media* var. *subsalina*, *Licmophora dalmatica*, *L. flabellata*, *Striatella unipunctata*, *Gyrosigma tenuissimum*, *Halamphora coffeiformis*, *Berkeleya rutilans*, *Cylindrotheca closterium*, *Grammatophora marina*, *Nitzschia tenuirostris*. Доминируют *Licmophora*+*Falcula*.

Cladostephus verticillatus

21.08.1990 г., мыс Песочный бухты Круглой, Севастополь, 3 м, $t = 24,0^{\circ}\text{C}$.

Краевая зона таллома заселена диатомовыми водорослями *Grammatophora angulosa*, *G. marina*, *Trachyneis aspera*, *Licmophora abbreviata*, *Amphora hyalina*, *Halamphora coffeiformis*, *Parlibellus rhombicus*, *Cylindrotheca closterium*, *Cocconeis scutellum*, *Pleurosigma* sp.

Ectocarpus confervoides

30.05.1988 г., Мартынова бухта, Севастополь, 0,3 м, $t = 21,0^{\circ}\text{C}$.

Диатомей *Berkeleya rutilans*, *Nitzschia tenuirostris*, *Amphora parvula* – мало, *Licmophora paradoxa* – много.

05.06.1995 г., Казачья бухта, Севастополь, 0,5 м, $t = 21,0^{\circ}\text{C}$.

Колонии *Striatella unipunctata* (в массе), *Tabularia tabulata*, *Licmophora abbreviata*, *Amphora hyalina*, *Psammodictyon constrictum*, *Achnanthes longipes*, *Tetraselmis viridis*; встречаются динофлагелляты и кокколитофориды.

Sphacelaria cirrosa

08.04.1988 г., Мартынова бухта, Севастополь, 0,3 м, $t = 11,0^{\circ}\text{C}$.

Обилие колоний диатомовых водорослей *Tabularia tabulata*, *Parlibellus delognei*, *Grammatophora marina*, *Licmophora abbreviata*, *Achnanthes brevipes* и другие.

25.10.1995 г., Казачья бухта, Севастополь, 0,5 м, $t = 15,0^{\circ}\text{C}$.

Диатомей много на небольшом фрагменте таллома ульвы: *Falcula media* var. *subsalina*, *Striatella unipunctata*, *Gyrosigma tenuissimum*, *Seminavis ventricosa*, *Amphora hyalina*, *Berkeleya rutilans*, *Cylindrotheca closterium*, *Grammatophora marina*.

07.05.2003 г., Троицкая балка, Севастополь, 0,5 м, $t = 13,0^{\circ}\text{C}$.

Achnanthes longipes, *Tabularia fasciculata*, *Cylindrotheca closterium*, *Licmophora abbreviata*, *Amphora* cf. *obtusa*, *Melosira moniliformis*, *M. moniliformis* var. *subglobosa*, *Navicula ammophila* var. *intermedia*, *Pseudo-nitzschia calliantha*, *Pleurosigma* sp., *Amphora* sp., *Cocconeis scutellum*.

Feldmannia lebelii

17.08.1988 г. Каламитский залив, 2,0 - 12,0 м, $t = 23,0^{\circ}\text{C}$.

Обилие колоний *Striatella unipunctata* (вид-доминант отмечен на всех глубинах), а также *Licmophora gracilis*, *Craticula halophila*, *Cylindrotheca closterium*, *Campylodiscus fastuosus*, *Nitzschia tenuirostris*, *Navicula ramosissima*.

Padina pavonica

23.08.2008 г., у мыса Песочного, Севастополь, 0,5 м, $t = 26,0^{\circ}\text{C}$.

Trachyneis aspera, *Berkeleya rutilans*, *Falcula media* var. *subsalina*, *Licmophora abbreviata*, *Anaulus minutus*, *Tabularia fasciculata*, динофлагеллята *Prorocentrum lima*, а также обилие колоний планктонного вида диатомеи *Cerataulina pelagica*, осевшей на дно.

Punctaria latifolia + *Ceramium rubrum*

07.04.1998 г., Казачья бухта, Севастополь, 4,5 м, $t = 15,0^{\circ}\text{C}$.

Обилие колоний *Licmophora abbreviata*, *L. flabellata*, *Berkeleya rutilans*, *Tabularia fasciculata*, *Melosira moniliformis*, *M. nummuloides*, а также *Cylindrotheca closterium* (много), *Nitzschia tenuirostris*, *Nitzschia hybrida* f. *hyalina*, *Achnanthes brevipes*, *A. longipes*, *Striatella unipunctata*, *Amphora hyalina*, *Climaconeis inflexa* (часто), *Pleurosigma elongatum* (редко).

Punctaria latifolia + *Ulva rigida*

01.04.1988 г., Мартынова бухта, Севастополь, 0,5 м, $t = 9,0^{\circ}\text{C}$.

Обилие колоний *Tabularia tabulata*, *Licmophora abbreviata*, *L. flabellata*, *Achnanthes longipes*, *Pauliella taeniata*, *Melosira moniliformis*, *Navicula ammophila* var. *intermedia*.

КРАСНЫЕ ВОДОРОСЛИ

Gracilaria verrucosa

24.08.1988 г., Казачья бухта, Севастополь, 2,5 м, $t = 24,0^{\circ}\text{C}$.

Cocconeis scutellum, *C. costata*, *Nitzschia hybrida* f. *hyalina*, *Climaconeis inflexa*, *Halamphora coffeiformis*, *Rhabdonema adriaticum*, *Achnanthes pseudogroenlandica*, *Berkeleya rutilans*, *Navicula pennata* var. *pontica*, *Lyrella* sp., *Toxarium undulatum*, *Parlibellus delognei*.

29.08.1995 г., Казачья бухта, Севастополь, 4,5 м, $t = 23,5^{\circ}\text{C}$.

Диатомей очень много, видовое обилие и численность выше, чем на zostере, обитающей рядом: *Cocconeis scutellum*, *Berkeleya rutilans*, *Grammatophora marina*, *Licmophora flabellata*, *L. abbreviata*, *Bacillaria paxillifera*, *Navicula pennata* var. *pontica*, *Trachyneis aspera*, *Diploneis* spp., а также синезеленые водоросли.

Gracilaria verrucosa с примесью опавшей zostеры

17.12.1987 г., Казачья бухта, Севастополь, 4-5 м, $t = 10,3^{\circ}\text{C}$.

Отмечены диатомовые водоросли *Amphora hyalina*, *Halamphora coffeiformis*, *Entomoneis paludosa*, *Cylindrotheca closterium*, *Navicula ajajensis*, *Cocconeis scutellum*, *Coscinodiscus jonesianus*, *Achnanthes longipes*, а также колонии цианобактерий.

Laurencia papillosa

10.06.1987 г., бухта Круглая, Севастополь, 0,5 м.

Cocconeis scutellum, *C. speciosa*, *Amphora parvula*, *Amphora* sp., *Navicula ammophila* var. *intermedia*, *Grammatophora marina*, *Caloneis liber*, *Nitzschia hybrida* f. *hyalina*, *Licmophora dalmatica*, *Nitzschia* sp. 5.

28.06.2001 г., бухта Тибенькова, Севастополь, 0,5 м, $t = 21,0^{\circ}\text{C}$.

Интенсивное обрастание диатомовыми водорослями, особенно краевой зоны лауренсии, но состав доминирующих видов отличается от микроэпифитона *C. barbata*, обитающей рядом. Встречены диатомеи *Climaconeis inflexa*, *Navicula ramosissima*, *Achnanthes longipes* – в массе, *Amphora hyalina*, *Cocconeis scutellum*, *Licmophora abbreviata*, *L. flabellata* и *Trachyneis aspera* – единично, а также динофлагеллята *Prorocentrum lima* (единично).

Laurencia coronopus

24.08.1988 г., бухта Круглая, Севастополь, 0,5 м, $t = 24,0^{\circ}\text{C}$.

Entomoneis paludosa, *Pleurosigma elongatum*, *Striatella unipunctata*, *S. delicatula*, *Licmophora dalmatica*, *Halamphora coffeiformis*, *Navicula ammophila* var. *intermedia*, *Navicula* sp., *Cocconeis scutellum* и много цианобактерий.

Callithamnion corymbosum

05.04.1988 г., Карантинная бухта, Севастополь, 0,5 м, $t = 9,0^{\circ}\text{C}$.

Обилие колоний *Licmophora abbreviata*, *Grammatophora marina*, *Berkeleya rutilans*, *Tabularia tabulata*.

Polysiphonia elongata

21.08.2003 г., бухта Тибенькова, Севастополь, 0,5 м, $t = 23,5^{\circ}\text{C}$.

Диатомовые водоросли *Berkeleya rutilans* (много), *Trachyneis aspera*, *Licmophora abbreviata*, *Grammatophora marina*, *Psammodictyon panduriforme*, *Navicula ammophila* var. *intermedia*, *Surirella fastuosa* и динофлагеллята *Prorocentrum lima*.

Polysiphonia elongata + *Sphacelaria cirrosa*

28.08.2002 г., бухта Казачья, Севастополь, 0,5 м, $t = 20,0^{\circ}\text{C}$.

Высокая численность диатомей: колонии *Parlibellus delognei* и *Tabellaria flocculosa*, а также *Navicula ammophila* var. *intermedia*, динофлагеллята *Prorocentrum cordatum* и цианобактерии *Lyngbya semiplena* и *Lyngbya* sp.

Ceramium rubrum

24.02.1988 г., Мартынова бухта, Севастополь, 0,5 м, $t = 6,0^{\circ}\text{C}$.

Талломы церамиума заселены одним видом диатомей *Licmophora ovulum*.

30.05.1988 г., Мартынова бухта, 0,2 м, $t = 21^{\circ}\text{C}$.

Обилие диатомовых водорослей *Achnanthes longipes*, *Melosira moniliformis*, *Nitzschia tenuirostris*, *Licmophora paradoxa*, *Navicula* spp., *Nitzschia* spp.

16.05.1988 г., Карантинная бухта, Севастополь, 0,5 м, $t = 13,0^{\circ}\text{C}$.

Отмечено незначительное количество диатомовых *Cylindrotheca closterium*, *Licmophora abbreviata*, *Navicula ramosissima*, *Cocconeis scutellum*.

23.05.1990 г., у мыса Песочного, Севастополь, 3 м.

Обилие диатомовой водоросли *Grammatophora marina*.

12.05.1995 г., Казачья бухта, Севастополь, 0,5 м, $t = 17,5^{\circ}\text{C}$.

Молодые и старые слоевища церамиума, обросшие колониями мелких и крупных клеток *Licmophora abbreviata*; отмечены также *Cylindrotheca closterium*, *Striatella unipunctata* и другие.

05.06.1995 г., Казачья бухта, 0,5 м, $t = 21,0^{\circ}\text{C}$.

Колонии *Licmophora flabellata* (в массе) – вид-доминант, а также *Licmophora abbreviata*, *Striatella unipunctata*, *Achnanthes longipes*, *Tabularia tabulata*, *Amphora hyalina*, *Cocconeis scutellum*, *C. costata*, *Nitzschia tenuirostris*, *Amphora proteus*, *Pleurosigma elongatum*, *Coscinodiscus jonesianus*.

25.03.1996 г., Казачья бухта, Севастополь, 0,5 м, $t = 7,7^{\circ}\text{C}$.

Массовое развитие *Amphora hyalina*, *A. parvula*, *Halamphora coffeiformis*, *Licmophora abbreviata*, *L. flabellata*, *Tabularia tabulata*, *Nitzschia tenuirostris*, *Striatella unipunctata*, *Achnanthes longipes*, *Cocconeis scutellum*, *C. costata*, *Pleurosigma elongatum*.

Ceramium pedicellatum

08.04.1988 г., Мартынова бухта, 0,3 м, $t = 11,0^{\circ}\text{C}$.

Обилие колоний диатомовой водоросли *Licmophora abbreviata*.

28.06.2001 г., бухта Тибенькова, Севастополь, 0,5 м, $t = 21,0^{\circ}\text{C}$.

Navicula ramosissima – доминирует, *Amphora hyalina*, *Achnanthes longipes*, *Cocconeis scutellum*, *Licmophora abbreviata*, *L. flabellata*, *Climaconeis inflexa*, *Trachyneis aspera* – единично. Состав микроводорослей сходен с микроэпифитомом лауренсии, кладофоры, обитающих рядом с церамииумом.

Ceramium pedicellatum + *Ulva linza*

21.06.1988 г., Карантинная бухта, 0,5 м, $t = 21,8^{\circ}\text{C}$, сильный прибой.

Диатомеи и их колонии крайне редки, возможно из-за прибоя; встречены единичные клетки *Nitzschia tenuirostris* и распавшиеся колонии диатомовой водоросли *Detonula confervacea*.

К мало или совсем не изученным как субстраты для поселения микроводорослей можно отнести также зелёные многоклеточные водоросли (Chlorophyta), которые являются неотъемлемым компонентом бентоса морей. Большинство из них в прибрежье морей поселяются на различных видах бурых и красных водорослей-макрофитов, каменистых грунтах, их регулярно отмечают в перифитоне антропогенных субстратов, а их талломы заселяются разнообразными организмами, в том числе цианобактериями, диатомовыми и другими микроводорослями (Рябушко, 1994, 2009; Рябушко, и др., 2013). Бентосные диатомовые водоросли эпифитона зелёных водорослей-макрофитов в Чёрном море впервые начали изучать в 60-е годы XX ст. (Прошкина-Лавренко, 1963а; Кучерова, 1969). Однако это были в основном работы по изучению систематического состава и их визуальной количественной оценке («много», «в массе», «редко», «единично»). А. И. Прошкина-Лавренко (1963а) отнесла некоторые виды зелёных водорослей *Bryopsis plumosa*, *Ulva* к не обрастающим диатомовыми, а все виды *Enteromorpha* и *Chaetomorpha* – к единично обрастающим.

При изучении эпифитона красных, бурых и 5 видов зелёных водорослей-макрофитов: *Cladophora* sp., *Codium vermilara*, *B. plumosa*, *Ulva linza*, *U. lactuca* с глубины 15 – 25 м в Севастопольской бухте З. С. Кучерова (1969) также отнесла ульву и кодиум к не обрастающим или слабо обрастающим диатомовыми, а кладофору и бриопсис – к сильно обрастающим. Е. Ф. Раунд (Round, 1971) тоже полагал, что ульва не обрастает диатомовыми. О. С. Короткевич (1960) отмечала, что водоросли с широким, гладким и плотным талломом (например, ламинария) заселяются диатомовыми слабее, чем сильно ветвящиеся слоевища водорослей (например, кладофора).

Исследования микроводорослей эпифитона 13 видов зелёных водорослей-макрофитов из Чёрного моря и двух видов родов *Codium* и *Bryopsis* из Эгейского моря и египетского побережья Средиземного моря (близ Порт-Саида) показали, что многие виды Chlorophyta заселяются в основном диатомовыми водорослями с разной степенью интенсивности.

ЗЕЛЁНЫЕ ВОДРОСЛИ

Bryopsis plumosa (Hudson) C. Agardh 1823

Водоросль встречается в различных морях земного шара, в том числе в Средиземном, Эгейском, Красном морях, в Атлантическом океане в северном полушарии, Тихом и Индийском океанах. В Чёрном море обитает вдоль крымского побережья в Каркинитском заливе, Севастопольской бухте, Одесском заливе, Прикерченском районе, Новороссийской бухте, у побережья Болгарии и Румынии, а также в Азовском море (Калугина-Гутник, 1975).

При исследовании талломов *B. plumosa*, собранных в Казачьей бухте 27 января 1989 г. на глубине 5 – 7 м при температуре воды 7°C и солёности 17 – 18 ‰, впервые было зарегистрировано массовое развитие крупноклеточного колониального вида диатомовой водоросли *Toxarium undulatum* (длина клетки от 540 до 680 мкм). Обычно этот вид обитает в рыхлом грунте. Вероятно, в период зимнего шторма илистые фракции вместе с диатомовой водорослью были занесены на талломы макрофита.

Так, 14 июля 1989 г. в период экспедиции на НИС «Академик Ковалевский» в районе банки Монселл Эгейского моря в траловых сборах на глубине 97 м при солёности воды 39,72 ‰, температуре 14,2°C и прозрачности воды по диску Секки 28 м руководителем экспедиции А.А. Калугиной-Гутник была обнаружена зелёная водоросль *B. plumosa*, опущенная диатомовыми водорослями, в эпифитоне которой нами обнаружено массовое развитие колоний диатомовых водорослей родов *Licmophora*, *Tabularia*, а также вид одиночной подвижной диатомеи рода *Cocconeis* (Ryabushko, 1999). Встречаемость диатомовых на талломах *B. plumosa* из разных морей, в большей степени, связана с морфологией макрофита-базифита, поскольку этот тип водоросли имеет перисто-разветвлённые слоевища, похожие на перья птицы, которые предпочтительнее заселяются диатомовыми водорослями по сравнению с плоскими слоевищами *Ulva* или же *Codium*.

21 июля 1989 г. в рейсе на НИС «Академик Ковалевский» в Средиземном море близ Порт-Саида на глубине 25,0 при солёности 37,27 ‰, температуре 26°C и прозрачности воды по диску Секки 18,5 м при исследовании диатомовых на слоевищах *Caulerpa prolifera* нами встречено 6 видов (5 родов), а *Codium bursa* оставался чистым, кроме одного вида *Navicula* sp., то есть водоросль практически не обростала, как это было отмечено А.И. Прошкиной-Лавренко (1963а) для черноморского вида *Codium tomentosum*, обитающего и в Адриатическом море, но не указанного для Чёрного моря А.А. Калугиной-Гутник (1975).

Chaetomorpha linum (O.F.Müller) Kützing 1845

05.06.1995 г., Казачья бухта, Севастополь, 0,5 м, $t = 21,0^{\circ}\text{C}$.

Колонии *Striatella unipunctata*, *Achnanthes longipes*, *Tabularia tabulata*, *Licmophora abbreviata*, *L. flabellata*; *Amphora hyalina*, *Cocconeis scutellum* (в массе) – вид-доминант.

28.06.2001 г., бухта Тибенькова, Севастополь, 0,5 м, $t = 21,0^{\circ}\text{C}$.

Видовой состав тот же, который был обнаружен в эпифитоне *Cystoseira barbata*, но количественно уступает цистозире.

Cladophora albida (Nees) Kützing 1843

13.04.1988 г., Казачья бухта, Севастополь, 1 – 7 м, $t = 12,0^{\circ}\text{C}$.

Обилие колоний диатомовых водорослей *Achnanthes longipes*, *Berkeleya rutilans*, *Licmophora abbreviata*, *L. flabellata*, *Tabularia tabulata*.

17.08.1988 г., Каламитский залив, 2,0 – 5,0 м, $t = 23,0^{\circ}\text{C}$.

Обилие диатомовых водорослей *Striatella unipunctata* (в массе), *Licmophora gracilis*, *Craticula halophila*, *Cylindrotheca closterium*, *Campylodiscus fastuosus*, *Nitzschia tenuirostris*; единичная находка для Чёрного моря *Toxonidea insignis* (84 x 28 мкм) отмечена на глубине 2 м.

28.06.2001 г., бухта Тибенькова, Севастополь, 0,5 м, $t = 21,0^{\circ}\text{C}$.

Navicula ramosissima – доминирует, *Achnanthes longipes*, *Amphora hyalina*, *Cocconeis scutellum*, *Trachyneis aspera*, *Licmophora abbreviata*, *L. flabellata* – единично, а также

динофлагеллята *Prorocentrum lima*. Состав микроводорослей сходен с таковым микроэпифитона *Laurencia pappilosa*, обитающей рядом с кладофорой, но численность значительно ниже.

08.08.2002 г., Стрелецкая бухта, Севастополь, 1,5 м, $t = 18,0^{\circ}\text{C}$.

Tabularia fasciculata, *Ardissonia crystallina*, *Licmophora abbreviata*, *Cocconeis scutellum*, *Seminavis ventricosa*, *Halamphora coffeiformis*, *Amphora parvula*, *Trachyneis aspera*, *Pleurosigma elongatum*, *Nitzschia longissima*, *Psammodictyon panduriforme*, а также колонии синезеленых водорослей *Spirulina tenuissima*, *Lyngbya semiplena*.

27.08.2002 г., бухта Матюшенко, Севастополь, 0,5 м, $t = 20,0^{\circ}\text{C}$.

Диатомей обнаружено мало: *Coscinodiscus jonesianus* – доминирует, *Pleurosigma elongatum*, *Trachyneis aspera*, *Striatella unipunctata* (единично).

Cladophora sericea (Hudson) Kützing 1843

27.01.1989 г., Казачья бухта, Севастополь, 6 м, $t = 7,0^{\circ}\text{C}$.

Ulva intestinalis L. 1753 (= *Enteromorpha intestinalis* (L.) Nees 1820)

09.03.1988 г., Мартынова бухта, Севастополь, 0,5 м, $t = 8,0^{\circ}\text{C}$.

Обилие диатомовых *Melosira moniliformis*, *Tabularia tabulata*, *Licmophora ehrenbergii*, *L. paradoxa*, *Achnanthes brevipes*, *Nitzschia* sp.

16.05.1988 г., Мартынова бухта, Севастополь, 0,5 м, $t = 15^{\circ}\text{C}$.

Обилие колоний *Melosira moniliformis*, *M. nummuloides*, *Tabularia tabulata*, *Berkeleya rutilans*, *Parlibellus delognei*; одиночные клетки *Licmophora abbreviata*, *Navicula amorphila* var. *intermedia*, *Cocconeis scutellum* (много), *Cylindrotheca closterium*, *Nitzschia hybrida* f. *hyalina*.

20.07.1988 г., у мыса Песочный, Севастополь, 0,5 м.

Licmophora abbreviata *Cylindrotheca closterium* – много, *Striatella unipunctata* – редко; диатомовых водорослей больше, чем на прибрежных камнях, находящихся рядом с макрофитом *Ulva intestinalis*.

Ulva linza L. 1753 (= *Enteromorpha linza* (L.) J. Agardh 1883)

30.05.1988 г., Мартынова бухта, Севастополь, 0,5 м, $t = 21^{\circ}\text{C}$.

Диатомей крайне мало в основном колониальные виды *Navicula*, *Tabularia*, *Melosira*, но сами колонии этих видов не встречены, а лишь осевшие отдельные клетки.

Ulva prolifera O.F. Müll. 1778 (= *Enteromorpha prolifera* (O.F. Müller) J. Agardh 1883 + бурая водоросль *Sphacelaria cirrosa* (Roth) C. Agardh 1824

05.06.1995 г., Казачья бухта, Севастополь, 0,5 м, $t = 21,0^{\circ}\text{C}$.

Licmophora abbreviata, *L. flabellata*, *Anaulus minutus*, *Achnanthes longipes*, *Berkeleya rutilans*, *Tabularia fasciculata*, *T. tabulata* (в массе), *Trachyneis aspera*, *Amphora hyalina*, *Striatella unipunctata* (в массе), *Cocconeis scutellum*; встречается множество динофлагеллят и гаптофитовых водорослей.

Ulva rigida C. Agardh 1823

Вид относится к потенциально промысловым видам, которые можно использовать в пищу. Иногда ульву называют «морским салатом», несколько напоминающим наземный «курчавый салат». Исследования эпифитона донной растительности Чёрного моря показали, что ульву, имеющую плоский тип слоевища, заселяют разнообразные виды диатомовых водорослей, но слабее, чем многоклеточные водоросли родов *Ceramium*, *Sphacelaria* Lyngb., *Cladophora* и др., имеющие осевую структуру таллома.

Как показали исследования, талломы ульвы не всегда обрастают микроводорослями. Так, в Карантинной бухте Чёрного моря в конце мая 1988 г. при температуре воды $17,5^{\circ}\text{C}$, когда у водоросли наблюдался активный выход спор и развитие

гаметофитов, слоевища ульвы оставались свободными от обрастания. Следовательно, при количественной оценке микроводорослей в эпифитоне водорослей-макрофитов необходимо учитывать физиологическое состояние последних.

В Мартыновой бухте в апреле 1988 г. при $t = 9 - 11^{\circ}\text{C}$ слоевища *U. rigida* и особенно её ризоиды были заселены диатомовыми водорослями, макроэпифитами, но количественно меньше, чем многоклеточные зелёные водоросли рода *Cladophora*, красные водоросли рода *Ceramium*, бурые рода *Sphacelaria*, имеющие осевую структуру слоевища, которые, в свою очередь, интенсивно заселялись колониями облигатных видов-обрастателей диатомовых водорослей родов *Licmophora*, *Achnanthes*, *Tabularia*, *Grammatophora*. В апреле в период максимального развития микрофитобентоса в Чёрном море численность диатомей в эпифитоне *U. rigida* достигала $11,0 \cdot 10^3$ кл.·см⁻² (табл. 40).

В Казачьей бухте в июне 1995 г. при температуре воды 21°C талломы *Ulva rigida*, как и *Ceramium rubrum*, *Ulva prolifera*, *Ectocarpus conferfoides*, *Cystoseira crinita* и *Chaetomorpha linum*, а также камни и раковины мидии обильно обрастают диатомовыми водорослями родов *Licmophora*, *Cocconeis*, *Achnanthes*, *Stiatella*, *Tabularia*, *Grammatophora*, *Amphora*, *Melosira* и др. Однако ульва не всегда обрастала диатомовыми.

26.11.1987 г., Мартынова бухта, Севастополь, 0,3 м, $t = 11^{\circ}\text{C}$ воды.

Отмечено обилие *Cocconeis scutellum*, *Navicula ammophila* var. *intermedia*, *Ardissonea baculus*, *Achnanthes longipes*, *Tabularia tabulata*, *Nitzschia hybrida* f. *hyalina*, *N. rupestris*, *Licmophora ehrenbergii*, *Pinnularia quadrata*.

01.04 – 08.04.1988 г., Мартынова бухта, 0,5 м, $t = 9 - 11^{\circ}\text{C}$.

Обилие колоний *Licmophora abbreviata*, *Tabularia tabulata*, *Melosira moniliformis*, *M. nummuloides*, *Pauliella taeniata*, *Achnanthes brevipes*, *Grammatophora marina*, *L. flabellata*, а также *Navicula ammophila* var. *intermedia* – в массе.

24.02.1988 г., Мартынова бухта, 0,5 м, $t = 6,0^{\circ}\text{C}$.

Пластины ульвы заселены диатомовыми *Melosira moniliformis* var. *subglobosa*, *M. lineata*, *Trachyneis aspera*, *Tabularia tabulata*, *Licmophora ovulum*, *L. flabellata*.

26.05.1988 г., Мартынова бухта, 0,5 м, $t = 17,5^{\circ}\text{C}$.

Обрастание отсутствует, у макрофита наблюдается активный выход спор и развитие гаметофита.

08.02.1988 г., Карантинная бухта, Севастополь, 0,3 м, $t = 6,6^{\circ}\text{C}$.

Отмечены диатомовые *Campylodiscus fastuosus*, *Cylindrotheca closterium*, *Licmophora abbreviata*, *L. flabellata*, *Tabularia fasciculata*, *T. tabulata*, *Trachyneis aspera*.

12.05.1995 г., Казачья бухта, 0,5 м, $t = 17,5^{\circ}\text{C}$.

Краевая зона талломов *Ulva rigida*, обросшая колониями мелких и крупных клеток *Licmophora abbreviata* (много), *Cocconeis costata*, *Leptocylindrus minimus*, *Navicula* sp., *Cylindrotheca closterium*, *Striatella unipunctata*, *Berkeleya rutilans*.

05.06.1995 г., Казачья бухта, 0,5 м, $t = 21,0^{\circ}\text{C}$.

Массовое развитие диатомовых, обилие колоний *Striatella unipunctata*, *Achnanthes longipes*, *Tabularia tabulata*, *Licmophora abbreviata*, *L. flabellata*, а также *Cocconeis costata*, *C. scutellum*, *Coscinodiscus jonesianus*, *Amphora hyalina*, *Nitzschia tenuirostris*.

25.10.1995 г., Казачья бухта, 0,5 м, $t = 15,0^{\circ}\text{C}$.

Отмечены диатомовые, вид-доминант *Falcula media* var. *subsalina* (в массе), *Licmophora dalmatica*, *L. flabellata*, *Gyrosigma fasciola* var. *prolongatum*, *Halamphora coffeiformis*.

25.10.1995 г., Казачья бухта, 4,5 м, $t = 15,0^{\circ}\text{C}$.

На небольшом фрагменте таллома ульвы много диатомей *Falcula media* var. *subsalina*, *Climaconeis inflexa*, *Halamphora coffeiformis*, *Gyrosigma tenuissimum*, *Licmophora dalmatica*, *L. flabellata*, *Cylindrotheca closterium*, *Striatella unipunctata*.

07.04.1998 г., Казачья бухта, 4,5 м, $t = 15,0^{\circ}\text{C}$.

Licmophora abbreviata, *L. flabellata*, *Cylindrotheca closterium*, *Nitzschia tenuirostris*, *N. hybrida* f. *hyalina*, *Tabularia fasciculata*, *Navicula pennata* var. *pontica*, *Thalassiosira parva* (единично).

Ниже приведены количественные данные диатомовых водорослей эпифитона донной растительности из разных районов исследования (табл. 40).

Действительно, представители класса Chlorophyceae, так же как и другие виды донной растительности, количественно по-разному заселяются диатомовыми водорослями. При этом имеют значение не только благоприятные экологические условия, но и структура самого макрофита-базифита. Метаболическое влияние живых субстратов (беспозвоночные животные и донная растительность), возможно, более сильно сказывается на фитообрастании, чем нам представлялось раньше, на первых этапах исследования. Некоторые исследователи высказывали предположение, основанное на косвенных данных, что молодые, активно растущие части талломов макрофитов способны выделять метаболиты, препятствующие колонизации их поверхности (Ballantine, 1979; Colina, 1981).

Нами показано, что молодые талломы и интеркалярная зона роста ламинарии японской, культивируемой в Приморье, обрастанию не подвергались, в отличие от талломов второго года выращивания (Рябушко, Буянкина, 1982).

Летом во время активного роста ламинарии количественный состав диатомовых водорослей резко снижается по сравнению с зимне-весенним сезоном. Однако на старых поврежденных частях слоевищ водорослей-макрофитов с низкой физиологической активностью поселение микроводорослей даже в летний период может быть значительным, что также показано и для морской травы zostеры. Кроме указанных выше макроводорослей, нами исследован микроэпифитон других видов донной растительности, включая цветковые растения, в том числе морские травы рода *Zostera*.

Табл. 40. Встречаемость, количество видов и численность (N) диатомовых водорослей в эпифитоне зелёных водорослей-макрофитов в крымском прибрежье Чёрного моря

Макрофит-базифит	Районы	Дата отбора проб	$T, ^{\circ}\text{C}$	Глубина, м	Диатомовые	
					Кол-во видов	$N \cdot 10^3$, кл. $\cdot \text{см}^{-2}$
1	2	3	4	5	6	7
<i>Ulva rigida</i>	Бухта Мартынова	26.11.1987	11,0	0,5	9	-
« «	«	24.02.1988	6,0	«	6	-
« «	«	01.04.1988	9,0	«	7	11,0
« «	«	08.04.1988	6,6	«	9	-
Всего:					20	-
« «	Карантинная бухта	08.02.1988	6,6	«	5	9,28
« «	«	24.02.1988	6,0	«	6	8,48
« «	Бухта Круглая	Май, 1990	19,0	0	6	1,8

Продолж. табл. 40

1	2	3	4	5	6	7
« «	Мыс Песочный	Май, 1990	«	«	18	3,92
« «	«	Август, 1990	23,0	«	14	12,0
« «	Казачья бухта	12.05.1995	17,5	6,0	7	-
« «	«	05.06.1995	21,0	0,5	10	-
« «	«	25.10.1995	15,0	4,5	8	-
« «	«	07.04.1998	15,0	0,5	5	-
« «	Карантинная бухта	22.04.2011	11,0	2,0	13	-
« «	«	22.06.2011	23,0	0	8	-
« «	Казачья бухта	06.08.2011	21,0	0,3	12	-
« «	«	28.08.2011	26,0	«	6	-
<i>Gracilaria verrucosa</i>	«	26.01.1988	8,2	1 – 3	15	8,26
« «	Бухта Мартынова	24.08.1988	24,0	0,5	10	135,3
<i>Cystoseira barbata</i>	« «	« «	«	«	11	92,9
<i>Cladophora albida</i>	«	13.04.1988	12,0	6,0	5	-
« «	Мыс Песочный	Август, 1990	-	0	4	11,9
« «	Троицкая балка	30.07. 2002	27,0	1,0	29+2*	-
« «	Бухта Стрелецкая	08.08.2002	18,0	1,5	16	-
« «	«	« «	18,0°	0,5	11+2*	-
« «	Мыс Айя	12.08.2002	20,0	1,5	10	-
« «	Бухта Матюшенко	27.08.2002	20,0	0,5	4	-
« «	Бухта Тибенькова	28.06.2001	21,0	0,5	7+1*	-
« «	Карантинная бухта	22.04.2011	11,0	2,0	13	-
« «	«	22.06.2011	23,0	0	4	-
« «	Мыс Хрустальный	10.07.2011	23,0	2,0	12	-
« «	Мыс Айя	17.07.2011	25,0	0,2	13	-
« «	Карантинная бухта	22.08.2011	22,0	0	12	-
<i>Sphacelaria cirrosa</i>	«	16.05. 1988	13,0	0,5	5	331,0
« «	«	«	«	«	3	33,8
« «	«	«	«	«	7	502,7
<i>Ulva intestinalis</i>	Бухта Мартынова	09.03.1988	8,0	«	4	1,8
« «	«	16.05.1988	15,0	«	10	-
« «	Мыс Песочный	20.07.1988	19,0	«	3	-
<i>Chaetomorpha linum</i>	Казачья бухта	05.06.1995	21,0	«	7	-

(*) – динофитовые водоросли и цианобактерии.

МОРСКИЕ ТРАВЫ

Zostera marina

26.11.1987 г., Мартынова бухта, Севастополь, 1,0 м, $t = 11^{\circ}\text{C}$ воды.

Обилие диатомовых водорослей, численно преобладает *Navicula ammophila* var. *intermedia* (в массе), *Cylindrotheca closterium*, *Cocconeis scutellum*, *Licmophora ehrenbergii*, *Tabularia tabulata*, *Achnanthes longipes* и др. Численность микроводорослей выше, чем в эпифитоне ульвы, изъятая у уреза воды рядом с зостерой.

24.02.1988 г., Мартынова бухта, 0,5 м, $t = 6,0^{\circ}\text{C}$.

Обилие диатомовых *Gomphonemopsis pseudexigua*, *Licmophora ovulum*, *L. flabellata*, *Cocconeis scutellum*, *Cylindrotheca closterium*, *Tabularia tabulata*, *Parlibellus delognei*, *Trachyneis aspera*, *Melosira moniliformis*, *M. moniliformis* var. *subglobosa*, *M. lineata*, *Striatella unipunctata*, *Nitzschia tenuirostris*, *N. hybrida* f. *hyalina*, *Achnanthes brevipes*, *A. longipes*.

31.08.1988 г., Мартынова бухта, 2,5 м, $t = 24,0^{\circ}\text{C}$.

Диатомей мало: *Haslea subagnita*, *Melosira moniliformis*, *Coscinodiscus* sp.; встречена динофлагеллята *Prorocentrum lima* – много.

26.01.1988 г., Казачья бухта, Севастополь, 1 – 3 м, $t = 8,2^{\circ}\text{C}$.

Cylindrotheca closterium, *Cocconeis scutellum*, *C. costata*, *Berkeleya rutilans*, *Pleurosigma elongatum*, *Pleurosigma* sp., *Stinavis ventricosa*, *Gomphonemopsis pseudoexigua*, *Amphora hyalina*, *Navicula pennata* var. *pontica*, *Licmophora flabellata*, *L. dalmatica*, *Nitzschia lanceolata*, *N. hybrida* f. *hyalina*, *N. tenuirostris*, *Nitzschia* sp., *Catacombis gaillonii*, *Achnanthes brevipes*, *Tabularia tabulata*, *Striatella unipunctata*, *Melosira moniliformis*.

31.08.1988 г., Казачья бухта, 3,0 м, $t = 24,0^{\circ}\text{C}$.

Диатомей много только на опавших листьях зостеры с примесью макроэпифитов, а на молодых побегах и корнях зостеры диатомей не обнаружено.

29.08.1995 г., Казачья бухта, 4,5 м, $t = 23,5,0^{\circ}\text{C}$.

Листья зостеры и ее корневище с примесью песка, слабо обросшие диатомовыми водорослями *Cocconeis scutellum*, *C. costata*, *Licmophora flabellata*, *L. abbreviata*, *Bacillaria paxillifera*, *Parlibellus delognei*, *Grammatophora marina*, *Lyrella* spp., *Diploneis* spp., а также отмечены цианобактерии и динофлагеллята *Prorocentrum micans*.

Исследование эпифитона донной растительности в различных бухтах Севастополя показало, что морские травы, как и талломы водорослей-макрофитов, заселяются огромным количеством одноклеточных водорослей. Видовое обилие и численность микроводорослей увеличиваются на более старых слоевищах с наилком по сравнению с молодыми побегами (табл. 41).

Табл. 41. Обилие видов (*S*) и численность (*N*) диатомовых водорослей в эпифитоне зостеры в бухтах Севастополя, 1988 г.

Дата	Бухты	<i>T</i> , °C	Растение-базифит	<i>S</i>	<i>N</i> ·10 ³ , кл.·см ⁻²
26.01	Казачья	8,2	<i>Zostera marina</i>	9	12,1
24.02	Мартынова	6,0	<i>Z. marina</i> * (старые)	9	656,0
«	«	«	<i>Z. marina</i> ** (молодые)	8	21,6

Как отмечалось ранее, присутствие значительной мортмассы на поверхности водорослей и морских трав является более привлекательным для заселения их диатомовыми водорослями. Сезон года и характер грунта, к которому прикрепляются донные растения, также влияют на качественный и количественный состав микрофитов, как это показано в предыдущих разделах. Исследования показали, что макрофиты-базифиты активно заселяются одноклеточными водорослями и многоклеточными эпифитами родов *Ectocarpus*, *Cladophora*, *Chaetomorpha*, *Ceramium*, *Sphacelaria* и др., поверхность которых, в свою очередь, также колонизируется микроводорослями (рис. 40). Многоярусность заселения различных природных субстратов – довольно распространённое явление, которое отмечено нами в Чёрном, Эгейском и Японском морях.

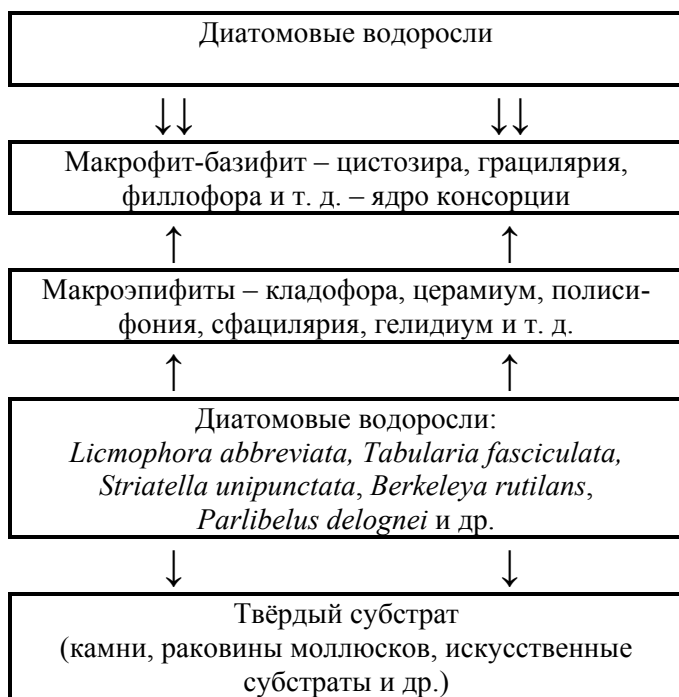


Рис. 40. Многоуровневая иерархия (многоярусность) заселения диатомовыми различных субстратов: макрофит-базифит, макроэпифиты, твёрдый субстрат, диатомовые водоросли.

Тенденция размещения эпифитов на поверхности морских водорослей во многом сходна с таковой у наземных растений. Особенностью вод Чёрного моря в летний сезон являются сложные многоярусные «иерархические фитообрастания» (Хайлов, Парчевский, 1983; Рябушко и др., 2005с). В море довольно часто наблюдается тройной и более сложный эпифитизм водорослей. Иллюстрацией этого процесса является многоуровневая иерархическая организация консорции макрофита-базифита (её ядро), заселяемого более мелкими макроэпифитами, и те и другие, в свою очередь, обрастают диатомовыми водорослями, которые также могут поселяться один на другом (рис. 41; табл. X, рис. 10, 11; XII).



Рис. 41. Диатомовые водоросли родов *Licmophora* (1), *Striatella* (2), *Achnanthes* (3), обрастающие водоросли-макрофиты (4) (ориг.).

Пример заселения колоний планктонных синезелёных диатомеями рода *Nitzschia* (Михайлов, 1975) известен, на это обращал внимание и Ю.П. Горбенко (1977) при изучении погружённых в море стеклянных пластин, указывая на то, что иногда к виду *Nitzschia longissima* прикреплялись мелкие клетки диатомей родов *Navicula* и *Nitzschia* размером 10 – 20 мкм. На талломах грацилярий нами отмечены поселения диатомей рода *Nitzschia*, к клеткам которых прикреплялись мелкие клетки *Grammatophora*.

Количественное распределение диатомовых водорослей в эпифитоне водорослей-макрофитов

В рамках летнего сезона – май и август 1990 г. (заметим, что май отнесен к началу биологического лета) исследован микроэпифитон 16 видов красных, бурых и зелёных водорослей-макрофитов, в том числе красные водоросли: *Antithamnion cruciatum*, *Ceramium rubrum*, *Corallina officinalis*, *Gelidium latifolium*, *Jania rubens*, *Laurencia papillosa*, *L. obtusa*, *Phyllophora crispata*, *Polysiphonia subulifera*; бурые: *Cystoseira crinita*, *Dilophus fasciola*, *Sphacelaria cirrosa*, *Stilophora rhizodes*, *Cladostephus verticillatus*; зелёные: *Cladophora albida*, *Ulva rigida*.

В эпифитоне водорослей-макрофитов обнаружен 41 вид и ввт диатомовых водорослей (табл. 42). В мае на 10 видах макрофитов обнаружено 36 видов с преобладанием представителей родов *Navicula*, *Grammatophora*, *Licmophora*, *Striatella*, *Trachyneis*, *Cocconeis* и др. В августе в эпифитоне 6 видов красных водорослей: *Ceramium rubrum*, *Corallina officinalis*, *Gelidium latifolium*, *Jania rubens*, *Laurencia papillosa* и *Phyllophora crispata* найден 31 вид диатомовых. В мае и августе отмечено 26 общих видов.

Флористическое сходство, отражающее структуру сообществ, рассчитанное по коэффициенту Чекановского-Сёнренсена (K_s), составило в среднем 60 % (рис. 42). Летом в обрастании макрофитов возрастает встречаемость гетеротрофных диатомей *Cylindrotheca closterium* и *Halamphora coffeiformis*, которые, кстати, являются индикаторами органического загрязнения морской воды и способны переходить от гетеротрофного на смешанный тип питания. Из всех встреченных видов облигатные виды-обрастатели составляют 24 % общего количества (табл. 42).

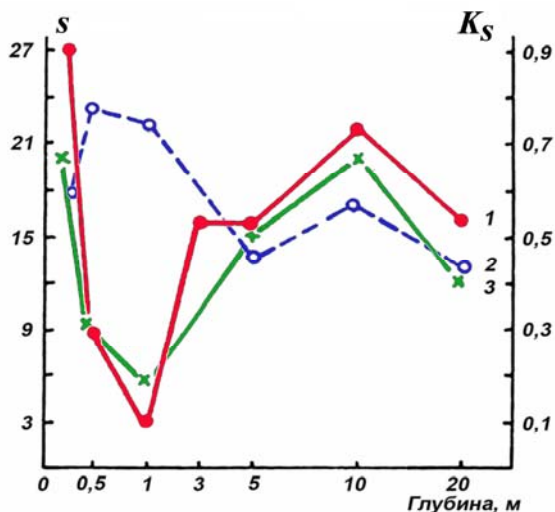


Рис. 42. Обилие видов (S) диатомовых водорослей и коэффициент Чекановского-Сёрнсена (K_s) в зависимости от глубины обитания водорослей-макрофитов у мыса Песочный (Крым, Севастополь, Чёрное море): 1 – май, 2 – август, 3 – K_s

Табл. 42. Встречаемость диатомовых водорослей в эпифитоне донной растительности бухты Круглая (Севастополь, Чёрное море)

Таксон	Май	Август
1	2	3
<i>Achnanthes brevipes</i>	+	+
<i>A. longipes</i>	+	+
<i>Amphora hyalina</i>	+	+
<i>A. ocellata</i>	+	-
<i>A. proteus</i>	+	+
<i>Amphora</i> sp.	+	+
<i>Bacillaria paxillifera</i>	-	+
<i>Berkeleya rutilans</i>	+	+
<i>Campylodiscus</i> sp.	+	-
<i>Cocconeis costata</i>	+	+
<i>C. scutellum</i>	+	+
<i>Craticula halophila</i>	+	-
<i>Cylindrotheca closterium</i>	+	+
<i>Cymbella</i> sp.	+	-
<i>Diatoma tenueis</i>	+	-
<i>D. vulgare</i>	+	-
<i>Carinasigma rectum</i>	+	-
<i>Entomoneis paludosa</i>	+	-
<i>Falcula media</i> var. <i>subsalina</i>	+	-
<i>Grammatophora angulosa</i>	+	+
<i>Gr. marina</i>	+	+
<i>Gyrosigma fasciola</i> var. <i>prolongatum</i>	+	+
<i>Halamphora coffeiformis</i>	-	+
<i>Licmophora ehrenbergii</i>	+	+
<i>L. flabellata</i>	+	+

1	2	3
<i>L. hastata</i>	+	+
<i>Navicula pennata</i> var. <i>pontica</i>	+	+
<i>Navicula</i> sp.	-	+
<i>Nitzschia tenuirostris</i>	+	+
<i>Climaconeis inflexa</i>	+	+
<i>Pleurosigma elongatum</i>	+	-
<i>Pl. formosum</i>	+	+
<i>Pleurosigma</i> sp.	+	+
<i>Psammodyction constrictum</i>	-	+
<i>Pseudo-nitzschia delicatissima</i>	+	+
<i>Seminavis ventricosa</i>	+	-
<i>Striatella delicatula</i>	+	+
<i>Striatella unipunctata</i>	+	+
<i>Tabularia tabulata</i>	+	+
<i>Toxarium undulatum</i>	-	+
<i>Trachyneis aspera</i>	+	+
Итого:	36	31

Основными доминантами, определяющими структуру диатомового сообщества в эпифитоне макрофитов, являются *Licmophora ehrenbergii*, *Navicula pennata* var. *pontica* и *Grammatophora marina*. Два первых вида достигают высокой численности на талломах красных водорослей в сообществе *Jania rubens*+*Antithamnion cruciatum* на глубине 3 м за счёт видов, более интенсивно заселяющих слоевища *A. cruciatum*. В мае численность и биомасса микроводорослей на ульве – самая низкая из всех исследованных макрофитов, хотя в августе эти показатели выше (табл. 43, 45).

С увеличением глубины наблюдается тенденция уменьшения значений коэффициента сходства, что, возможно, объясняется трофическими отношениями между микроводорослями и эпифитными беспозвоночными. Так, в мае на глубине 20 м на талломах *P. crispata* + *S. cirrosa* в большом количестве найдены полихеты спирорбисы, а в августе – мшанки, гастроподы и молодь двустворчатых моллюсков. В обрастании цистозир в летнее время основными доминантами являются *Grammatophora*, *Licmophora*, *Navicula* и др.

Исследования в летний сезон видового состава и количественной структуры сообществ диатомовых водорослей эпифитона 16 видов черноморских водорослей-макрофитов (в том числе ульвы и кладофоры), обитающих на глубине 0 – 20 м, показали, что средние значения численности и биомассы микрофитов на всех видах макрофитов от мая к августу повышаются в 3 – 4 раза, независимо от района обитания водорослей. Соотношение численности диатомей в эпифитоне бурых, красных и зелёных водорослей составляет 20 : 8 : 1, в соответствии с изменением морфологических характеристик макрофита-базифита – от разветвлённых осевых структур, у которых площадь поверхности субстрата для прикрепления микроводорослей больше, до плоских талломов, у которых площадь поверхности меньше (Рябушко, 1994; Ryabushko, 1996).

Табл. 43. Средние значения индекса видового разнообразия Шеннона (H), обилия видов (S), численности (N) и биомассы (B) диатомовых водорослей в эпифитоне водорослей-макрофитов у мыса Песочного Чёрного моря (1990 г.)

Вид макрофита	Глубина, м	Май				Август			
		S	H	$N \cdot 10^3$ кл.·см ⁻²	B , мг·см ⁻²	S	H	$N \cdot 10^3$ кл.·см ⁻²	B , мг·см ⁻²
<i>Cystoseira crinita</i>	0	-	-	-	-	6	1,43	25,9	0,027
«	0,5	5	1,29	7,58	0,01	8	1,87	51,8	0,09
«	1,0	3	0,80	2,15	0,06	5	1,35	239,9	0,34
<i>C. crinita</i> + <i>Spacelaria cirrosa</i>	5,0	15	2,04	9,72	0,023	14	2,31	942,0	1,99
<i>C. crinita</i> + <i>Ceramium rubrum</i>	10,0	18	2,07	139,0	0,27	20	2,76	159,6	0,35
<i>Dilophus fasciola</i>	0,5	4	0,94	38,4	-	-	-	-	-
<i>Stilophora rhizodes</i>	5,0	11	2,31	29,9	0,03	-	-	-	-
<i>Ceramium rubrum</i> ¹	3,0	13	2,47	31,8	0,05	-	-	-	-
<i>Jania rubens</i> ²	3,0	7	1,45	207,8	0,38	-	-	-	-
<i>Gelidium latifolium</i> + <i>C. rubrum</i>	0	14	2,39	10,7	0,032	-	-	-	-
<i>Laurencia papillosa</i> ³	0	11	1,36	5,2	0,013	18	2,60	43,6	0,55
<i>L. papillosa</i>	0,5	6	1,27	4,0	0,013	-	-	-	-
<i>L. papillosa</i> ⁴	10,0	11	2,01	26,3	0,05	-	-	-	-
<i>L. obtusa</i>	5,0	-	-	-	-	8	1,96	160,6	0,29
<i>Phyllophora crispata</i>	0,5	-	-	-	-	6	-	1,3	-
<i>Ph. crispata</i> ⁵	20,0	16	3,13	17,5	0,03	11	2,31	138,1	0,33
<i>Cladophora albida</i> *	0	-	-	-	-	4	-	11,9	0,01
<i>Ulva rigida</i> *	0	18	2,05	3,92	0,008	14	2,17	12,0	0,02

(-) – вид отсутствует, (*) – водоросли из бухты Круглая; сопутствующие виды макрофита-базифита: 1 – *Ceramium rubrum* + *Spacelaria cirrosa*; 2 – *Antithamnion cruciatum*; 3 – *Gelidium latifolium*; 4 – *Cladophora albida*; 5 – *Polysiphonia subulifera*

Практически на всех макрофитах, в том числе перспективно промысловых (черноморские агароносы грацилярия, филлофора, гелидиум), поселяются различные виды микроводорослей. Однако численность популяций диатомовых водорослей может меняться в зависимости от типа субстрата их заселения. Поверхность донных растений является важным параметром, характеризующим их функционирование. Используя искусственные субстраты-модули, имитирующие определённый тип макрофита «цистозире», «кладофору», «церамиум», «зостеру» с заданной удельной площадью поверхности, соответствующей им, определяли на каждом из них численность диатомовых. Количественно было установлено, что с увеличением площади поверхности субстрата с осевым типом структур модуля увеличивается количество видов и численность диатомовых по сравнению с типом плоских талломов, однако при этом необходимо учитывать сезоны наибольшего развития микрофитов (Рябушко, Завалко, 1992). Таким образом, для расселения микрофитов нужна большая поверхность, визуально выявленная многими исследователями-систематиками, изучавшими поселение диатомовых на разных типах макрофитов. Летом количество видов микроводорослей в эпифитоне *Cystoseira* + *Sphacelaria* и *Cystoseira* + *Sphacelaria* + *Ceramium* увеличивается за счёт макроэпифитов, составляющих до 30 % сырой массы цистозире, по сравнению с её эпифитоном без сопутствующих макроэпифитов.

Табл. 44. Численность диатомовых водорослей эпифитона водорослей-макрофитов в открытом море у мыса Песочного (разрез I, май 1990 г.)

Таксон	Численность диатомовых водорослей, $M \cdot 10^3$ кл·см ⁻²										
	3,0	3,0	0	3,0	0-10	20,0	0-10	5,0	0,5	0	
Глубина, м	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	
Субстрат											
I	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	
<i>Achnanthes brevipes</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Achnanthes longipes</i>	-	-	+	-	0,2	-	-	-	-	-	
<i>Amphora hyalina</i>	-	-	-	-	-	+	0,06	-	-	+	
<i>A. ocellata</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>A. proteus</i>	-	-	+	-	-	0,76	-	-	-	-	
<i>Amphora</i> sp.	0,58	-	-	+	+	-	+	0,11	-	-	
<i>Bacillaria paxillifera</i>	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	
<i>Berkeleya rutilans</i>	0,78	-	+	-	-	-	0,03	-	-	0,28	
<i>Campylodiscus</i> sp.	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	
<i>Cocconeis costata</i>	-	-	0,69	-	-	2,66	0,13	0,97	-	+	
<i>C. scutellum</i>	0,58	+	2,58	0,76	0,57	0,57	+	+	+	0,02	
<i>Craticula halophila</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Cylindrotheca closterium</i>	0,39	-	-	-	-	+	-	-	-	0,04	
<i>Cymbella</i> sp.	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	
<i>Diatoma tenuis</i>	+	+	-	-	-	0,66	+	-	-	0,06	
<i>D. vulgare</i>	-	-	-	-	-	-	12,2	-	-	-	
<i>Carinasigma rectum</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Entomoneis paludosa</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	
<i>Falcula media</i> var. <i>subsalina</i>	-	-	-	-	0,32	-	+	-	-	+	
<i>Grammatophora angulosa</i>	+	-	-	+	-	-	+	-	-	-	
<i>Gr. marina</i>	7,0	+	0,42	-	0,50	0,09	1,47	4,1	-	0,07	
<i>Gyrosigma fasciola</i> var. <i>prolongatum</i>	-	-	-	-	0,20	-	-	-	-	-	
<i>Halamphora coffeiformis</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	

Продолж. табл. 44

	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Licmophora flabellata</i>	-	-	-	-	-	+	39,0	-	-	+
<i>L. hastata</i>	+	+	2,23	+	12,1	0,95	3,9	12,1	1,3	1,2
<i>Navicula pennata</i> var. <i>pontica</i>	+	+	1,3	62,7	1,66	0,95	5,03	1,71	29,0	+
<i>Navicula</i> sp.	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Nitzschia tenuirostris</i>	0,20	+	0,91	-	2,30	0,28	5,77	0,80	-	+
<i>Nitzschia</i> sp.	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+
<i>Climaconeis inflexa</i>	-	-	-	-	0,20	0,09	-	-	-	0,02
<i>Pleurosigma elongatum</i>	-	-	-	-	-	-	-	1,30	-	-
<i>Pl. formosum</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pleurosigma</i> sp.	-	-	-	-	-	+	+	-	-	+
<i>Psammodyction constrictum</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Pseudo-nitzschia delicatissima</i>	-	-	-	-	0,90	-	-	-	-	-
<i>Striatella delicatula</i>	11,6	+	2,48	13,30	2,46	-	1,04	7,82	8,10	0,04
<i>Striatella unipunctata</i>	-	+	-	-	0,20	0,28	0,03	0,11	-	0,02
<i>Tabularia tabulata</i>	1,36	+	+	9,50	+	1,23	3,28	2,17	-	0,09
<i>Trachyneis aspera</i>	-	+	+	-	0,18	+	0,17	-	-	0,02

У словные обозначения: I – *Ceramium rubrum*; II – *Corallina officinalis*; III – *Gelidium latifolium* + *Ceramium rubrum*; IV – *Jania rubens*; V – *Laurencia papillosa*; VI – *Phyllophora crispata*; VII – *Cystoseira crinita*; VIII – *Stilophora rhizodes*; IX – *Dilophus fasciola*; X – *Ulva rigida*; (-) – вид отсутствует, (+) – вид встречен единично.

Табл. 45. Численность популяций диатомовых водорослей эпифитона водорослей-макрофитов в открытом море у мыса Песочный (разрез II, август 1990 г.)

Таксон	Численность диатомовых водорослей, $N \cdot 10^3$ кл. cm^{-2}											
	Глубина, м		I		II		III		IV		V	
	0	5,0	0,5	20,0	0	0,5	1,0	5,0	10,0	0*	VI	
Субстрат												
I												
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
<i>Achnanthes brevipes</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	18,3	-	+	
<i>A. longipes</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	
<i>Amphora hyalina</i>	0,2	-	-	2,1	-	-	-	+	+	-	0,03	
<i>A. proteus</i>	16,2	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	
<i>Amphora</i> sp.	0,2	-	-	4,3	-	-	-	-	2,5	-	-	
<i>Bacillaria paxillifera</i>	-	-	-	-	4,0	-	-	70,7	+	-	-	
<i>Berkeleya rutilans</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Cocconeis costata</i>	-	2,2	-	-	-	-	-	2,8	45,7	-	-	
<i>C. scutellum</i>	16,6	+	-	55,3	-	-	-	+	+	-	0,1	
<i>Cylindrotheca closterium</i>	0,2	2,2	+	8,5	-	+	-	11,3	14,1	-	-	
<i>Halamphora coffeiformis</i>	+	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	
<i>Grammatophora angulosa</i>	-	-	-	-	-	-	-	214,2	-	-	-	
<i>Gr. marina</i>	0,96	38,9	+	6,4	-	2,6	10,3	230,5	10,0	-	3,5	
<i>Gyrosigma fasciola</i>	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	
<i>Licmophora ehrenbergii</i>	1,4	79,2	+	2,1	2,8	25,4	127,3	360,6	29,9	3,2	4,6	
<i>L. flabellata</i>	-	-	-	-	-	-	-	4,24	-	-	-	

Продолж. табл. 45

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>L. hastata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Navicula pennata var. pontica</i>	5,7	11,7	-	46,8	2,2	16,4	4,58	36,1	34,1	0,65	0,3
<i>Navicula</i> sp.	-	-	-	-	-	4,1	-	-	2,5	-	1,8
<i>Nitzschia tenuirostris</i>	-	-	-	-	0,63	-	-	-	-	-	0,41
<i>Nitzschia</i> sp.	0,2	5,9	-	-	-	-	-	-	-	-	0,03
<i>Climaconeis inflexa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,03
<i>Pleurosigma formosum</i>	-	-	-	-	-	-	-	4,25	-	-	-
<i>Pleurosigma</i> sp.	+	-	-	+	-	-	-	-	3,3	-	-
<i>Psammodyction constrictum</i>	0,2	-	-	+	-	-	-	-	+	-	+
<i>Pseudo-nitzschia delicatissima</i>	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Striatella delicatula</i>	0,5	20,5	+	-	16,0	1,9	96,6	-	+	7,2	1,1
<i>S. unipunctata</i>	0,2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tabularia tabulata</i>	0,2	-	1,3	-	-	+	-	-	-	0,8	-
<i>Toxarium undulatum</i>	0,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,03
<i>Trachyneis aspera</i>	0,3	-	-	2,1	0,31	+	0,82	7,1	2,5	-	0,03

Условные обозначения: I – *Laurencia rarpilosa*; II – *L. obtusa*; III – *Phyllophora crispata*; IV – *Cystoseira crinita*; V – *Cladophora albida*; VI – *Ulva rigida*; (-) – вид отсутствует, (+) – вид встречается единично, (*) – у уреза воды на выходе из бухты Круглая.

Объясняется это тем, что, несмотря на высокую биомассу цистозиры, которая почти в 8 раз превосходит биомассу церамиума, удельная поверхность последнего почти в 5 раз выше, чем у цистозеры (Завалко, 1988). Вероятно, за счёт увеличения площади поверхности субстрата и возрастают количество видов и численность микроводорослей на поверхности макроэпифитов. Однако интенсивность заселения зависит не только от морфологических особенностей водоросли-базифита, но и от воздействия иных факторов среды. Для одноклеточных водорослей, поселяющихся на талломах и ризоидах макрофита-базифита, листьях и корнях морских трав, большое значение имеют морфология субстрата, его химические и механические свойства (перфорации, неровности и шероховатости, ветвистость талломов, глубина, температура, освещённость и прозрачность воды, содержание биогенных элементов), а также физиологическое состояние макрофита (возраст, стадии роста или отмирания, сезонность в развитии). Кроме того, важное значение имеет трофический фактор (выедание продуцентов консументами, поселяющимися в зарослях макрофитов), а также конкуренция за биогенные элементы между микро- и макроэпифитами.

Микроводоросли эпизоона кожных покровов дельфинов-афалин

В последние годы черноморская популяция дельфинов-афалин значительно сократилась, животные занесены в Красную книгу. Экологические исследования этих млекопитающих как в природной среде их обитания, так и в неволе весьма актуальны. Хвостовые и грудные плавники дельфинов, несмотря на свою упругость, могут легко повреждаться при встрече с твердыми предметами, например, рыбацкой сетью, что может спровоцировать заселение ран микроводорослями. Травмы кожи млекопитающих, которые могут возникнуть из-за ограниченного объема бассейна, и меньшая подвижность животных в неволе также способствуют активному заселению поверхности их кожи микроводорослями.

Анализ собственных и литературных данных показал, что из всех микроводорослей, отмеченных в разные годы на представителях китообразных, наиболее распространенными являются бентосные диатомовые водоросли. У известного американского исследователя дельфинов в океанариумах (Лилли, 1965) указано, что кожа дельфинов-афалин *Tursiopsis truncatus ponticus* совершенно не обрастает морскими организмами – ни морскими желудями, ни водорослями, которые можно найти на различных сооружениях, возводимых в море. И далее автор отмечает, что у дельфинов вырабатывается очень много эпидермиса, который постоянно слущивается, унося в воду все прилипшие к его коже организмы. Вероятно, речь идёт о здоровых животных океанариума, находящихся в лучших условиях и по питанию, и по содержанию, поэтому можно предположить, что у здоровых животных, независимо от места их нахождения, происходит естественное очищение кожи от ненужных микроорганизмов. Но если животные ослаблены, нарушен обмен веществ и на поверхности кожи имеются повреждения, то в них, как правило, появляются патогенные и потенциально опасные организмы, которые могут навредить им, а иногда и привести к гибели.

Выявление специфических организмов, поселяющихся на коже дельфинов необходимо для диагностики состояния млекопитающих и разработки режимов, связанных с оптимизацией условий содержания животных в неволе.

Сведения о поселениях микроводорослей на коже дельфинов Чёрного моря в естественной среде их обитания и содержащихся в океанариумах весьма ограничены (Рябушко, 1992, 2002; Биркун, Гольдин, 1997). С целью описания альгоценозов кожных покровов дельфинов-афалин и мест их содержания в бассейнах и вольерах материал собирали в дельфинарии Карадагского природного заповедника, Государственном океанариуме МО и НАН Украины (Казачья бухта, Крым) и океанариуме Малого Утриша (близ г. Анапы, Россия) на Чёрном море.

В сравнительных целях проведено исследование дельфинариев, дельфинов в неволе и в природе. В Карадагском дельфинарии обнаружено 60 таксонов микро- и макроводорослей, в том числе 5 видов – на коже дельфинов (табл. 46, 47). Преобладающей и широко распространённой группой являются диатомовые водоросли – 52 вида. В дельфинарии исследованы водоросли с трёх горизонтов глубин при разной освещённости воды. Наибольшее число микроводорослей (19 видов, разновидностей и форм) обнаружено в апреле 1989 г.; в освещённой верхней части бассейна найдено 4 вида диатомей, в средней – 8, а также нити улотрикса, в нижней – 10 видов диатомей.

Табл. 46. Водоросли, обнаруженные в вольерах, бассейнах и на кожных покровах дельфинов-афалин из Карадагского природного заповедника, океанариумов «Казачья бухта» и Малого Утриша

Таксоны	Карадаг	Казачья бухта	Малый Утриш	Чёрное море
1	2	3	4	5
Отдел Bacillariophyta				
<i>Achnanthes brevipes</i>	+	+	-	x
<i>A. longipes</i>	+	+	+	x
<i>Achnanthes</i> sp.	+	-	-	-
<i>Amphora caroliniana</i>	+ *	-	+	-
<i>A. hyalina</i>	-	+	+	x
<i>A. parvula</i>	+	-	-	-
<i>A. proteus</i> var. <i>oculata</i>	+	-	-	-
<i>A. terroris</i>	+	-	+	x
<i>Amphora</i> sp.	+	-	-	-
<i>Anaulus</i> sp.	+	-	-	x
<i>Ardissonaea crystallina</i>	+	-	-	-
<i>Bacillaria paxillifera</i>	+	-	-	-
<i>Berkeleya rutilans</i>	+	+	-	x
<i>Carinasigma rectum</i>	-	-	+	x
<i>Climaconeis inflexa</i>	-	+	-	x
<i>Climacosphenia</i> sp.	+	-	-	-
<i>Craticula halophila</i> var. <i>convergens</i>	-	-	+	-
<i>Cocconeis costata</i>	+	-	-	-
<i>C. scutellum</i>	+	-	-	-
<i>Cocconeis</i> sp.	+	-	-	x
<i>Cylindrotheca closterium</i>	+	+	-	x
<i>Cyclotella</i> sp.	+	-	-	-
<i>Entomoneis paludosa</i>	+	-	-	-
<i>Fragilaria</i> sp.	-	-	+ *	x

Продолж. табл. 46

1	2	3	4	5
<i>Grammatophora angulosa</i>	+	-	+	X
<i>Gr. marina</i>	+	-	-	X
<i>Gr. serpentina</i>	-	+ *	-	-
<i>Halamphora coffeiformis</i>	+	+	-	X
<i>Hyalodiscus scoticus</i>	-	-	+	-
<i>Licmophora abbreviata</i>	+ *	+ *	-	X **
<i>L. dalmatica</i>	+	-	+	X
<i>L. ehrenbergii</i>	+	-	-	X
<i>L. flabellata</i>	+	+	-	X
<i>L. ovulum</i>	+	-	-	X
<i>Mastogloia pusilla</i>	+	-	-	-
<i>Melosira moniliformis</i> var. <i>moniliformis</i>	+	+	-	X
<i>M. moniliformis</i> var. <i>subglobosa</i>	+	-	-	-
<i>M. nummuloides</i>	-	+	-	X
<i>Navicula ammophila</i> var. <i>intermedia</i>	+	-	-	-
<i>N. pennata</i> var. <i>pontica</i>	+	+	+	X
<i>Navicula ramosissima</i>	+	+	-	X
<i>Navicula</i> sp.	+ *	-	+	X
<i>Nitzschia hybrida</i> f. <i>hyalina</i>	+ *	+	-	X **
<i>N. longissima</i>	+	-	-	-
<i>N. rupestris</i>	+	-	-	-
<i>N. tenuirostris</i>	+	+	+ *	X
<i>Nitzschia</i> sp.	+	-	-	-
<i>Parlibellus delognei</i>	+	+	+	X
<i>Pleurosigma elongatum</i>	+	+ *	-	X
<i>Pl. formosum</i>	+	-	-	X
<i>Pleurosigma</i> sp.	+	-	-	-
<i>Pseudo-nitzschia delicatissima</i>	+	-	-	-
<i>Pseudo-solenia calcar-avis</i>	+	-	-	-
<i>Rhabdonema arcuatum</i>	-	+ *	-	-
<i>Rhoicosphenia marina</i>	+	+	-	X
<i>Seminavis ventricosa</i>	+	-	+	X
<i>Skeletomema costatum</i>	-	-	+	X
<i>Scoliopleura westii</i>	+	-	-	-
<i>Stauroneis constricta</i>	+	-	-	-
<i>Striatella unipunctata.</i>	+	+	+	X
<i>Tabularia fasciculata</i>	+	+	+ *	X
<i>Thalassiosira parva</i>	-	+	-	X
<i>Tryblionella apiculata</i>	+	-	-	-
Отдел Haptophyta				
<i>Emiliania huxleyi</i>	-	+ *	-	X
Отдел Dinophyta				
<i>Ceratium</i> sp.	+	-	-	-
<i>Prorocentrum cordatum</i>	+	+ *	+	X

1	2	3	4	5
Отдел Chlorophyta				
<i>Acutodesmus obliquus</i>	+	-	-	-
<i>Chlorella vulgaris</i>	-	+	-	-
<i>Cladophora albida</i> ***	+	+	-	x
<i>Enteromorpha prolifera</i> ***	-	+	-	x
Отдел Cyanoprokaryota				
<i>Anabaena</i> sp.	+ *	-	-	-
<i>Oscillatoria</i> sp.	+	-	-	-
Водоросли-макрофиты***				
<i>Callithamnion corymbosum</i>	-	-	+	x
<i>Ceramium rubrum</i>	-	+	-	x
<i>Sphacelaria cirrosa</i>	+	+	+	x
<i>Ulva rigida</i>	-	+	-	x
<i>Ulothrix tenuissima</i>	+ *	-	+ *	x

(*) – обнаружен на животных, содержащихся в неволе; (**) – обнаружен на диких дельфинах; (+) – отмечен в местах содержания животных в дельфинарии; (x) – найден в море близ дельфинария.

Табл. 47. Количество таксонов водорослей, обнаруженных на кожных покровах дельфинов-афалин, в воде дельфинариев и в море

Отделы водорослей	Количество видов и ввт				
	Карадаг	Казачья бухта	Малый Утриш	Море	Всего
Сyanoprokaryota	2	-	-	-	2
Bacillariophyta	52	23	18	35	63
Haptophyta	-	1	-	1	1
Dinophyta	2	1	1	1	2
Chlorophyta	3	4	1	4	6
Phaeophyta	1	2	1	2	2
Rhodophyta	-	1	1	2	2
Итого:	60	32	22	45	78
в том числе на коже дельфинов					
Микроводоросли	5	6	3	2	12

В верхнем горизонте затенённой части дельфинария найдено 4 вида диатомей, в среднем – 6, в нижнем – 4. На всех горизонтах доминировала *N. hybrida* f. *hyalina*. 6 видов были общими для освещённой и затенённой частей бассейна. В том же месяце из десяти соскобов с различных участков кожи трех дельфинов только у двух из них на хвостовой части обнаружены колонии *L. abbreviata* и *Navicula* sp. В повреждениях кожи спинного плавника третьего дельфина отмечены колонии цианобактерий рода *Anabaena*.

В зимние месяцы микроводоросли на кожных покровах дельфинов Карадагского дельфинария практически отсутствовали, лишь в декабре 1989 г. на спине одного из дельфинов отмечены единичные клетки *Nitzschia hybrida* f. *hyalina*, хотя на стенках дельфинария эта водоросль встречалась в большом количестве. В верхнем горизонте затенённой части бассейна найдено 5 видов диатомовых с доминированием *N. hybrida* f. *hyalina* – вида, обычного для этого времени года в бентосе и планктоне прибрежной части моря. На других горизонтах в затенённой и освещённой частях бассейна диато-

мовые водоросли отсутствовали или найдены в единичных экземплярах. Низкая численность диатомовых водорослей, скорее всего, связана с санитарной обработкой вольеров, часто совпадавшей со временем отбора проб. В марте 1990 г. на хвостовой лопасти и плавниках одного из дельфинов найдены единичные клетки диатомовых *Navicula* sp. и *Amphora caroliniana*, а также талломы нитчатой зелёной водоросли *Ulothrix tenuissima* и в большом количестве одиночные подвижные формы инфузорий. В это же время в Карадагском дельфинарии отмечена небольшая встречаемость диатомей в верхнем (6 видов) и среднем (5 видов) горизонтах затенённой части бассейна, где чаще всего отмечены *A. caroliniana* и *Berkeleya rutilans*; на нижнем горизонте на глубине 5 м водоросли не найдены. Меньшую численность имели *Licmophora* spp. и *Navicula* spp. В конце марта состав доминирующих водорослей на стенках бассейнов изменился. В массе наблюдались колонии *Grammatophora marina* и *Gr. angulosa* с большим числом делящихся клеток, что характерно для сезона их вегетации. На стенках бассейна присутствовало множество одиночных подвижных и колониальных сидячих форм инфузорий.

В середине мая 1990 г. исследовались микроводоросли затенённых частей старого и нового бассейнов Карадага. В верхнем горизонте нового бассейна обнаружено 6 видов Bacillariophyta родов *Navicula*, *Nitzschia*, *Grammatophora*, *Striatella*, *Amphora*, *Licmophora*, в среднем – *N. hybrida* f. *hyalina*, *Pleurosima elongata* и динофитовая водоросль *P. cordatum*, в нижнем – только *N. hybrida* f. *hyalina*.

Для верхнего горизонта старого бассейна были характерны *N. hybrida* f. *hyalina*, *P. cordatum*, среднего – *N. hybrida* f. *hyalina*, а в нижнем – обильно вегетировали *N. hybrida* f. *hyalina* и *Navicula ramossissima*. Ценобии хлорококковой водоросли *Acutodesmus obliquus* встречены в незначительных количествах. На всех горизонтах обоих бассейнов в большом количестве найдена диатомовая водоросль *N. hybrida* f. *hyalina*. Несомненное влияние на состав и распределение микроводорослей, особенно диатомовых, оказывают освещённость, которая, правда, не всегда лимитирует развитие некоторых видов диатомовых, выдерживающих как высокие, так и низкие потоки фотонов (Richardson, 1983), и температура воды в бассейнах с дельфинами, часто значительно отличающаяся от таковой в море. Так, в середине мая температура воды в море достигала 12°C, в бассейне 27°C, воздуха 17°C; в конце мая эти показатели составили соответственно 14°, 18° и 22°C.

В декабре 1990 г. эти исследования были продолжены. В среднем горизонте затенённой части Карадагского бассейна обнаружено 8 видов диатомей, при этом одиночные клетки и колонии *Achnanthes brevipes* вегетировали в массе, а *N. hybrida* f. *hyalina* встречалась единично. Обе водоросли отмечены и на остальных горизонтах, но в меньших количествах. В толще воды бассейна регистрировались цианобактерии.

Весной флора микроводорослей Карадагского дельфинария представлена большим числом микроводорослей, в основном диатомовыми, а также найдены динофитовая *Prorocentrum cordatum*, хлорококковая *Acutodesmus obliquus* и колонии цианобактерии рода *Oscillatoria*. Кроме того, отмечены водоросли-макрофиты: нити зелёных водорослей *Cladophora* и *Ulothrix*, бурой водоросли *Sphacelaria cirrosa*, талломы которых были заселены одноклеточными водорослями, в том числе диатомовыми. У дельфина из вольеров Карадага, обследованного в апреле 1991 г., хвостовая лопасть оказалась наиболее обросшей диатомовыми *Navicula* sp. и колониями *Licmophora abbreviata*.

Безусловно, немаловажным фактором, влияющим на развитие микроводорослей в закрытых бассейнах с дельфинами, является регулярная смена воды и её санитарная обработка. Одновременное исследование акватории близ Карадагского дельфинария выявило вспышку численности диатомовых, характерную для весеннего сезона на каменистых грунтах. В небольших количествах преобладали пеннатные диатомовые водоросли *Grammatophora marina*, *Gr. angulosa*, *Licmophora ehrenbergii*, *Pleurosigma formosum*, *Cocconeis scutellum* и др. при обильной вегетации *N. hybrida* f. *hyalina* – широко распространённой в Чёрном море, в том числе у побережья Карадага в зимне-весенний сезон (Чепурнов, 1988, 1989). Доминировали также колонии *Tabularia fasciculata* и *Melosira moniliformis*. Обилие видов и численность микроводорослей на камнях в прибрежной части моря были заметно выше, чем на стенках дельфинария.

По просьбе работников ветеринарной службы Государственного океанариума «Бухта Казачья» в апреле 1998 г., с целью выявления специфических микроорганизмов как на кожных покровах дельфинов-афалин, так и в местах их содержания в закрытых вольерах, выходящих в море, были проведены соответствующие исследования (Рябушко, 2002). Всего обнаружено 32 вида и внутривидовых таксона водорослей: Bacillariophyta (23), Dinophyta (1), Chlorophyta (4), Chrysophyta (1), Phaeophyta (2), Rhodophyta (1), из них 6 видов – на коже дельфинов (табл. 46, 47).

На кожных покровах самки и детёныша дельфинов визуальным отмечен буро-зелёный налёт, в составе которого найдено шесть видов микрофитов: диатомеи *Grammatophora serpentina*, *Licmophora abbreviata*, *Rhabdonema arcuatum* и *Pleurosigma elongatum*, гаптофитовая водоросль *Emiliania huxleyi* и динофлагеллята *P. cordatum*.

Одновременно с дельфинами обследованы открытые вольеры океанариума. При температуре воды около 10°C отмечено массовое «цветение» воды, вызванное интенсивным развитием микроводорослей, которые обрастали сети вольеров, макрофиты и прибрежные камни. Наибольшее заселение диатомовыми (15 видов) отмечено на бурой водоросли *Punctaria latifolia* при массовом развитии разнообразных колоний *Licmophora* spp., *Berkeleya rutilans*, *T. fasciculata*, *M. moniliformis* и одиночноживущих клеток *Cylindrotheca closterium*, *Climaconeis inflexa*. На талломах зелёной водоросли *Ulva prolifera* (краевая зона слоевища) отмечено всего 5 видов диатомей при незначительной численности. Сильнее всего обрастали сети-перегородки в вольерах дельфинария с преобладанием *Licmophora*, *Tabularia*, *Berkeleya*, *Achnanthes*, *Cylindrotheca*, *Navicula*, *Nitzschia* и др. Весной численность диатомовых достигала 800 тыс. кл·см⁻² с сырой массой до 4 мг·см⁻².

Обследование дельфинов, обрастания бассейнов и вольеров океанариума Малого Утриша проводили летом 1989 г. Всего обнаружено 22 вида и 1 разновидность водорослей с преобладанием Bacillariophyta (18), а также отмечены Dinophyta, Chlorophyta, Rhodophyta, Phaeophyta (по 1 виду), из них в дельфинариях Малого Утриша найдено всего 3 вида водорослей (табл. 46, 47). В июне на коже трёх дельфинов, содержащихся в неволе, отмечены единичные клетки диатомей *Tabularia fasciculata*, *Fragilaria* sp. и талломы улотрикса, а из простейших – колонии инфузорий.

В июле 1990 г. ни на диких дельфинах, ни на животных, содержащихся в неволе, микроводоросли не обнаружены, хотя в воде и в соскобах со стенок бассейна отмечены единичные клетки диатомей *Nitzschia tenuirostris*, *Tabularia*

fasciculata и нити улотрикса, обросшие, в свою очередь, колониями *T. fasciculata*. На стенках дельфинария найдены диатомовые водоросли *Navicula pennata* var. *pontica*, *Parlibellus delognei* и *Amphora angusta*, которая отмечена в июне часто в массе, *A. hyalina*, *Amphora* sp., *L. ehrenbergii*, *Achnanthes longipes*, *Carinasigma rectum*, *Nitzschia tenuirostris*, *Striatella unipunctata*, диофлагеллята *P. cordatum*, а также макроэпифиты *Sphacelaria cirrosa*, *Callithamnion corymbosum* и *Ulothrix* sp.

Если сравнить видовой состав микроводорослей дельфинов-афалин океана-риума Казачьей бухты и среды их содержания с аналогичными данными из других акваторий Крыма и Кавказа, то можно отметить следующие тенденции. Состав водорослей, количество видов и численность микроводорослей в дельфинариях Карадага, Казачьей бухты и Малого Утриша значительно различаются между собой в зависимости от сезона года и профиля бассейнов. Всего обнаружено 78 таксонов водорослей отделов Bacillariophyta (63), Chlorophyta (6), Cyanoprokaryota (2), Nartophyta (1), Dinophyta (2), Phaeophyta (2), Rhodophyta (2), в том числе 12 видов найдено на дельфинах, в пробах, взятых на разных субстратах в море недалеко от дельфинариев, отмечено 45 таксонов водорослей (табл. 46, 47). Из общего списка 7 видов отмечено во всех районах исследования, но их количество и численность в дельфинариях меньше, чем в море. Во всех пробах доминируют диатомовые водоросли, составляя более 80 % общего числа встреченных видов. В основном преобладают морские и солоноватоводно-морские формы, что соответствует флоре прибрежных участков моря.

Как показали наши исследования, кожные поверхности дельфинов-афалин из открытых участков моря практически не обрастают микроводорослями, по сравнению с животными, обитающими в неволе (Рябушко и др., 1992; Рябушко 2002). Хвостовая часть плавника у черноморских афалин в естественных условиях и в неволе обрастает чаще, чем другие участки тела. Возможно, это связано с тем, что у хвостового плавника на заднем крае имеется глубокая выемка, куда осаждаются детрит, способствующий развитию микроводорослей. На кожных покровах дельфинов каких-либо специфических видов водорослей не выявлено. На стенках Карадагского дельфинария часто встречалось множество одиночных подвижных и колониальных сидячих форм инфузорий, которые способны активно употреблять в пищу диатомовые, в основном пеннатные водоросли (Бурковский и др., 1980). Простейшие вместе с бактериями отмечены также на поверхности кожи китообразных животных (Hustedt, 1952).

Состав микроводорослей, отмеченный на дельфинах, в целом соответствует массовым видам, обитающим в прибрежных участках Чёрного моря. Диатомовые водоросли в подавляющем большинстве не являются токсичными, однако следует заметить, что некоторые массовые виды, отмеченные в том числе на икре и мальках рыб могут привести к их гибели (Рябушко, 2001, 2003б). Кроме того, присутствие отдельных потенциально токсичных видов микроводорослей при высоких концентрациях может нанести потенциальный вред некоторым гидробионтам, в том числе и повреждённой коже млекопитающих. В местах повреждения спинного плавника у одного из дельфинов диатомовые водоросли отсутствовали, но обнаружены колонии цианобактерий рода *Anabaena*, а также диофлагеллята *P. cordatum* и зелёная одноклеточная водоросль *A. obliquus*, являющиеся индикаторами органического загрязнения вод и потенциально токсичными видами (Водоросли ..., 1989), а их

скопления могут представлять определённую угрозу для жизни обитателей океанариумов.

Диатомовые родов *Nitzschia*, *Navicula*, *Amphora* и др. способны переходить к гетеротрофному или смешанному типу питания, что позволяет им размножаться при недостатке света в присутствии органических веществ. Представители указанных родов, имеющие шов на поверхности створок, с помощью которого они передвигаются по субстрату, отмечены как на поверхности дельфинов, так и в местах их содержания. Некоторые из этих водорослей чаще проникают в эпидермис старых зарубцевавшихся ран китообразных (Hart, 1935). Хвостовые и грудные плавники дельфинов, несмотря на свою упругость, могут легко повреждаться при встрече с твёрдыми предметами, например рыбацкой сетью (Лилли, 1965), что может спровоцировать заселение ран микроводорослями. Травмы кожи млекопитающих, которые могут возникнуть из-за ограниченного объёма бассейна, и меньшая подвижность животных в неволе, чем в море, также способствуют активному заселению поверхности кожи гидробионтами.

В обрастании кожных покровов китообразных как из арктических, так и из антарктических вод указывается диатомея *Cocconeis ceticula* Nelson et Bennett, известная ныне как *Bennettella ceticola* (Nelson et Bennett) Holmes (Holmes, 1985). На китах из дальневосточных морей отмечено 6 видов диатомей, принадлежащих только к роду *Cocconeis* Ehrenb. (Кляшторин, 1962). На кожных покровах китообразных (горбачи, финвалы, полосатики) встречаются до десятка видов диатомовых водорослей, в том числе родов *Licmophora* и *Navicula*, которые были обнаружены на дельфинах из Карадагского дельфинария и на диких животных в море. Причём диатомеи *Licmophora lygbyei* и *Nitzschia closterium*, указанные Т. Хартом (Hart, 1935) в качестве поселенцев на поверхности кожи синих китов, являются синонимами *Licmophora abbreviata* и *Cylindrotheca closterium*. Первый вид отнесён Т. Хартом к одному из основных видов-обрастателей кожи китов, а второй – к случайным видам. Перечисленные водоросли широко встречаются и в Чёрном море и в небольших количествах отмечены на коже черноморских дельфинов.

Таким образом, видовой состав и количественные характеристики микроводорослей являются важными экологическими показателями состояния содержащихся в неволе китообразных и их местообитаний. Поэтому необходим регулярный альгомониторинг качества среды содержания дельфинов в бассейнах и океанариумах, а также тщательный контроль кожных покровов млекопитающих животных.

Эпизоон мидии *Mytilus galloprovincialis*

Мидии – двустворчатые моллюски рода *Mytilus* являются одними из основных компонентов обрастаний различных подводных субстратов. В свою очередь, раковины мидий активно заселяются разнообразными беспозвоночными животными, макрофитами (табл. 48) и микроводорослями.

Обычно на раковинах мидии *M. galloprovincialis* в Чёрном море поселяются многочисленные гидробионты: водоросли-макрофиты (красные, зелёные, бурые), морские травы, беспозвоночные животные: гидроиды, мшанки, спирорбисы, молодь мидии и гастропод, нематоды, баянусы, инфузории, асцидии, губки, хитоны и др. (табл. 48), многие из которых сами являются субстратом для поселения мик-

ководорослей (Рябушко, Рябушко, 2001; Рябушко, Козинцев, 2003; Plante-Cuny, Boday, 1987; Ryabushko, Kozintsev, 2003)

Поверхность мидии, обросшая гидробионтами, является более привлекательным субстратом для поселения диатомовых водорослей по сравнению с мидией, на которой отсутствуют детрит и гидробионты-обрастатели. С возрастом в процессе роста поверхность раковин моллюсков претерпевает ряд изменений. Первоначально ровный, гладкий и целостный периостракум мидии с годами изъязвляется, стирается, отслаивается, особенно в старой макушечной части раковины. При этом поверхность раковин с повреждённым периостракумом в большей мере подвержена воздействию различных симбиотических организмов, таких как сверлящие черви и губки, которые в течение биологического цикла могут сменять друг друга. Раковины мидии становятся более рыхлыми, шероховатыми, перфорированными и наиболее удобными для поселения многих гидробионтов.

Мониторинговые исследования живых мидий (более 100 экз.) в Казачьей бухте в течение 1995 – 1996 гг. показали, что наиболее привлекательной поверхностью для поселения гидробионтов являются повреждённые от времени старые раковины моллюсков, у которых за счёт различных перфораций, приобретённых в течение жизни, увеличивается площадь субстрата для заселения разнообразными гидробионтами (табл. 48).

Табл. 48. Встречаемость беспозвоночных животных и макрофитов на поверхности раковин мидии *Mytilus galloprovincialis* (из: Рябушко, Козинцев, 2003)

Состав гидробионтов	Встречаемость гидробионтов на раковинах мидии, %		
	Возрастные группы мидии, годы		
	I группа 0,5 – 2,0 года	II группа 2,5 – 4,0 года	III группа 4,5 – 10 лет
Bryozoa	91	97	100
Hydrozoa	64	75	81
<i>Spirorbis</i>	55	83	86
<i>Balanus eburneus</i> Gould	55	44	62
<i>Pione vastifica</i> (Hancock)	12	31	29
Молодь мидии	26	22	19
<i>Mytilaster lineatus</i> (Gmelin)	-	3	5
Gastropoda	2	3	-
<i>Ostrea edulis</i> L.	-	-	5
Loricata	-	3	-
<i>Botryllus schlosseri</i> (Pallas)	13	17	5
Infusoria	10	14	14
Polychaeta	5	14	5
Nematoda	10	3	-
Красные, зелёные, бурые водоросли и морские травы	55	94	81

При исследовании все раковины мидии по возрасту и размерам особей были разделены на три возрастные группы: I группа – 0,5 – 2,0 года (длина раковин 40 – 69 мм), II – 2,5 – 4,0 года (62 – 94 мм), III – 4,5 – 10 лет (77 – 107 мм) (табл. 48). Из всей выборки исследованных моллюсков самая старая десятилетняя мидия с

глубины 2,5 м была наиболее обросшей мшанками, баянусами и зелёными макроводорослями, а 1/3 её раковины заселена асцидией *Botryllus schlosseri* (Рябушко, Козинцев, 2003). Почти все раковины мидии возрастом более 2 лет обрастают мшанками (табл. 48). Некоторые из организмов, например колониальная асцидия *Botryllus schlosseri*, для которой безразличен тип субстрата, заселяет раковины мидии всех возрастов. Полихеты спирорбисы поселяются на разнообразных животных, в том числе на раковинах мидии, заселяя до 50 – 90 % поверхности моллюсков (табл. 48).

Не столь активно заселяет мидию из Казачьей бухты губка-сверлильщик *Pione vastifica*, называемая врагом моллюсков, которая способна растворять известковый слой раковин моллюска с помощью кислоты, продуцируемой личинкой (Гавевская, 2009). Губка заселяет мидий, достигающих в длину 4 и более см, что согласуется с нашими данными (Рябушко, Козинцев, 2003).

Анализ количественных данных по распределению диатомовых водорослей на раковинах мидии в зависимости от глубины её обитания показал, что средние значения численности (N) и биомассы (B) водорослей без учёта индивидуального возраста моллюсков имеют сходные величины по глубинам, но эти данные статистически недостоверны (табл. 49). Максимальные показатели характерны для весенних месяцев на всех исследованных глубинах, когда наблюдается пик развития диатомовых. Летом на мелководье количественные характеристики диатомовых имеют близкие значения, но ниже, чем весной, и возрастают с увеличением глубины. Количественные показатели диатомовых на створках старых мидий в присутствии детрита были заметно выше, чем на молодых моллюсках, и уменьшались на единицу площади поверхности их раковин.

Табл. 49. Средние значения обилия видов, индекса Шеннона, численности и биомассы диатомовых водорослей на раковинах *Mytilus galloprovincialis* (без учёта возраста моллюсков)

Глубина, м	Кол-во мидий, экз.	Обилие видов, S	H	Численность, $N \cdot 10^3$, кл. $\cdot \text{см}^{-2}$	Биомасса, B , мг $\cdot \text{см}^{-2}$
0,5	38	17	3,30	$180,2 \pm 57,5$	$0,66 \pm 0,22$
2,5 м	40	19	3,42	$192,9 \pm 66,7$	$0,72 \pm 0,28$
4,5 м	35	21	3,46	$112,3 \pm 40,3$	$0,36 \pm 0,13$

Количественное распределение диатомовых водорослей на раковинах мидии в зависимости от её возраста

Изучая обрастания мидии донными диатомовыми водорослями Чёрного моря, А. И. Прошкина-Лавренко (1963а) отмечала, что их распределение на раковинах мидии зависит от возраста моллюсков. В то время возраст мидии определяли визуально либо по их линейным размерам, т. е. считали, что чем крупнее створки, тем старше возраст моллюсков, но не учитывались экологические условия обитания мидий, поскольку, как теперь известно, моллюски из различных биотопов имеют разные темпы роста и широкий спектр разброса линейных размеров (Рябушко, Козинцев, 2003). С разработкой метода определения индивидуального возраста моллюсков по годовым кольцам их раковин (Шурова, Золотарев, 1988; Золотарёв, 1989) появилась возможность применить новый методологический подход для прямой оценки количественного распределения микроводорослей на раковинах мидий с учетом их возраста. С этой целью нами исследованы изменения видового состава,

численности, биомассы и индекса видового разнообразия микроводорослей в эпизооне раковин живой мидии по каждой возрастной группе моллюсков с учётом сезона года и глубины обитания (Рябушко, Козинцев, 2003; Ryabushko, Kozintsev, 2003).

Исследования динамики популяций мидии из Казачьей бухты в районе Севастополя показали, что моллюски одинакового возраста, но из разных популяций имеют значительные отклонения в линейных размерах, и, наоборот, продолжительность жизни одноразмерных особей может различаться (табл. 50 – 52).

Табл. 50. Количественные показатели диатомовых водорослей в эпизооне мидии *Mytilus galloprovincialis* возрастной группы от 0,5 до 2 лет

Дата	Глубина, м	Мидия *			Диатомовые водоросли			
		Размеры дл./шир., мм	Площадь, см ²	Возраст, лет	$N \cdot 10^3$, кл.·см ⁻²	B , мг·см ⁻²	S	H
1	2	3	4	5	6	7	8	9
1995 г.								
12.05	0,5	58/36	74,7	1,0	30,9	0,18	13	2,9
«	«	58/28	74,7	2,0	44,0	0,18	16	3,54
05.06	«	68/35	104,1	1,5	26,2	0,16	6	1,8
29.06	«	62/30	85,8	1,5	136,0	0,38	15	3,12
«	4,5	40/20	34,4	0,5	45,2	0,26	17	3,66
«	«	50/30	54,8	1,0	56,0	0,31	16	3,43
27.07	0,5	40/22	34,4	0,5	18,9	0,15	10	3,07
«	«	51/30	57,2	1,0	98,7	0,28	19	3,51
«	2,5	56/32	69,4	1,0	50,9	0,23	19	3,74
29.08	«	56/31	69,4	1,0	103,4	0,34	20	3,57
«	«	67/34	100,9	2,0	40,2	0,15	15	3,49
«	2,5	70/35	110,5	2,0	39,8	0,07	14	3,25
29.08	4,5	60/35	80,2	1,0	54,8	0,19	17	3,29
27.09	0,5	58/29	74,7	1,0	122,0	0,36	16	3,58
«	0,5	63/36	88,7	2,0	71,4	0,26	18	3,45
«	2,5	59/32	77,4	1,0	15,1	0,04	8	2,6
«	«	69/40	107,3	1,5	24,9	0,11	14	3,42
25.10	0,5	55/27	66,9	1,0	255,1	0,71	20	3,55
«	«	65/35	94,7	1,5	248,5	0,81	21	3,67
28.11	«	48/26	50,3	0,5	84,8	0,23	17	3,44
«	«	62/35	85,8	2,0	99,1	0,63	24	3,98
«	2,5	64/32	91,7	1,0	82,2	0,21	13	3,01
«	«←→»	58/33	74,7	2,0	84,8	0,36	18	3,22
«	4,5	64/38	91,7	1,5	42,4	0,23	16	3,31
«	«	58/32	74,7	1,5	28,1	0,09	9	2,79
26.12.	0,5	68/36	104,1	2,0	140,0	0,49	15	3,16
«	«	56/30	69,4	1,0	128,1	0,42	15	3,01
«	2,5	88/43	178,0	1,5	116,0	0,33	12	2,84
«	«	68/39	104,1	2,0	128,0	0,51	20	3,39
26.12	4,5	48/28	50,3	0,5	46,4	0,12	12	3,11
«	4,5	58/30	74,7	1,0	21,2	0,03	7	2,50

Продолж. табл. 50

1	2	3	4	5	6	7	8	9
1996 г.								
29.01	0,5	55/27	66,8	1,0	294,0	2,78	22	4,07
«	«	68/31	104,1	2,0	140,0	0,37	23	3,22
«	2,5	71/36	113,9	2,0	453,0	1,07	24	3,57
05.03	0,5	48,5/26	51,4	1,0	334,6	0,64	19	2,65
«	2,5	48,5/26	51,4	1,5	321,0	2,28	22	3,82
«	4,5	56/30	69,4	1,0	108,9	0,38	16	3,29
25.03	0,5	58/28	74,7	1,0	770,5	2,75	22	3,41
«	2,5	52/32	59,5	1,5	441,6	1,96	26	3,69
25.03	2,5	67/39	100,9	2,0	384,6	1,0	26	3,68
«	4,5	47/26	48,2	1,0	102,7	0,46	18	3,39
«	«	60/33	80,2	2,0	313,0	0,76	19	3,32
«	«	60/32	80,2	2,0	293,0	0,78	18	3,49
25.04	0,5	56/31	69,4	1,0	505,4	2,56	27	3,76
«	«	45/23	44,0	1,0	118,2	0,68	17	2,94
«	2,5	55/28	66,9	1,0	336,3	1,26	32	3,93
27.05	«	65/35	94,7	2,0	31,7	0,10	11	3,04
«	4,5	60/35	80,2	2,0	81,5	0,41	15	2,81

(*) – определение возраста мидии принадлежит А.Ф. Козинцеву.

Количественные характеристики диатомовых водорослей по трём возрастным группам мидий в зависимости от сезона года и глубины их обитания дают представления о важности этих факторов в распределении микроводорослей на поверхности моллюсков. В зимне-весенний сезон и до мая, независимо от возраста и глубины обитания, все количественные показатели микроводорослей на поверхности мидии увеличиваются, а затем снижаются до уровня летне-осенних значений. Однако численность и биомасса микроводорослей на глубинах 0,5 и 2,5 м выше на мидиях II возрастной группы, а на 4,5 м – у III. Весной на глубине 2,5 м в возрастном ряду моллюсков 1,0; 1,5 и 4 года численность микроводорослей выше в эпизооне мидии более старшего возраста, а их биомасса – у II группы. Наибольшие значения обилия видов диатомей ($S = 38$) и индекса Шеннона ($H = 4,25$) отмечены в апреле на поверхности 4-летней мидии на 2,5 м, а численности ($N = 830 \cdot 10^3$ кл. см^{-2}) и биомассы ($B = 3,69$ мг \cdot см^{-2}) – в марте на раковинах 3-летней мидии на той же глубине. Минимальные величины количественных показателей диатомовых зарегистрированы в летне-осенний сезон на глубине 0,5 – 2,5 м.

Осенью поверхность молодой мидии интенсивнее заселяется микроорганизмами на глубине 0,5 и 2,5 м, чем поверхность более старых особей, обитающих на глубине 4,5 м. Численность и биомасса диатомовых в эпизооне моллюсков старшего возраста приблизительно в 2 – 3 раза выше, чем это отмечено для более молодых возрастных групп. В I возрастной группе мидий количественные значения диатомей в течение года в зависимости от глубины и сезона года варьируют по численности от $15,1 \cdot 10^3$ до $770,5 \cdot 10^3$ кл. см^{-2} и биомассе от 0,07 до 2,78 мг \cdot см^{-2} , обилию видов от 6 до 32, индексу Шеннона от 1,8 до 3,98. Максимальные значения зарегистрированы в зимне-весенний, минимальные – в летне-осенний сезоны на глубине 0,5 – 2,5 м.

Табл. 51. Количественные показатели диатомовых водорослей в эпизооне мидии *Mytilus galloprovincialis* возрастной группы от 2,5 до 4 лет

Дата	Глубина, м	Мидия *			Диатомовые водоросли			
		Размеры, дл./шир., мм	Площадь, см ²	Возраст, лет	$N \cdot 10^3$, кл.·см ⁻²	<i>B</i> , мг·см ⁻²	<i>S</i>	<i>H</i>
1	2	3	4	5	6	7	8	9
1995 г.								
12.05	0,5	64/35	91,7	3,5	41,2	0,16	17	4,12
05.06	«	63/32	88,7	2,5	114,6	0,36	15	2,86
«	«	70/38	110,5	3,0	136,5	0,44	17	1,91
29.06	«	64/33	91,7	3,0	53,0	0,41	16	3,34
«	2,5	83/42	157,7	3,5	64,8	0,21	16	3,10
«	4,5	62/34	85,8	2,5	25,9	0,06	9	2,52
27.07	0,5	70/36	110,5	3,0	45,7	0,14	17	3,35
«	2,5	75/37	127,6	3,5	6,0	0,06	14	4,02
«	4,5	79,5/39	144,2	3,5	14,4	0,04	8	2,44
29.08	4,5	78/38	138,5	3,0	23,7	0,08	20	3,79
27.09	0,5	78/39	138,5	3,0	26,2	0,1	13	3,02
«	2,5	94/47	204,4	4,0	51,8	0,14	21	3,58
27.09	4,5	88/48	178,1	4,0	21,7	0,08	17	3,67
«	«	64/34	91,7	2,5	46,5	0,19	14	3,51
«	«	74/40	124,1	3,5	39,2	0,17	11	3,11
25.10	0,5	71/36	113,9	3,0	197,3	0,43	22	3,79
«	4,5	65/34	94,7	3,0	103,5	0,28	14	2,94
28.11	0,5	79/40	142,2	3,0	74,1	0,58	22	4,01
«	4,5	70/37	110,5	2,5	38,7	0,15	18	3,67
26.12	0,5	78/42	138,5	3,5	72,2	0,16	14	3,20
«	2,5	76/42	131,2	2,5	40,0	0,22	21	4,0
«	4,5	66/36	97,8	3,0	28,1	0,16	13	3,14
«	4,5	88/43	178,1	4,0	29,2	0,12	14	3,44
1996 г.								
29.01	2,5	83/46	157,7	3,5	152,0	0,42	26	3,66
«	«	86/44	169,8	4,0	376,0	1,04	20	3,20
«	4,5	77/43	134,8	3,5	223,3	0,58	22	3,40
«	«	87/42	173,9	4,0	82,7	0,26	21	3,51
05.03	0,5	73/37	120,6	3,5	391,4	1,22	24	3,63
«	2,5	66/33	97,8	3,0	391,0	0,87	27	3,72
«	4,5	79/44	142,2	4,0	83,8	0,19	17	3,21
25.03	0,5	70/34	110,5	2,5	653,1	1,86	28	3,71
25.03	0,5	80/40	146,0	3,0	486,3	1,55	28	3,42
«	2,5	71/43	113,9	3,0	830,0	3,69	29	3,72
«	2,5	75/39	127,6	4,0	652,3	1,99	29	3,80
25.04	0,5	83/38	157,7	4,0	470,0	1,17	26	3,67
«	2,5	83/42	157,7	4,0	379,3	2,03	38	4,25
«	4,5	68/34	104,1	3,0	274,0	0,81	22	3,61
«	«	74/40	124,1	3,5	493,0	1,89	21	2,89
27.05	0,5	66/33	97,8	2,5	75,7	0,59	16	3,63
«	«	72/36	117,2	4,0	51,9	0,34	18	3,45

Продолж. табл. 51

1	2	3	4	5	6	7	8	9
«	2,5	73/35	120,6	3,5	90,4	0,41	15	3,46
«	4,5	67/35	100,9	3,5	78,3	0,36	17	3,25

(*) – определение возраста мидии принадлежит А.Ф. Козинцеву.

Табл. 52. Количественные показатели диатомовых водорослей в эпизооне мидии *Mytilus galloprovincialis* возрастной группы от 4,5 до 10 лет

Месяц	Глубина, м	Мидия *			Диатомовые водоросли			
		Размеры дл./шир., мм	Площадь, см ²	Возраст, лет	$N \cdot 10^3$, кл.·см ⁻²	B , мг·см ⁻²	S	H
1995 г.								
05.06	2,5	77/35	134,8	7,0	203,0	1,09	23	3,88
29.06	«	101/56	237,4	9,0	60,5	0,20	20	3,12
«	4,5	98/46	222,9	8,0	19,7	0,08	18	3,02
27.07	2,5	100/53	232,6	8,0	66,9	0,19	25	3,85
«	4,5	82/37	153,8	4,5	12,3	0,08	12	3,29
29.08	0,5	93/43	199,9	5,5	69,4	0,13	16	3,34
«	2,5	81/43	149,9	4,5	52,4	0,13	14	3,08
«	2,5	107/49	267,8	10,0	59,9	0,19	18	3,76
«	4,5	79/44	142,2	5,0	62,5	0,13	21	3,81
25.10	2,5	84/40	161,7	6,0	117,4	0,30	24	3,74
«	«	100/48	232,5	7,0	62,6	0,17	21	3,59
«	«	94/45	204,4	8,0	113,8	0,29	21	3,33
«	4,5	94/44	204,4	5,0	91,8	0,11	14	2,95
28.11	2,5	102/50	242,3	8,5	43,7	0,17	20	3,67
1996 г.								
29.01	0,5	84/42	161,7	6,0	271,0	1,16	22	2,95
«	4,5	94/48	204,4	5,5	171,0	0,69	17	3,20
05.03	0,5	84/38	161,7	5,0	295,5	0,62	31	3,58
«	2,5	86/44	169,8	7,5	370,0	1,14	27	4,02
«	2,5	86/44	169,8	7,5	370,0	1,14	27	4,02
«	4,5	95/49	208,9	6,0	183,9	0,51	22	3,29
25.03	4,5	92/44	195,4	7,0	446,9	1,26	26	3,53
25.04	2,5	95/45	208,9	7,5	395,4	1,85	29	3,79
25.04	4,5	107/54	267,8	8,0	320,6	0,91	26	3,56
27.05	0,5	89/47	182,4	6,0	49,3	0,18	17	3,45
«	2,5	105/54	257,4	9,0	54,9	0,21	16	3,29
«	4,5	93/46	199,9	7,0	69,2	0,14	12	2,89

Во II группе численность диатомовых водорослей варьирует от $6,0 \cdot 10^3$ до $830 \cdot 10^3$ кл.·см⁻², биомасса – от 0,04 до 3,69 мг·см⁻², обилие видов – от 8 до 38, индекс Шеннона – от 1,91 до 4,25. Максимальные показатели отмечены весной на глубине 2,5 м, минимальные – летом на 0,5 и 4,5 м.

В III группе количественные значения диатомей несколько ниже, чем у более молодых мидий, и варьируют по численности – от $12,3 \cdot 10^3$ до $446,9 \cdot 10^3$ кл.·см⁻², биомассе – от 0,08 до 1,85 мг·см⁻², обилию видов – от 12 до 31 и индексу видового разнообразия – от 2,89 до 4,02. Усредненные данные за год по возрастным группам (I – III) мидии без учета глубины имеют близкие значения (табл. 53).

Табл. 53. Средние значения обилия видов (S), индекса Шеннона (H), численности (N)-и биомассы (B) диатомовых водорослей на раковинах разных возрастных групп мидии *Mytilus galloprovincialis*

Возрастная группа мидии	Кол-во мидии, экз.	Обилие видов, S	H	Численность, $N \cdot 10^3$, кл. $\cdot \text{см}^{-2}$	Биомасса, B , мг $\cdot \text{см}^{-2}$
I (0,5-2,0 лет)	48	18	3,28	156,5 ± 45,5	0,61 ± 0,20
II (2,5-4,0 лет)	42	20	3,50	179,3 ± 65,8	0,62 ± 0,24
III (4,5-10 лет)	26	21	3,46	155,3 ± 54,1	0,51 ± 0,20

В течение года наибольшие величины средних значений обилия видов (S) и индекса видового разнообразия (H) микроводорослей отмечены у мидии первых двух возрастных групп, когда на их раковинах присутствуют детрит и некоторые виды гидробионтов. Микроводоросли чаще всего заселяют мидии возрастом от 2,5 до 4 лет, обитающих на глубине 2,5 м.

При достаточно высоком видовом разнообразии численность и биомасса водорослей на моллюсках II группы приблизительно в 2 – 3 раза выше, чем у I и III. Если сравнить средние показатели численности и биомассы диатомовых, обнаруженных на поверхности мидий, без учета индивидуального возраста моллюсков (табл. 49), то они имеют сходные значения по глубинам распределения, но эти данные статистически недостоверны. Возраст мидии лишь косвенно влияет на распределение микроводорослей. Несмотря на то, что количественно диатомовые не зависят от индивидуального возраста мидии, но статистически показано, что всё-таки водоросли используют раковины мидии как более предпочтительный субстрат для поселения, чем иные поверхности.

Сформированное климаксное сообщество гидробионтов на поверхности более старых мидий представлено разнообразнее, в т. ч. и микроводорослями, чем у молодых особей. Макрофиты также преимущественно заселяют мидию старшего возраста, поскольку у более старых моллюсков большая площадь поверхности и длительность по времени для их поселения. Кроме того, поверхность раковин у старых мидий более шероховатая, изъеденная сверлильщиками, создающими дополнительные перфорации для поселения гидробионтов и диатомовых. На годовалых моллюсках численность макрофитов выше на меньшей глубине, а на старых особях – на большей.

Сравнение количественных данных (табл. 50 – 52) диатомовых водорослей, обнаруженных на одноразмерных (по линейным размерам), но разновозрастных – 1,5-летних (с глубины 0,5 м) и 3-летних (4,5 м) – мидий показало, что численность диатомей в 2 раза выше у более молодых особей, что явно связано с глубиной обитания, но не с возрастом моллюсков. Следовательно, в течение года средние значения обилия видов, численности, биомассы и видового разнообразия донных диатомовых водорослей для эпизоона каждой возрастной группы моллюсков имеют близкие величины, но различаются по сезонам года и глубине обитания.

**ПРОДУКТИВНОСТЬ МИКРОФИТОБЕНТОСА
И ФИТОПЕРИФИТОНА ЧЁРНОГО МОРЯ.....**

Состояние водных экосистем в значительной мере зависит от качественных и количественных характеристик первичных продуцентов, к которым, наряду с макрофитами и фитопланктоном, относится микрофитобентос, вносящий существенный вклад в продуктивность прибрежных мелководных участков морей (Бондарчук, 1980; Чербаджи и др., 1980; Чербаджи, Тарасов, 1980; Рябушко и др., 1981; Чербаджи, Пропп, 1981; Чербаджи, 1982; Кузнецов, 1988, 2002; Алеев и др., 2004, 2005; Витченко, 2005; В. Рябушко и др., 2008; Л. Рябушко и др., 2013; Grontved, 1960; Gargas, 1970, 1972; Colocoloff, Colocoloff, 1973b; Colocoloff, 1974; Plante-Cuny, 1973, 1978 – 1980; Ryabushko et al., 2004). Микроводоросли бентоса отличаются нетребовательностью к световому режиму и способностью избегать фотолимитирования вплоть до освещённости $25 \text{ Вт}\cdot\text{м}^{-2}$ (Colijn, de Jonge, 1984) и активно фотосинтезировать практически круглый год (Кузнецов, 1980; Чербаджи, Тарасов, 1980; В. Рябушко и др., 2008).

Анализ литературных источников показал, что первичная продукция, создаваемая только организмами морского микрофитобентоса, может составлять в среднем $50 - 200 \text{ мг } C_{\text{орг}}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{час}^{-1}$ при биомассе, достигающей $2 - 5 \text{ г } C_{\text{орг}}\cdot\text{м}^{-2}$, концентрации хлорофилла «а» $50 - 100 \text{ мг Chl } a\cdot\text{м}^{-2}$ и ассимиляционном числе более 2. Такие значения первичной продукции позволяют рассматривать микрофитобентос как один из основных и стабильных источников автотонного органического вещества на морском шельфе (Чербаджи, 1982; Планта-Кюни, Бодуа, 1989; Кузнецов, 2002; Barranguet et al., 1996; MacIntyre et al., 1996; Miller et al., 1996; Sloth et al., 1996; Barranguet, 1997; Wolfstein, Hartig, 1998; Glud et al., 1999;).

Продуктивность микрофитобентоса характеризуется значительными величинами создаваемой им продукции: первичная продукция, биомасса, концентрация хлорофилла «а» могут достигать и превышать соответствующие показатели для сообществ пелагических продуцентов. Например, продукция микрофитобентоса в лагунах о-вов Маршалла в 20 раз превышает таковую фитопланктона (Sorokin, 1973; Планта-Куни, 1982). Экспериментальные исследования продуктивности микрофитобентоса некоторых морей умеренных широт подтвердили, что продукционный потенциал донных микроводорослей весьма существенный (табл. 54, 55).

Прибрежная зона любого бассейна характеризуется преобладанием гетеротрофных процессов над автотрофным синтезом органического вещества (Smith, MacKenzie, 1987; Smith, Hollibaugh, 1993; Kerkey et al., 1997). Скорость гетеротрофного потребления продукции донных автотрофов в экосистеме зачастую в несколько раз превышает скорость её производства, и нарушенный баланс может восстанавливаться только за счёт импорта аллохтонного органического вещества, как это наблюдается в прибрежной зоне. Здесь процессы окисления превосходят величины производимой первичной продукции, что сопровождается соответствующим снижением качества среды. Поэтому существует представление о зависимости прибрежных экосистем от экосистем открытого моря в процессах сохранения качества среды и синтеза органического вещества.

Табл. 54. Сравнительные данные по первичной продукции в морях умеренных широт Мирового океана

Биотоп	Сообщество	Продукция	Источник
Чёрное море			
Сублитораль	Микрофитобентос каменистых грунтов	300 г $C \cdot m^{-2}$ в год	В. Рябушко и др., 2008; Ryabushko et al., 2004
«	Фитоперифитон *	44200 мг $C \cdot m^{-2} \cdot сут^{-1}$	Л. Рябушко и др., 2013
Пелагиаль	Фитопланктон	130 – 150 г $C \cdot m^{-2}$ в год	Финенко и др., 2011
Баренцево море			
Литораль	Макрофиты	700 г $C \cdot m^{-2}$ в год	Кузнецов, Шошина, 2003
Сублитораль	«	2 000 г $C \cdot m^{-2}$ в год	«
Литораль	Микрофитобентос	30 г $C \cdot m^{-2}$ в год	«
Сублитораль	«	40 г $C \cdot m^{-2}$ в год	«
Пелагиаль	Фитопланктон	50 г $C \cdot m^{-2}$ в год	«
Японское море			
Сублитораль	Макрофиты	12,6 мл $O_2 \cdot g^{-1} \cdot сут^{-1}$	Титлянов и др., 1978
«	Микрофитобентос каменистых грунтов	1977 мл $O_2 \cdot m^{-2} \cdot сут^{-1}$	Чербаджи и др., 1980
«	«	83 г $C \cdot m^{-2}$ в год	Чербаджи, 1982
«	Микрофитобентос рыхлых грунтов	562 мл $O_2 \cdot m^{-2} \cdot ч^{-1}$ или 301 мг $C \cdot m^{-2} \cdot сут^{-1}$	Чербаджи, Тарасов, 1980
«	Фитоперифитон **	385 мл $O_2 \cdot m^{-2} \cdot ч^{-1}$	Чербаджи, Пропп, 1981

(*) – фитоперифитон стеклянных пластин при накопительных сроках (3 мес.) экспозиции в море; (**) – фитоперифитон кораллов.

Однако несмотря на то, что микрофитобентос является эффективным продуцентом органического вещества, его исследование незаслуженно находится вне рамок многочисленных работ по изучению общей продуктивности Чёрного моря (Алеев и др., 2004). Применительно к Чёрному морю преобладают косвенные методы оценки количественных характеристик продуктивности микроводорослей бентоса, заключающиеся в определении скорости деления клеток диатомовых в культурах и анализе динамики численности клеток в перифитоне (Горбенко, 1977; Заика, 1982а, б; 1983; Zaika, 1980). Оба подхода дают сходные по порядку величин скорости роста сообщества, приблизительно равные 0,1 в сутки. Эти подходы имеют целый ряд недостатков из-за особенностей биологии видов, входящих в состав микрофитобентоса, которые не были ранее учтены. Возможно, из-за этого наблюдалось систематическое занижение величин первичной продукции донных микроводорослей.

В связи с этим целесообразно было изменить методологию и методы исследования продукционных характеристик микрофитобентоса Чёрного моря. Нами предложено, наряду с оценкой биомассы и продукции микрофитобентоса, полученной хлорофильным или углеродным методами, одновременно провести исследование видового состава и биомассы микроводорослей соответствующих субстратов методом их прямого учёта с помощью микроскопирования.

Табл. 55. Продукционные характеристики микробиобентоса Мирового океана
(из: Кузнецов, Шошина, 2003 с дополнениями Рябушко и др., 2013)

Район	Субстрат	Глубина, м	Метод	Продукция	Источник
1	2	3	4	5	6
Чёрное море, 44° с.ш.	Камни	0,5	O ₂	50 – 200 мгС·м ⁻² ·ч ⁻¹	Ryabushko et al., 2004
«-«	Фитоперифитон	2,0	¹⁴ C	21 – 3659 мгС·м ⁻² ·ч ⁻¹	Рябушко и др., 2013
«-«	«	«-«	¹⁴ C	172,7 мгС·м ⁻² ·ч ⁻¹	«-«
Японское море, 43° с.ш.	Песок	0,5-10	O ₂	7,8-11,5 мгС·м ⁻² ·ч ⁻¹	Чербаджи, 1982
«-«	Камни		O ₂	1977 мкг ² ·сут ⁻¹	Чербаджи и др., 1980
«-«	Песок		O ₂	301 мг ² ·сут ⁻¹	Чербаджи, Тарасов, 1980
Баренцево море, 69° с.ш.	Песок, ил	0,5	O ₂	13,3-68,5 мгС·м ⁻² ·ч ⁻¹	Кузнецов, Строгая, 1984
« «	«-«	3-15	¹⁴ C	13,2-30,6 мгС·м ⁻² ·ч ⁻¹	Кузнецов, 1988
Земля Франца-Иосифа, 81° с.ш.	Песок	5-20	O ₂	4,2-23,5 мгС·м ⁻² ·ч ⁻¹	Кузнецов и др., 1994
Аляска, Чукотское море, 71° с.ш.	Песок	5,0	¹⁴ C	0,5 мгС·м ⁻² ·ч ⁻¹ – зима 57,0 мгС·м ⁻² ·ч ⁻¹ – лето	Matheke, Horner, 1974
Побережье Англии, 57° с.ш.	«	0-13	¹⁴ C	1,2-2,7 мгС·м ⁻² ·ч ⁻¹	Steele et al., 1968
Англия, эстуарий, 57° с.ш.	Ил	0,6	¹⁴ C	10,0 мгС·м ⁻² ·ч ⁻¹	Leach, 1970
Дания, Нива, 56° с.ш.	Песок	1-15	¹⁴ C	5,0-100,0 мгС·м ⁻² ·ч ⁻¹	Gargas, 1970
Дания, залив Карребаксминд, 56 с.ш.	Ил	1-3	¹⁴ C	2,3-169,0 мгС·м ⁻² ·ч ⁻¹	Gargas, 1972
Дания, фьорды, 55 – 57° с.ш.	Песок, илистый песок	0,2-1,8	¹⁴ C	71,0-69,0 мгС·м ⁻² ·ч ⁻¹	Grontved, 1960

Продолж. табл. 55

1	2	3	4	5	6
Нидерланды, Вадден, 53° с.ш.	Песок	Литор.	O ₂	30,7-76,9 мгС·м ⁻² ·ч ⁻¹	Asmus, 1982
« «	Песок, ил	«	¹⁴ C	16,0-71,6 мгС·м ⁻² ·ч ⁻¹	Cadee, Hegeman, 1974
США, Нью-Йорк, 41° с.ш.	««	«	¹⁴ C	615,0-769,0 мгС·м ⁻² ·ч ⁻¹	Burkholder et al., 1965
США, 41° с.ш.	««	«	¹⁴ C	1,2-164,9 мгС·м ⁻² ·ч ⁻¹	Marshall et al., 1971
США, залив Фелс, 48° с.ш.	««	«	O ₂	60,2-95,2 мгС·м ⁻² ·ч ⁻¹	Pamatmat, 1968
Флорида, 26° с.ш.	««	15-25	¹⁴ C	12,0-20,0 мгС·м ⁻² ·ч ⁻¹	Bulthuis, Woelkerling, 1983
Франция, бухта Конкарно, 48° с.ш.	Занленные пески	5-18	¹⁴ C	7,7-26,1 мгС·м ⁻² ·ч ⁻¹	Boucher, 1972
Франция, Марсельский залив, 43° с.ш.	Известковые пески	2,5-12	¹⁴ C	18,4-29,8 мгС·м ⁻² ·ч ⁻¹	M. Colocoloff, 1972
Остров Мадагаскар, 13° ю.ш.	Песок	5-38	¹⁴ C	1,2-63,0 мгС·м ⁻² ·ч ⁻¹	Plante-Cuny, 1973
« «	Песок, ил	5-60	¹⁴ C	9,0-22,0 мгС·м ⁻² ·ч ⁻¹	Plante-Cuny, 1978
Южно-Китайское море, 10-13° с.ш.	Песок	5-10	O ₂	76,8-178,4 мгС·м ⁻² ·ч ⁻¹	Kuznetsov, 1983
Маршалловы о-ва, 7° с.ш.	«	2,0	O ₂	7,7-172,3 мгС·м ⁻² ·ч ⁻¹	Sorokin, 1973
Туамоту, 14° ю.ш.	«	0,5-17,0	O ₂	43,0-133,0 мгС·м ⁻² ·ч ⁻¹	Sourmia, 1976

Такой методологический подход даёт возможность оценить вклад отдельных компонентов и всего сообщества в целом в продукцию микрофитобентоса, а также контролировать биологическое состояние его сообществ (В. Рябушко и др., 2008; Л. Рябушко и др., 2013).

При изучении первичной продукции микрофитобентоса, как правило, используют кислородный и углеродный методы, которые хотя и различаются между собой, но, тем не менее, дают представление об уровнях его метаболической активности. Кроме того, полученные данные по первичной продукции микрофитобентоса Чёрного моря можно сравнить с аналогичными данными других регионов Мирового океана (табл. 55). Поэтому для оценки продукционной активности микрофитобентоса каменистых грунтов прибрежной зоны Чёрного моря в экспериментальных условиях, максимально приближенных к природным, исследованы сезонная динамика состава, численности и биомассы микроводорослей (см. гл. 5), а также хлорофилла *a*, фотосинтеза и дыхания сообществ микрофитобентоса (В. Рябушко и др., 2008, Ryabushko et al., 2004).

Продуктивность микрофитобентоса каменистого грунта

Продукционные характеристики микрофитобентоса каменистого грунта впервые начали исследовать в прибрежной части Чёрного моря в районе города Севастополя в 2001 г. Комплексные исследования включали экспериментальное измерение продукционных характеристик микрофитобентоса на протяжении годового цикла с одновременным изучением сезонной динамики состава и количественного распределения первичных продуцентов методом прямого микроскопирования, то есть подсчёта клеток и определения биомассы одноклеточных водорослей. При этом по возможности были учтены все группы донных микроводорослей, вносящих вклад в первичную продукцию (Рябушко и др., 2008а, б).

Микрофитобентос каменистых субстратов характеризуется высокими продукционными показателями (табл. 56), которые зависят от сезона года и хорошо коррелируют с температурой воды в море. Его биомасса, выраженная в единицах органического углерода, составляет в среднем от 90 до 217 мг $C_{орг} \cdot м^{-2}$, а содержание хлорофилла «*a*» – от 9 до 38 мг $Chl\ a \cdot м^{-2}$ (рис. 43). Эти параметры достигают наибольших значений в летне-осенний период, когда в море в микрофитобентосе каменистых грунтов преобладают диатомовые и зелёные водоросли (см. гл. 5, рис. 28, 29). Скорость фотосинтеза микроводорослей бентоса изменяется в течение года от 1,6 в январе до 70,0 мг $C_{орг} \cdot м^{-2} \cdot ч^{-1}$ в августе, а дыхания – от 0,6 до 7 мг $C_{орг} \cdot м^{-2} \cdot ч^{-1}$ в те же месяцы (рис. 44).

Соответствующим образом показана динамика валовой (*GPP*) и чистой (*NPP*) первичной продукции микрофитобентоса. Размах варьирования *GPP* составляет от 30 мг $C_{орг} \cdot м^{-2} \cdot сут^{-1}$ в январе до 1,1 г $C_{орг} \cdot м^{-2} \cdot сут^{-1}$ в августе, а *NPP* – от 15 до 940 мг $C_{орг} \cdot м^{-2} \cdot сут^{-1}$ в эти же сезоны года (рис. 45).

Результаты исследования показали, что на 1 м² каменистого грунта в прибрежной зоне Чёрного моря сообществом микрофитобентоса синтезируются значительные количества органического вещества – от 0,5 до 30 г углерода в месяц в зависимости от времени года и температуры воды в море.

Табл. 56. Продукционные показатели микробиобентоса каменистых грунтов прибрежной зоны Чёрного моря (2000 г.)

Месяц	Продолжи- тельность дня, ч	$P_v C_{opt}^{opt} \cdot M^{-2} \cdot ч^{-1}$	$P_v C_{opt}^{opt} \cdot M^{-2} \cdot ч^{-1}$	$R_{d,} C_{opt}^{opt} \cdot M^{-2} \cdot ч^{-1}$	$GPP_{ds} C_{opt}^{opt} \cdot M^{-2} \cdot ч^{-1}$	$NPP_{ds} C_{opt}^{opt} \cdot M^{-2} \cdot ч^{-1}$	$R_{ms} C_{opt}^{opt} \cdot M^{-2} \cdot мес^{-1}$	$GPP_{ms} C_{opt}^{opt} \cdot M^{-2} \cdot мес^{-1}$	$NPP_{ms} C_{opt}^{opt} \cdot M^{-2} \cdot мес^{-1}$
I	9,0	1,67±0,11	0,60±0,06	14,40	29,41	15,01	0,432	0,882	0,450
II	10,5	3,54±0,23	0,86±0,06	20,64	57,81	37,17	0,619	1,734	1,115
III	12,0	7,22±0,54	0,94±0,07	22,56	109,20	86,64	0,677	3,276	2,599
IV	13,5	10,86±0,67	0,97±0,08	23,28	169,89	146,61	0,698	5,096	4,398
V	15,0	19,27±0,89	1,87±0,12	44,88	333,93	289,05	1,346	10,018	8,672
VI	15,5	52,49±3,15	4,76±0,35	114,24	927,84	813,60	3,427	27,835	24,408
VII	15,0	26,14±1,79	2,48±0,12	59,52	451,62	392,10	1,786	13,549	11,763
VIII	13,5	69,66±5,01	6,77±0,57	162,48	1102,89	940,41	4,874	33,086	28,212
IX	12,5	64,18±4,73	5,85±0,45	140,40	942,65	802,25	4,212	28,279	24,067
X	11,0	22,16±2,17	1,39±0,11	33,36	277,12	243,76	1,001	8,314	7,313
XI	9,0	18,78±1,49	1,47±0,12	35,28	204,30	169,02	1,058	6,129	5,071
XII	8,0	2,57±0,29	1,09±0,10	26,16	46,72	20,56	0,785	1,402	0,617

(P_v) – скорость фотосинтеза и (R_d, R_m) – дыхания; (GPP_d, GPP_m) – валовая и (NPP_d, NPP_m) – чистая первичная продукция.

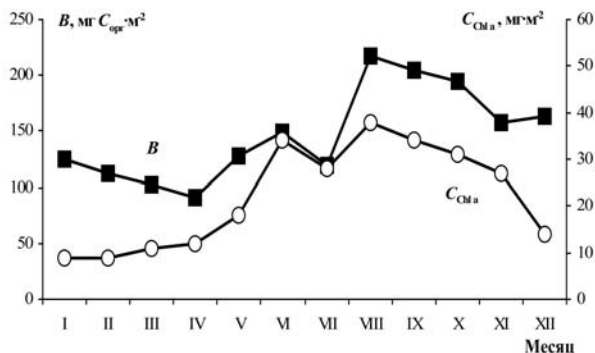


Рис. 43. Биомасса микроводорослей (B), выраженная в единицах органического углерода, и концентрация хлорофилла «а» ($C_{\text{chl } a}$) микрофитобентоса каменистого грунта Карантинной бухты Чёрного моря в разные сезоны 2000 г.

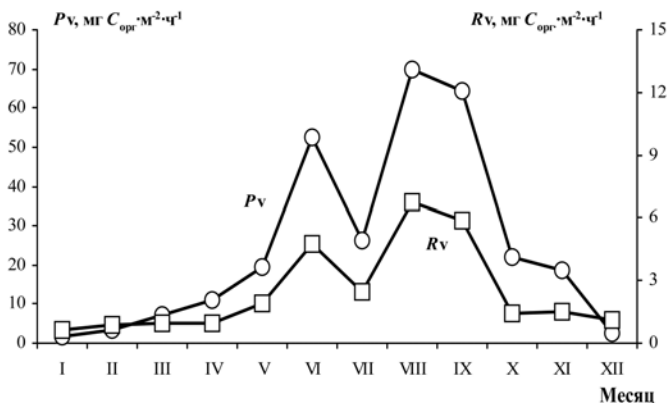


Рис. 44. Скорости фотосинтеза (P_v) и дыхания (R_v) микрофитобентоса каменистого грунта в Карантинной бухте Чёрного моря в течение 2000 года

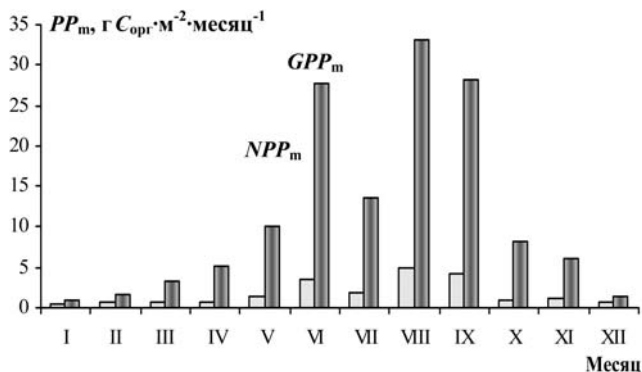


Рис. 45. Валовая (GPP_m) и чистая (NPP_m) первичная продукция (PP_m) микрофитобентоса каменистого грунта Карантинной бухты в течение 2000 г.

Известно, что бентосные микроводоросли, по сравнению с иными группами водных автотрофных организмов, экспортируют максимальные количества произведённой продукции, которая потребляется на других трофических уровнях, при этом они затрачивают на дыхание меньшую долю произведённого ими органиче-

ского вещества (Duarte, Sebrían, 1996). Средние величины дыхания сообщества микрофитобентоса составляют $26,4 \pm 2,9$ % от валовой продукции Чёрного моря. Биотический баланс микрофитобентоса, то есть отношение валовой первичной продукции микроводорослей к дыханию, положительный круглый год (от 1,79 до 8,3) и достигает максимальных значений с апреля по октябрь (рис. 46).

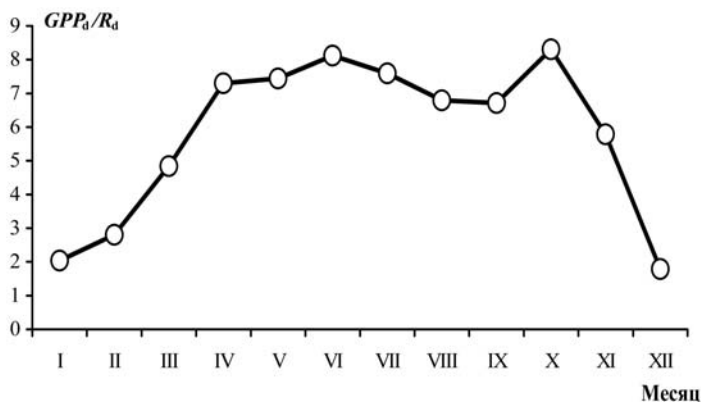


Рис. 46. Биотический потенциал (GPP_d/R_d) микрофитобентоса каменистого грунта в Карантинной бухте

Удельная скорость роста микрофитобентоса каменистых грунтов имеет минимальные значения зимой (январь – февраль) – $0,12 - 0,33$ сут⁻¹, в то время как биологическим летом (май – сентябрь) наблюдаются более высокие величины – $2,26 - 5,46$ сут⁻¹ (рис. 47).

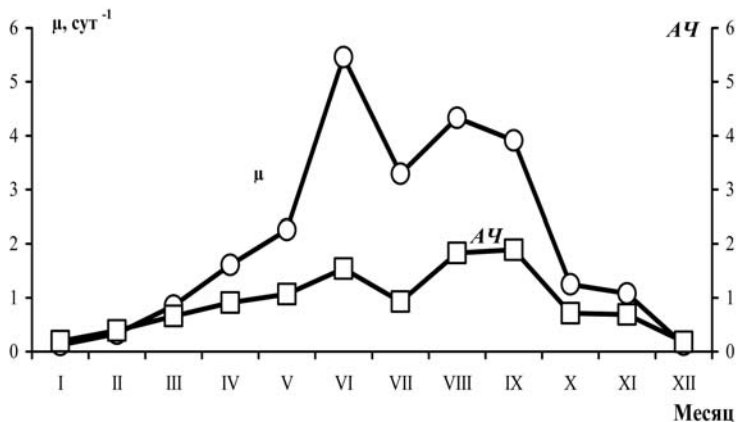


Рис. 47. Удельная скорость роста (μ) микрофитобентоса каменистого грунта Карантинной бухты

Ассимиляционное число (от 0,18 до 1,9) также хорошо коррелирует с другими продукционными показателями в зависимости от сезона года и температуры воды. Потребление кислорода одноклеточными водорослями в эвфотической зоне моря обычно в несколько раз ниже первичной продукции, а зачастую составляет всего несколько процентов от её величины. Это позволяет заключить, что продуктивность сообщества микрофитобентоса в прибрежной зоне Чёрного моря в несколько раз выше, чем можно предположить, исходя из анализа скорости деления

их клеток в условиях культур или подсчёта численности клеток в природных условиях в разные сезоны года. Поэтому динамика чистой продукции (NPP), а также других производных показателей продуктивности будет иметь максимумы в аналогичные периоды года, что подтверждается данными непосредственных измерений скорости фотосинтеза микроводорослей бентоса (Алеев и др., 2004; Рябушко и др., 2005, 2008; Ryabushko et al., 2004).

Известно, что средние относительные величины дыхания сообщества микрофитобентоса составляют $26,4 \pm 2,9$ % от валовой продукции (Duarte, Sebrían, 1996), что также подтверждаются нашими данными.

Прямые данные о значениях первичной продукции, концентрации хлорофилла «а» и биомассы сообщества микрофитобентоса позволяют надёжно оценить ассимиляционные числа (АЧ) и удельную продукцию донных микроводорослей. Биотический баланс сообщества – положительный, максимальный в те же периоды года, что и величины скоростей роста микроводорослей бентоса, и проявляет положительную корреляцию с первичной продукцией. Динамику и корреляцию основных продукционных характеристик сообщества микрофитобентоса $C_{\text{Сорг}}$, $C_{\text{Chl a}}$ и μ можно рассматривать в качестве биоиндикаторов при биотестировании состояния окружающей среды и оценивать концентрацию биогенных элементов, как избыточную или допустимую (Алеев и др., 2005; Рябушко и др., 2008).

Отношение $C_{\text{Chl a}}/C_{\text{Сорг}} = \theta^{-1}$ связано корреляционной зависимостью с μ . Форма зависимости характеризует условия роста автотрофных организмов, и, следовательно, может быть использована для оценки качества среды обитания сообщества. С целью определения возможности использования продукционных характеристик донных микроводорослей для биотестирования прибрежной зоны моря выполнено 10 серий экспериментов в условно чистом и загрязнённом (выход муниципальных дренажных вод) районах Карантинной бухты Севастополя. Определение продукционных характеристик микрофитобентоса каменистого грунта проводили ежемесячно (рис. 48).

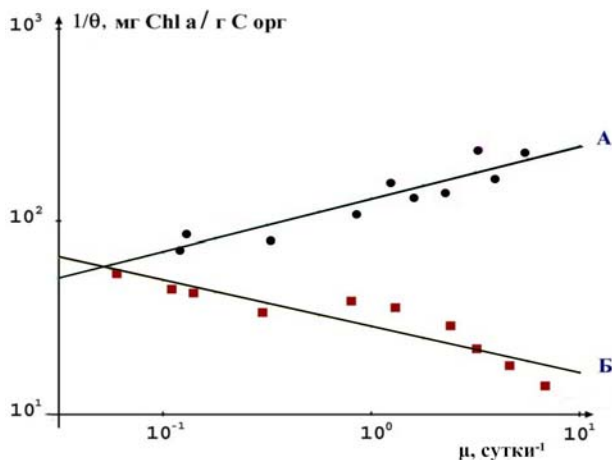


Рис. 48. Зависимость отношения концентрации хлорофилла «а» ($C_{\text{Chl a}}$) к биомассе микроводорослей ($C_{\text{Сорг}}$) от удельной продукции (μ) сообщества микрофитобентоса (А – условно чистый район, Б – загрязнённый район)

Зависимость $\theta^{-1} \sim \mu$ для донных микроводорослей в условно чистом районе характеризуется положительной корреляцией ($\theta^{-1} = 130 \mu^{0,27}$; $r^2 = 0,82$; $\sigma = 26$), что свидетельствует о росте сообщества микрофитобентоса в исследованном экотопе в условиях его лимитирования элементами минерального питания, показывающее достаточно удовлетворительное качество среды в районе исследования (Алеев и др., 2005; В. Рябушко и др., 2008). Напротив, для района сброса дренажных вод наблюдается отрицательная корреляция указанных величин ($\theta^{-1} = 28,70 \mu^{-0,24}$; $r^2 = 0,86$; $\sigma = 4,48$), что может свидетельствовать о росте сообщества микрофитобентоса в условиях переизбытка биогенных элементов, поступающих в биотоп со сточными водами. Следовательно, микрофитобентос можно рассматривать как один из основных и стабильных источников автохтонного органического вещества в прибрежной экосистеме моря.

Продуктивность фитоперифитона стеклянных пластин

Перифитон искусственных субстратов, рассматриваемый как часть бентоса, представляет сложный трофометаболический комплекс, в состав которого входят микро- и макроводоросли, бактерии, грибы, беспозвоночные животные и детрит. На его структурные и функциональные параметры влияют гидрологические и гидрохимические факторы среды, морфометрия субстрата и местообитание, сезонность, сроки и длительность пребывания в море.

Микрофитоперифитон является чувствительным биоиндикатором, удобным и доступным объектом для экспериментальных исследований, связанных с изучением продукции фотосинтеза с одновременным определением видового состава и количественных характеристик водорослей, по которым можно оценить время заселения субстрата и вклад каждого компонента экосистемы в первичную продукцию данного экотопа. Такой подход в изучении допускает широкую возможность проведения экспериментов под задачу исследования и полностью осуществлять их контроль.

Для экспериментального изучения количественных и продукционных характеристик фитоперифитонных сообществ наиболее удобными и предпочтительными из искусственных субстратов являются стеклянные пластины (предметные стёкла, размером 70x28 мм с площадью поверхности 1960 мм²). Они имеют нейтральную и прозрачную поверхность заданной и относительно одинаковой площади, что позволяет хорошо оценить непосредственно под микроскопом качественный и количественный состав компонентов фитоперифитона за определённый отрезок времени и наблюдать периодичность заселения субстрата, а затем сравнить полученные данные с результатами других исследований.

Учитывая опыт предыдущих исследований первичной продукции микрофитобентоса каменистых грунтов, при определении валовой первичной продукции фитоперифитона экспериментальных стеклянных пластин (ЭСП) в Карантинной бухте Чёрного моря, кроме диатомовых водорослей, были учтены также представители динофитовых, гаптофитовых, зелёных фотосинтезирующих микроводорослей и цианобактерий (см. гл. 5, табл. XIV).

Накопительная экспозиция перифитона стеклянных пластин. В течение 2007 г. валовая продукция фитоперифитона изменялась в широких пределах – от 246 в декабре (11 мес.) до 16 701 мг $C \cdot m^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ в июле (табл. 57, рис. 49 – 51). При экспозиции субстрата более 2 мес. на пластинах зарегистрирован весенний

(март, $t = 9,0^{\circ}\text{C}$) максимум численности $2\,180,8 \cdot 10^3$ кл. см^{-2} , биомассы $0,543$ $\text{мг} \cdot \text{см}^{-2}$ и наибольшая сухая масса фитоперифитона $64,8$ $\text{мг} \cdot \text{см}^{-2}$ в основном за счёт развития диатомовых, а также отмечены наибольшие величины интенсивности фотосинтеза ($5,7$ $\text{мкг} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$) и валовой первичной продукции (3659 $\text{мг} \text{ C} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$).

Табл. 57. Долговременная (накопительная) экспозиция перифитона стеклянных пластин (от 1 до 13 мес.) в Карантинной бухте Чёрного моря (2007–2008 гг.)

Срок экспозиции	Температура воды, $^{\circ}\text{C}$	* $W_{\text{сух.}}$, $\text{г} \cdot \text{м}^{-2}$	Фитоперифитон				
			* ИФ (μW), $\text{мкг} \text{ C} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$	* ВПП (GPP)		** Микроводоросли	
				$\text{мг} \text{ C} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$	$\text{мг} \text{ C} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$	$\text{N} \cdot 10^3$, кл. см^{-2}	B , $\text{мг} \cdot \text{см}^{-2}$
17.01 – 21.02.07	8,5	46,0	2,07	95	990	169,8	0,053
17.01 – 20.03.07	9,0	648,0	5,70	3 659	44 200	2 180,8	0,543
17.01 – 08.04.07	10,0	209,0	0,91	189	2 538	885,7	0,224
17.01 – 21.05.07	18,0	41,0	0,52	21	306	914,4	0,131
17.01 – 21.06.07	22,0	143,0	1,53	218	3 344	331,6	0,149
17.01 – 19.07.07	25,0	148,0	7,62	1 109	16 701	401,5	0,176
17.01 – 21.08.07	28,0	56,0	0,86	47	635	210,5	0,021
17.01 – 19.09.07	21,0	122,0	0,37	47	573	121,9	0,132
17.01 – 22.10.07	18,0	66,0	0,89	60	628	89,7	0,012
17.01 – 20.11.07	11,0	189,0	0,55	104	962	26,9	0,002
17.01 – 20.12.07	10,5	102,0	0,29	29	246	412,6	0,119
17.01 – 22.01.08	9,0	173,0	0,48	84	775	977,2	0,466
17.01 – 21.02.08	6,0	-	-	-	-	2072,4	0,516

(***) – данные Л.И. Рябушко и Д.С. Лоховой; (*) – данные Ю.К. Фирсова: $W_{\text{сух}}$ – сухая массы перифитона, ИФ (μW) – интенсивность фотосинтеза; ВПП (GPP) – валовая первичная продукция фитоперифитона.

В апреле сухая масса перифитона снижалась в 3 раза и в мае составляла 41 $\text{г} \cdot \text{м}^{-2}$. Второй пик ИФ фитоперифитона отмечен в июле ($7,62$ $\text{мкг} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$) при 25°C и был немного выше, чем в марте ($5,70$ $\text{мкг} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$), но при значительном снижении массы фитоперифитона ($0,5$ $\text{г} \cdot \text{м}^{-2}$) и ВПП (1109 $\text{мг} \text{ C} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$). Значения численности и биомассы микроводорослей уменьшались в июле соответственно в 3,1 и 5,4 раза, и значительно возрастала роль макроводорослей, которые, в свою очередь, обрастали диатомовыми водорослями. Следует отметить, что, вероятно, под влиянием хозяйственных вод г. Севастополя, которые периодически поступают в Карантинную бухту, количественные характеристики микроводорослей здесь выше, чем в местах изучения микрофитобентоса каменистых субстратов за пределами данного района исследования.

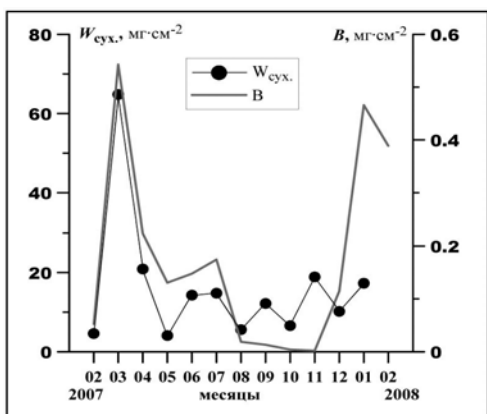


Рис. 49. Динамика сухой массы перифитона ($W_{\text{сух.}}$) и биомассы микроводорослей (B) стеклянных пластин при накопительной экспозиции в Карантинной бухте, 2007 – 2008 гг.

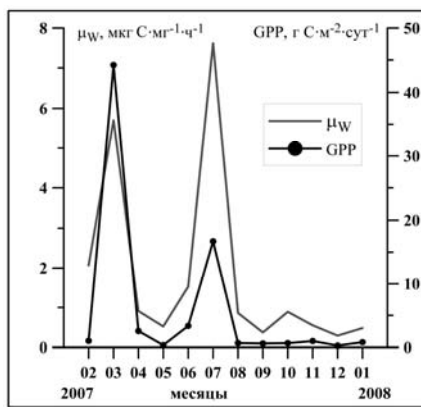


Рис. 50. Динамика интенсивности фотосинтеза (μ_W) и валовой первичной продукции (GPP) фитоперифитона при накопительной экспозиции в бухте, 2007 – 2008 гг.

К осенне-зимнему сезону интенсивность фотосинтеза снижалась и составляла $0,3 - 0,5 \text{ мг·С мг}^{-1}\cdot\text{ч}^{-1}$, а численность и биомасса микроводорослей достигали показателей, близких к маю. Второй пик численности отмечен в феврале 2008 г. (длительность экспозиции стёкол 13 мес.) при температуре воды в бухте 6°C . Этот пик был соизмерим с мартом 2007 г. (табл. 57).

В целом, при долговременной (более 3-х мес.) экспозиции пластин в море выявляются общие закономерности их заселения водорослями и накопления биомассы обрастания, которые характерны в целом для микрофитобентоса природных субстратов (Рябушко, 2009). Видовой состав микроводорослей перифитона формируется главным образом за счёт диатомовых водорослей с максимальной численностью и биомассой весной. В феврале – марте первыми на искусственных субстратах появляются характерные виды-обрастатели рода *Licmophora*, которые являются массовыми для мелководья Чёрного моря. Весенний максимум численности и биомассы диатомовых водорослей, отмеченный для перифитона стеклянных пластин, соответствует срокам максимального развития микрофитобентоса природных субстратов Чёрного моря (Кучерова, 1957; Рябушко, 2009). Отмечаемые в Карантинной бухте более высокие количественные характеристики микроводорослей в сравнении с таковыми микрофитобентоса каменистых субстратов из других районов, скорее всего вызваны влиянием хозяйственных вод, периодически поступающих в бухту

Описание кратковременной экспозиции пластин в море. Для сравнительного анализа продукционных характеристик микроводорослей пластин с накопительным сроком экспозиции проведен анализ фитообрастания пластин, простоявших в море в феврале – марте 2008 г. в течение 4, 7, 11, 15 и 20 сут при колебаниях температуре воды от $4,5$ до $7,5^\circ\text{C}$ (табл. 58). Уже на 4 суток экспозиции пластины начинают заселяться одиночными и колониальными видами диатомовых, которые вместе с бактериями за очень короткое время образуют первичную плёнку для последующего заселения макро- и мейобентосными организмами.

Табл. 58. Краткосрочная экспозиция перифитона стеклянных пластин (от 4 до 20 сут) в Карантинной бухте Чёрного моря (2008 г.)

Дата экспозиции	Длительность экспозиции, сут	Температура воды, °С	$I_{\text{сух}}$, г·м ⁻²	Фитоперифитон				
				ИФ (μP), мкг С·мг ⁻¹ ·ч ⁻¹	ПП (GPP)		Микроводоросли	
					мг С·м ⁻² ·ч ⁻¹	мг С·м ⁻² ·сут ⁻¹	$N \cdot 10^3$, клет·см ⁻²	B , мг·см ⁻²
14.02 – 18.02	4	4,5	2,21	0,258	0,6	6	49,3	0,042
-«-	-«-	-«-	-	-	-	-	3,3	0,002
-«-	-«-	-«-	-	-	-	-	18,5	0,010
14.02 – 21.02	7	6,0	-	-	-	-	76,7	0,008
-«-	-«-	-«-	4,51	1,656	7,5	78	42,4	0,005
-«-	-«-	-«-	-	-	-	-	198,0	0,034
14.02 – 25.02	11	7,9	9,18	4,216	38,7	403	280,7	0,243
14.02 – 29.02	15	7,5	19,56	3,272	64,0	667	-	-
14.02 – 05.03	20	8,0	56,12	3,077	172,7	1799	119,0	0,323

В это время величины сухой массы перифитона, ИФ и GPP фитоперифитона были минимальными, но на 15 сут их значения возрастали и достигали 20 г·м⁻², ИФ увеличилась с начала эксперимента почти в 16 раз, а GPP – в 100 раз. Полученные продукционные характеристики фитоперифитона за этот период практически полностью относятся к диатомовым водорослям, поскольку только на 20 сут на пластинах отмечено значительное количество зелёных водорослей-макрофитов (Рябушко и др., 2013). На 7 сут при 6°С численность микроводорослей заметно возрастает, а на 11 сут при дальнейшем росте температуры воды в море до 7,9°С наблюдаются увеличение их численности и биомассы, а также максимум интенсивности фотосинтеза. Через две недели экспонирования пластин в море отмечалось увеличение продукционных характеристик фитоперифитона и на 20-е сут достигнуты их максимальные значения при 8°С (табл. 58; рис. 51), как это было зарегистрировано при накопительных сроках экспозиции в марте 2007 г. при 9°С. Однако в начале марта вновь происходит спад численности, но при этом отмечен рост биомассы микроводорослей.

В целом процесс оседания гидробионтов-обрастателей на стеклянных пластинах в Севастопольской бухте имел максимум в летне-осенний сезон, а минимум с января по апрель. Так, баянусы и мидии оседают на стеклянные пластины в бухте на протяжении всего года, что совпадает с круглогодичным нахождением их личинок в планктоне Чёрного моря (Долгопольская, 1954). Автором указаны высокие значения численности $169,2 \cdot 10^3$ экз·м⁻² баянусов на стеклянных пластинах в море в летне-осенний период с максимум в июле, а мидии – до 10 тыс. экз·м⁻². В сентябре отмечены мшанки, достигающие до 70 % площади покрытия стеклянных пластин с максимальной их численностью 19,2 тыс. экз·м⁻² в ноябре, при этом в большом количестве отмечены диатомовые водоросли. Однако по нашим данным, сни-

жение численности диатомовых в летний период в Чёрном море происходит часто из-за выедания их гидробионтами (Рябушко, 1993а).

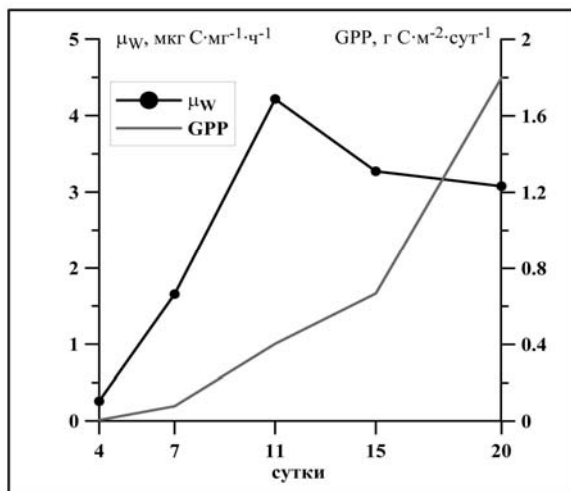


Рис. 51. Динамика интенсивности фотосинтеза (μ_w) и валовой первичной продукции (GPP) фитоперифитона стеклянных пластин при экспозиции от 4 до 20 сут (февраль 2008 г.)

Фитоперифитон стеклянных пластин при ежемесячной экспозиции. Для сравнения результатов эксперимента с нарастающим сроком экспозиции пластин в море от 1 до 13 мес., а также краткосрочным от 4 до 20 сут, проведены аналогичные исследования численности, биомассы обрастания, интенсивности фотосинтеза и валовой первичной продукции фитоперифитона стеклянных пластин при ежемесячном отборе проб в Карантинной бухте с декабря 2010 по январь 2012 г.

Температура воды в период исследования колебалась от 7,5 (февраль) до 22,5°C (июнь) (табл. 57, 59).

В течение годового цикла обнаружено 60 видов микроводорослей, из них 54 – Bacillariophyta (Лохова, 2012). Наибольший вклад в обрастание стеклянных пластин диатомовые вносят в зимне-весенний сезон, как при накопительных, так и при ежемесячных сроках экспозиции (табл. 59). Видовой состав сходный между годами и в целом близок к составу водорослей, обнаруженных на каменистых грунтах Карантинной бухты, что объясняется одним и тем же местом обитания. Однако состав доминирующих видов, численность и биомасса сообщества микроводорослей меняются в зависимости от сезона года (Рябушко и др., 2013). При ежемесячной экспозиции количественные характеристики микроводорослей варьировали: численность – от $142,3 \cdot 10^3$ до $1229,3 \cdot 10^3$ кл. см^{-2} и биомасса – от 0,201 до $14,638 \text{ мг} \cdot \text{С} \cdot \text{м}^{-2}$ (табл. 59). Максимум биомассы вызван массовым развитием цианобактерий. Наибольшая интенсивность фотосинтеза ($1,41 \text{ мкг} \cdot \text{С} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$) зарегистрирована осенью, минимальная ($0,17 \text{ мкг} \cdot \text{С} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$) – весной. Отмечено два пика валовой первичной продукции фитоперифитона – зимне-весенний ($394 \text{ мг} \cdot \text{С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$) и наибольший ($517 \text{ мг} \cdot \text{С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$) – в июле (табл. 59; рис. 52 – 54). Сравнительный анализ межвидовых и сезонных изменений продукционных характеристик микрофитобентоса Карантинной бухты Чёрного моря в разные сроки экспозиции стеклянных пластин показал следующее.

Значения валовой первичной продукции фитоперифитона бухты в течение года при долговременной экспозиции варьировали от 246 до $44200 \text{ мг} \cdot \text{С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$; а при ежемесячной экспозиции – от 89 до $517 \text{ мг} \cdot \text{С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$. Сравнение этих данных с полученными ранее для микрофитобентоса каменистых грунтов той же бухты, колебания валовой продукции которого составляли 29,4 – $1102,9 \text{ мг} \cdot \text{С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ (Алеев и др., 2005; В. Рябушко и др., 2008), видно, что минимальные величины ВПП фитоперифитона в 3 раза выше, а максимальные в 2 раз ниже, чем эпиплитона Карантинной бухты.

Табл. 59. Фитоперифитон стеклянных пластин при ежемесячной экспозиции в Карантинной бухте Чёрного моря (2010–2012 гг.)

Дата и срок экспозиции пластин	Температура воды, °С	* $W_{\text{сух.}}$, г·м ⁻²	Фитоперифитон *			Микроводоросли **	
			* ИФ (μW), мкг С·мг ⁻¹ ·ч ⁻¹	ВПП (GPP)		$N \cdot 10^3$, кл.·см ⁻²	B , мг·см ⁻²
				мг С·м ⁻² ·ч ⁻¹	мг С·м ⁻² ·сут ⁻¹		
27.12.10 – 26.01.11	8,0	28,6	0,35	33	89	1229,3	0,082
26.01.11 – 24.02	7,5	45,9	0,75	36	312	1090,3	0,353
24.02 – 25.03	11,0	103,9	0,35	25	394	398,3	0,054
25.03 – 22.04	11,0	45,2	0,55	7	317	376,7	0,089
22.04 – 23.05	16,5	39,8	0,17	7	95	142,3	0,021
23.05 – 23.06	22,5	16,1	0,42	33	98	427,9	14,638
23.06 – 25.07	21,5	69,6	0,86	25	517	612,9	1,451
25.07 – 22.08	22,0	47,1	0,53	14	371	204,1	0,522
22.08 – 26.09	21,0	17,7	0,82	24	197	278,5	0,277
26.09 – 25.10	15,0	18,1	1,33	24	294	215,9	0,061
25.10 – 24.11	9,4	18,4	1,41	14	252	471,5	0,128
24.11 – 22.12	10,0	42,6	0,33	10	134	290,6	0,201
22.12 – 23.01.12	7,7	-	-	-	-	59,8	0,057

(**) – данные Л.И. Рябушко и Д.С. Лоховой; (*) – данные Ю.К. Фирсова: $W_{\text{сух}}$ – сухая массы перифитона, ИФ (μW) – интенсивность фотосинтеза; ВПП (GPP) – валовая первичная продукция фитоперифитона.

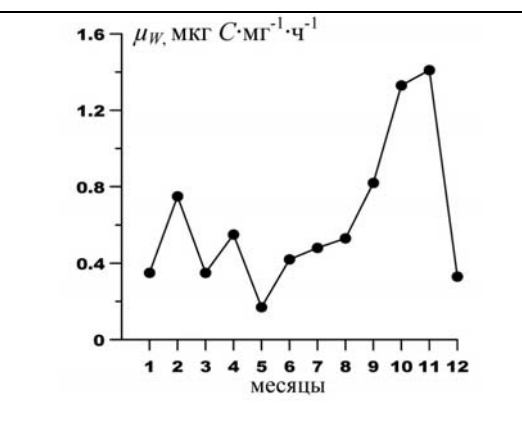
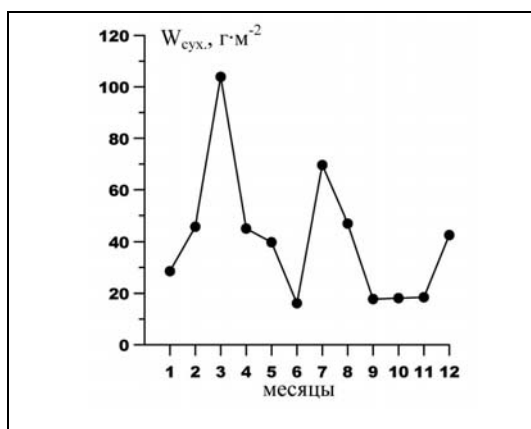


Рис. 52. Сухая масса перифитона ($W_{\text{сух.}}$) стеклянных пластин при ежемесячной экспозиции в Карантинной бухте Чёрного моря, 2011 г.

Рис. 53. Интенсивность фотосинтеза (μW) фитоперифитона стеклянных пластин в Карантинной бухте Чёрного моря, 2011 г.

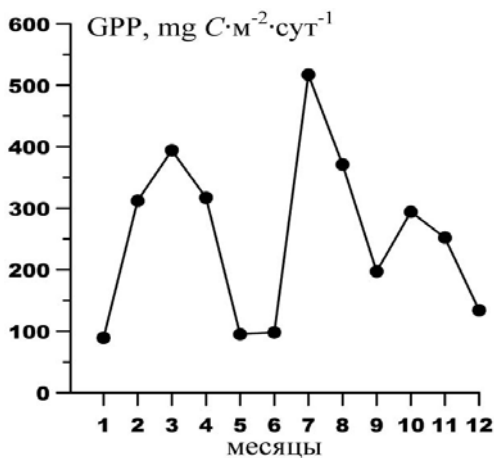


Рис. 54. Динамика валовой первичной продукции (GPP) фитоперифитона стеклянных пластин при ежемесячной экспозиции в Карантинной бухте, 2011 г.

Производство ДВ перифитона в субтропической зоне у берегов Бразилии составляла $0,2 - 1,4 \text{ г C}\cdot\text{м}^{-2}$ (Brandini et al., 2001) и превышала таковую фитопланктона ($0,3 - 0,6 \text{ г C}\cdot\text{м}^{-2} \text{ сут}^{-1}$) почти в 4 раза (Brandini, 1990).

В целом, несмотря на географические различия морей, первичная продукция микрофитобентоса выше фито-

планктона от 4 – 40 раз.

Для сравнения заметим, что детальные исследования продуктивности микрофитобентоса твёрдых грунтов верхней сублиторали Японского моря показали, что её характеристики зависят от типа грунта, освещённости и сезона года. Так, валовый фотосинтез микрофитобентоса каменистых грунтов зал. Восток в феврале и августе составлял в среднем 840 и $1977 \text{ мл O}_2\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$ (Чербаджи, 1982). Среднегодовая концентрация хлорофилла «а» на камнях достигала до $100 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-2}$, при этом доля валового фотосинтеза – 40 % суммарного фотосинтеза изучаемых донных сообществ (Чербаджи и др., 1980; Чербаджи, Пропп, 1981; Чербаджи, 1982).

Что касается Чёрного моря, то продукция микрофитобентоса каменистых грунтов достигала $300 \text{ г C}\cdot\text{м}^{-2}$ в год (Ryabushko et al., 2004), а средняя годовая первичная продукция фитопланктона оценивается в пределах $130 - 150 \text{ г C}\cdot\text{м}^{-2}$ (Финенко и др., 2011). Полученные продукционные характеристики бентосных микроводорослей прибрежной зоны Чёрного моря имеют сходные значения с другими морями, и позволяют рассматривать сообщество микрофитобентоса как один из основных и стабильных источников органического вещества на морском шельфе. При этом биотический баланс микрофитобентоса каменистых грунтов положительный круглый год. Таким образом, микрофитобентос прибрежных участков моря обладает высокой продукционной способностью, производя значительные количества автохтонного органического вещества и вносит вклад в процессы биоочистки среды и трансформации поступающих извне биогенных элементов, поддерживая высокое видовое разнообразие в прибрежных экосистемах Чёрного моря.

МИКРОФИТОБЕНТОС И ФИТОПЛАНКТОН КАК ЕДИНЫЙ ЭКОЛОГО-ФЛОРИСТИЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС ВОДОРΟΣЛЕЙ В ПРИБРЕЖЬЕ МОРЯ.....

В прибрежной зоне моря, подверженной сильному турбулентному перемешиванию, сгонно-нагонным явлениям и взмучиванию донных осадков, взаимное влияние бентали и пелагиали весьма значительно. А.И. Прошкина-Лавренко (1963а) писала: «Следует заметить, что неритический фитопланктон, в сущности, нельзя изучать в отрыве от микрофитобентоса, потому что при наличии широкой полосы сублиторали в фитопланктоне присутствует большой процент бентосных диатомовых (40 % и более), повышающих биомассу фитопланктона» (стр. 1).

Несмотря на то, что одни виды микроводорослей строго приурочены к пелагиали моря, другие тесно связаны с субстратом, многие виды меняют биотоп в зависимости от условий среды и жизненных циклов. Разнообразие жизненных форм водорослей двух биотопов позволяет им заселять поверхностные, придонные слои и всю толщу воды, а также различные типы субстратов на дне. Прежде всего, это могут быть стадии развития микроводорослей, при которых часть их жизненного цикла проходит на дне илистых грунтов: цисты – у динофитовых и золотистых, покоящиеся споры – у диатомовых водорослей. Затем при благоприятных условиях водоросли из илов переходят в верхние слои воды и начинают интенсивно размножаться (Згуровская, 1978, 1979; Прошкина-Лавренко, 1955), вызывая «цветение» воды.

И всё же обычно фитопланктон и микрофитобентос морей, как правило, изучают раздельно. Исследование сезонной динамики видового состава, численности, биомассы и структуры планктонных и донных сообществ микроводорослей выполнено в ходе круглогодичных бентосных и планктонных съёмок в Казачьей бухте (Севастополь, Чёрное море) в местах содержания млекопитающих (дельфинов, сивучей и др.) и марихозейства по культивированию мидии.

7.1. Гидролого-гидрохимическая характеристика Казачьей бухты

В 50 – 60-е годы XX ст. Казачья бухта считалась наиболее чистой, без каких-либо значительных источников загрязнения, что послужило одной из причин строительства здесь дельфинария в 1966 – 1968 гг. (Миронов и др., 2002; 2003). Для содержания дельфинов и других морских млекопитающих в Океанариуме используют отгороженные сетью прибрежные участки моря. Однако скученность крупных животных – сивучей, дельфинов и морских котиков в вольерах (от нескольких до десятка особей) в прибрежной полосе моря создает зоогенную нагрузку на среду обитания (Андреева и др., 2002). Исследования последних лет показали, что качество морской воды в бухте по интегральным санитарно-гигиеническим характеристикам является удовлетворительным. При нагонном северо-восточном ветре из-за увеличения концентрации загрязнителей от источников, расположенных на берегу, бактериологические показатели воды значительно ухудшаются, концентрация нефтепродуктов находится в пределах $0,07 - 0,3 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ (Миронов, 1967; Миронов и др., 2002, 2003).

Распределение загрязнителей по акватории отличается большой пятнистостью, а вода удовлетворяет санитарным требованиям примерно в 50 % случаев. Биохимическое потребление кислорода за пять суток (*БПК₅*) составляло 1,30 – 2,34 мгО₂·л⁻¹. Показатели коли-титра даже на станциях отбора проб в районе вольеров океанариума соответствуют санитарным нормам для акваторий пляжей (Андреева и др., 2002).

Результаты многолетних наблюдений за общей экологической ситуацией в регионе позволили сделать вывод, что в системе севастопольских бухт Казачья бухта остается одной из наиболее чистых акваторий. Тем не менее, благодаря достаточно высоким биомассам морских млекопитающих и обрастателей гидробиотехнических сооружений по выращиванию мидии, достигающих более 5 кг на погонный метр коллектора, эскретирующих значительное количество метаболитов, в воду поступают значительные количества органических соединений азота и фосфора, влияющих на гидрохимические характеристики прибрежного мелководья Казачьей бухты. Деструкция органических соединений приводит к обогащению вод бухты биогенными элементами в виде неорганических форм азота и фосфора (рис. 55, 56). В воде одновременно с нитратами постоянно присутствует промежуточный продукт окисления аммонийного азота – нитриты (рис. 57, 58).

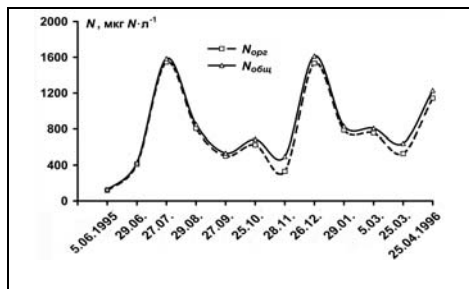


Рис. 55. Сезонная динамика концентрации растворённого органического и общего азота в воде Казачьей бухты

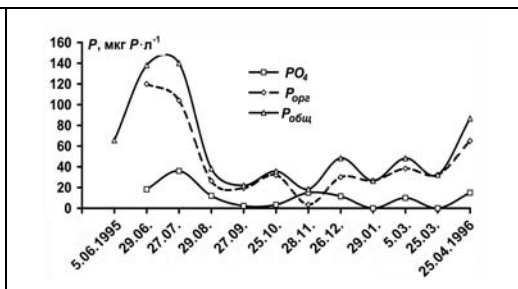


Рис. 56. Сезонная динамика концентрации растворённого ортофосфата, органического и общего фосфора в воде Казачьей бухты

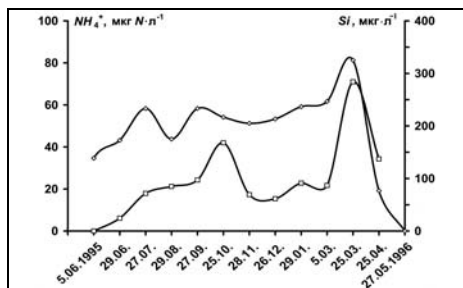


Рис. 57. Сезонная динамика концентрации растворённых аммония и кремния в воде Казачьей бухты

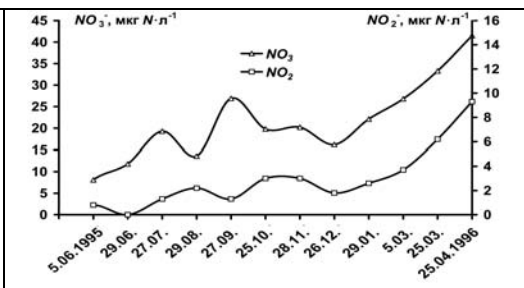


Рис. 58. Сезонная динамика концентрации растворённых нитритов и нитратов в воде Казачьей бухты

Максимальное окисление NH_4^+ сопровождается быстрым накоплением NO_2^- на всех горизонтах, особенно в весенний и осенний периоды. Окисление нитритов до нитратов на протяжении года происходит примерно с одинаковой скоростью (рис. 58). Постоянные перемещения дельфинов и волновые явления в бухте, пре-

имущественно при северных ветрах, также способствуют насыщению водной толщи соединениями N и P вокруг вольеров. Одновременно с депонированием вещества в донных отложениях, происходит его минерализация, и неорганические соединения азота, фосфора и кремния поступают в воду. В донных осадках вольеров активна сапрофитная микрофлора, использующая при минерализации органического вещества наиболее доступные акцепторы электронов (O_2 и NO_3^-), происходят процессы денитрификации и аммонификации мочевины (Смирнова, Андреева, 2001). В осенне-зимний сезон в донных отложениях возрастает суммарное количество органического вещества, а численность аэробных гетеротрофных бактерий достигает $3,2 \cdot 10^7$ кл·г⁻¹ сухого грунта, что в 50 – 100 раз выше, чем в летний период (Смирнова и др., 2004).

В летний сезон до 4 г N ·кг⁻¹ сухого осадка, связанного в гуминовые вещества, выводится из кругооборота азота в системе «морская вода – донные отложения». Минерализация азотистых соединений сопровождается образованием солей аммония, нитратов, нитритов. Трансформация белковоподобных соединений и мочевины на поверхности раздела «морская вода – донные отложения» обеспечивает непрерывное поступление $N-NH_4$ в придонный слой воды, которое в 2 – 5 раз выше, чем в толще воды (Андреева и др., 2002). С появлением в вольерах значительного количества дельфинов аммонийный азот присутствует в воде постоянно, с наибольшими значениями весной на глубине 2,5 м (рис. 59) в период максимального развития диатомовых водорослей планктона и бентоса Казачьей бухты (Рябушко и др., 2000; Рябушко, Рябушко, 2001).

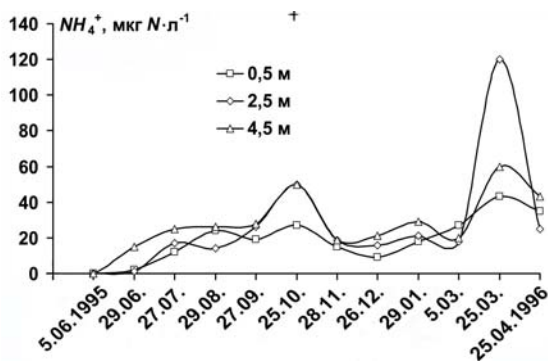


Рис. 59. Зависимость концентрации растворённого в воде аммония от глубины Казачьей бухты Чёрного моря

Аммонификация растворённого органического вещества происходит на всех горизонтах глубин и максимальное количество аммонийного азота отмечено весной и осенью (рис. 59). Седиментация органического вещества в виде пеллет и взвеси обогащает воду и донные сообщества бухты органикой, особенно у мест расположения мидийных коллекторов и вольеров с млекопитающими. Биотурбация и взмучивание осадка на мелководье во время штормов влияют на вертикальное распределение аммонийного азота в толще воды. Так, после сильного декабрьского шторма резко возросло количество общего и неорганического азота и, соответственно, BPK_5 (табл. 60).

Минимальные значения NH_4^+ приурочены к поверхностным слоям воды. Активному процессу нитрификации способствуют достаточное насыщение воды кислородом, высокие значения BPK_5 , оптимальные значения pH и постоянный приток органического вещества на протяжении всего года (табл. 60). Окисление аммонийного азота происходит быстрее в поверхностном слое, где во все сезоны года отношение $NH_4^+ : NO_3^- = 1:1$. С увеличением глубины восстановительные условия среды возрастают и соответствуют отношению $NH_4^+ : NO_3^- = 2 : 1$.

Табл. 60. Физико-химическая характеристика вод Казачьей бухты

Время отбора проб	Состояние погоды на море	$T, ^\circ C$	pH	$O_2,^* \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$	$BPK_5,^* \text{ мг } O_2\cdot\text{л}^{-1}$
Июнь 1995 г.	штиль	22,8	7,95	7,46±0,3	2,15±0,16
Июль	шторм	23,5	8,09	5,58±0,1	3,24±0,24
Август	3 балла	23,5	8,26	6,62±0,2	3,71±0,2
Сентябрь	штиль	19,0	8,16	5,38±0,1	2,59±0,12
Октябрь	штиль	15,0	8,19	6,04±0,2	2,05±0,06
Ноябрь	штиль	12,0	8,19	7,90±0,3	3,28±0,04
Декабрь	шторм	9,2	8,02	9,60±0,4	4,74±0,26
Январь 1996 г.	3 балла	6,9	8,24	9,83±0,4	3,94±0,2
Февраль	штиль	6,8	8,17	11,59±1,0	2,43±0,12
Март	штиль	7,7	8,26	10,05±0,7	1,70±0,04
Апрель	3 балла	10,5	8,20	9,62±0,7	2,58±0,2
Май	штиль	18,7	8,00	8,06±0,5	3,64±0,12

(*) – доверительный интервал для уровня значимости 0,95.

В весенний сезон концентрации всех неорганических форм азота достигают максимальных значений. В отличие от неорганического, концентрации органического азота в воде на всех глубинах имеют постоянно высокие значения, достигая максимумов в июле и декабре после взмучивания придонной взвеси во время штормов (табл. 60). Вклад неорганических форм азота составляет не более 10 % от общего пула азота в воде, поэтому динамика содержания общего азота (рис. 62) соответствует изменению концентрации органического азота.

Концентрация фосфатов, как и аммонийного азота, возрастает с глубиной, в то же время количество органического фосфора уменьшается от поверхности к придонному слою (рис. 59, 64, 65). По-видимому, деструкция органического вещества, сопровождающаяся отщеплением неорганических соединений фосфора, наиболее активна в придонных слоях воды и на поверхности донных осадков.

Резкое возрастание в июне – июле общего фосфора, так же как и азота (рис. 60 – 63), связано с увеличением поступления в воду органики от размещенных в вольерах дельфинов. В дальнейшем в течение года концентрация органического вещества в Казачьей бухте оставалась на стабильном уровне. Внутри вольеров отмечено также значительное изменение качества воды, по сравнению с открытым морем, в сторону увеличения концентрации взвешенного вещества, $N-NO_3$, $N-NO_2$ и $N-NH_4$ и фосфатов.

Если рассмотреть общий гидрохимический режим Казачьей бухты в сравнении с окружающими прибрежными водами, то можно отметить, что близость вольеров с млекопитающими животными и мидийных коллекторов к месту отбора проб оказывает существенное влияние на химический состав воды. Концентрации аммонийного азота, нитратов и фосфатов в этих местах в 2 – 5 раз превышают средние значения, характерные для других прибрежных районов Чёрного моря с различной антропогенной нагрузкой (Куфтаркова и др., 1990; Шульгина и др., 1978) и на 1 – 2 порядка – для открытых участков моря (Планктон. ..., 1993).

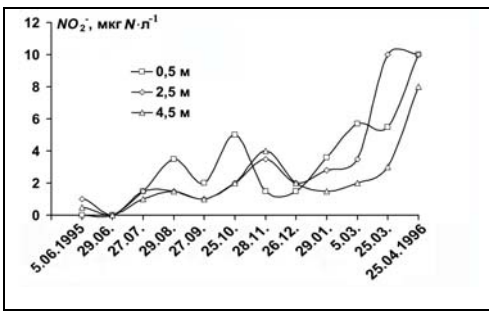


Рис. 60. Зависимость концентрации растворённых нитритов в воде от глубины Казачьей бухты

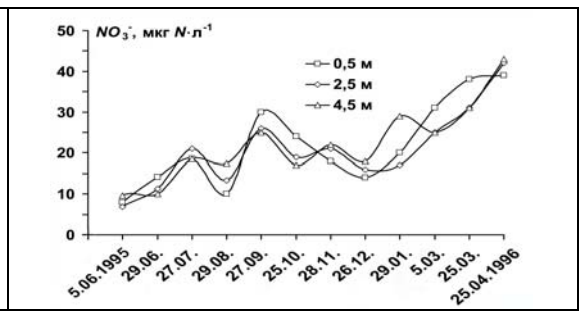


Рис. 61. Зависимость концентрации растворённых нитратов в воде от глубины Казачьей бухты

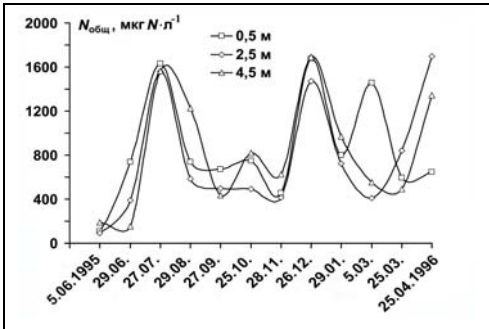


Рис. 62. Зависимость концентрации растворённого общего азота в воде от глубины Казачьей бухты

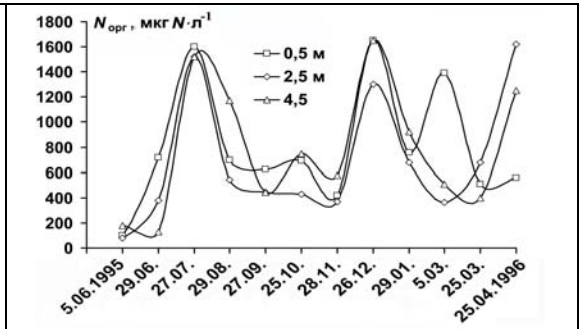


Рис. 63. Зависимость концентрации органического азота в воде от глубины Казачьей бухты

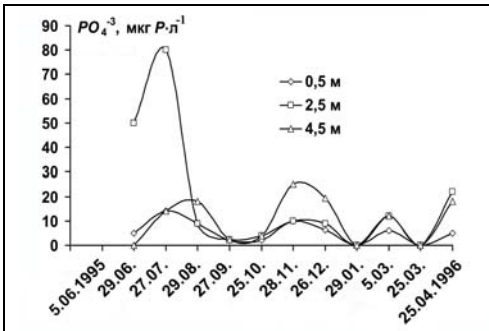


Рис. 64. Зависимость концентрации растворённого ортофосфата в воде от глубины Казачьей бухты

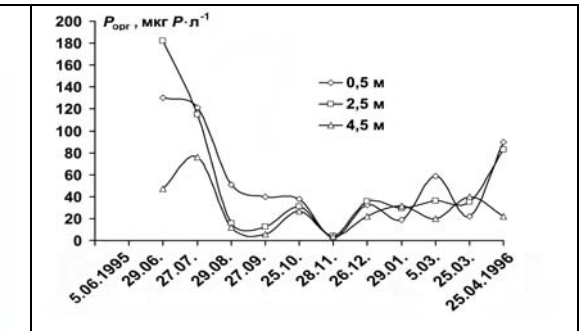


Рис. 65. Зависимость концентрации растворённого органического фосфора в воде от глубины Казачьей бухты

Практически стабильное содержание Si в морской воде сохраняется в течение всего года, что, по-видимому, связано с относительно равномерным растворением кремнистого материала, постоянно присутствующего в толще воды. Исключением является накопление кремния в подповерхностном и придонном слоях воды до 350 мкг л^{-1} и по всей водной толще во время массовой вегетации микроводорослей в марте – апреле с последующим падением его содержания почти до аналитического нуля (рис. 62). Однако количество кремния в бухте в несколько раз ниже, чем в верхнем 25-метровом слое вод шельфа Чёрного моря (Основы ..., 1979).

Табл. 61. Сезонные изменения гидрохимических показателей черноморской воды в прибрежных вольерах с дельфинами (из: Андреева и др., 2002)

Гидрохимические показатели	Открытое море		Вольер	
	Осень – зима	Весна – лето	Осень – зима	Весна – лето
O_2 , мкМ·л ⁻¹	401,94 - 468,93	334,95 - 375,14	437,67 - 513,59	254,62 - 294,76
pH	7,91 - 8,28	8,00 - 8,42	8,08 - 8,15	8,28 - 8,48
Взвешенное вещество, мг·л ⁻¹	0,15 - 2,03	0,55 - 2,51	1,07 - 50,60	2,55 - 80,70
$N-NH_4$ мкг·ат·л ⁻¹	0,48 - 0,75	0,18 - 1,00	6,25 - 10,14	4,75 - 16,5
$N-NO_2$ мкг·ат·л ⁻¹	0,00 - 0,01	0,06 - 0,03	0,52 - 2,45	0,48 - 5,21
$N-NO_3$ мкг·ат·л ⁻¹	0,24 - 0,42	0,51 - 1,30	2,85 - 4,04	3,15 - 9,16
$P-PO_4$ мкг·ат·л ⁻¹	0,06 - 0,10	0,05 - 0,20	0,42 - 3,08	0,82 - 3,55
Сульфаты, г·кг ⁻¹	1,43 - 1,45	1,42 - 1,60	1,05 - 0,83	1,41 - 0,92

Известно, что диатомовым водорослям более чем на 50 %, состоящим из кремнезема, и некоторым гаптофитовым водорослям рода *Emiliania*, почти на 100 %, состоящим из соединений кальция, принадлежит важная роль в динамике кремния и кальция в море (Морозова-Водяницкая, Белогорская, 1957; Прошкина-Лавренко, 1959; Воронков, Кузнецов, 1984).

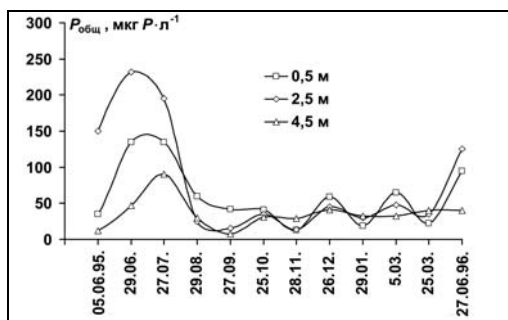


Рис. 66. Зависимость концентрации растворённого общего фосфора в воде от глубины Казачьей бухты

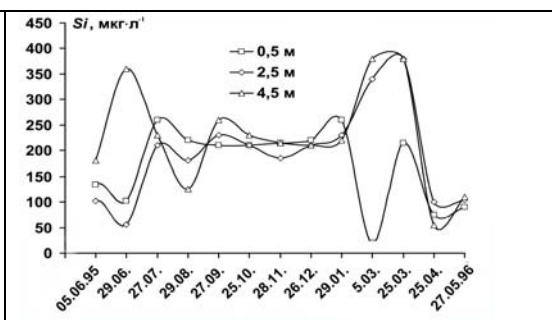


Рис. 67. Зависимость концентрации растворённого кремния в воде от глубины Казачьей бухты

Ассимиляция биогенных соединений микроводорослями происходит в определенных пропорциях. Соотношения $Si : N : P$ для исследуемой акватории сильно варьируют (табл. 62) и отличаются от значений, характерных для открытых морских и океанических вод. Так, соотношения $Si : N : P$ для Атлантики составляют – 16 : 16 : 1, для Северного моря – 7,2 : 14,7 : 1,2 (Сапожников, 1995).

Табл. 62. Годовая динамика соотношений атомных эквивалентов азота, фосфора и кремния в воде Казачьей бухты Чёрного моря

Месяц, год	Отношения атомных эквивалентов биогенных элементов			
	$Si : N^* : P$	$N^* : P$	$Si : N^*$	$P : Si$
Июнь 1995 г.	1,0 : 3,9 : 2,6	1,5 : 1,0	1,0 : 3,9	1,0 : 0,4
Июль	1,0 : 3,9 : 2,1	1,9 : 1,0	1,0 : 3,9	1,0 : 0,5
Август	1,0 : 5,2 : 1,6	3,2 : 1,0	1,0 : 5,2	1,0 : 0,6
Сентябрь	3,1 : 25,6 : 1,0	25,6 : 1,0	1,0 : 8,3	1,0 : 3,1
Октябрь	2,4 : 18,7 : 1,0	18,7 : 1,0	1,0 : 7,6	1,0 : 2,4
Ноябрь	1,0 : 6,5 : 2,1	3,1 : 1,0	1,0 : 6,5	1,0 : 0,5
Декабрь	1,0 : 4,3 : 1,5	2,9 : 1,0	1,0 : 4,3	1,0 : 0,7
Январь 1996 г.	2,2 : 11,9 : 1,0	11,9 : 1,0	1,0 : 5,7	1,0 : 2,2
Февраль	1,2 : 5,3 : 1,0	5,3 : 1,0	1,0 : 4,5	1,0 : 1,2
Март	12,3 : 89,6 : 1,0	89,6 : 1,0	1,0 : 7,3	1,0 : 12,3
Апрель	1,0 : 3,6 : 4,8	6,6 : 1,0	1,0 : 31,6	1,0 : 0,2
Май	1,0 : 9,9 : 6,5	1,5 : 1,0	1,0 : 9,9	1,0 : 0,2

(N^*) – пул неорганических соединений азота.

Достаточно хорошая аэрация морской воды и высокая концентрация $N-NO_2$ (осенью – почти в 600 раз, весной – более чем в 100 раз выше, по сравнению с открытым морем) могут служить показателем активного процесса деструкции органического вещества, поступающего в воду в результате жизнедеятельности дельфинов-афалин.

Содержание растворённого кислорода в местах размещения вольеров с животными в Казачьей бухте составляет 69 – 80 % насыщения (Смирнова и др., 1999а). Дефицит кислорода, по-видимому, связан с активной микробиологической деструкцией органического вещества. При этом концентрация РОВ, входящего в состав метаболитов млекопитающих, по сезонам года изменяется слабо и составляет 15,8 – 30,0 мг·л⁻¹. Постоянный приток органического углерода в виде продуктов метаболизма морских млекопитающих при нестабильном кислородном режиме формирует в прибрежном мелководье Казачьей бухты благоприятные условия для развития гетеротрофной микрофлоры.

В связи с тем, что в потреблении биогенных элементов у одноклеточных водорослей участвуют ферментные системы, расположенные на поверхности клеток, а в клеточном росте – ферменты цитоплазмы (Нахо, 1960), микроводоросли, вероятно, могут регулировать свой тип питания, а при дефиците азота и фосфора даже снижать свою метаболическую потребность в указанных элементах (Кустенко, 1991). Одной из причин происходящих изменений в море является гидромеханическое состояние воды – турбулентность или ламинарность. Механизм этого влияния состоит в изменении скорости диффузии веществ. Однако вертикальная устойчивость водных слоёв также оказывает влияние на развитие морского фитопланктона (Сёмина, 1957). Вероятно, движение водных потоков воздействует и на видовую структуру, и на количественные характеристики микроводорослей.

Перемешивание воды в море, особенно после шторма, и обогащение её кремнием влияет на сезонную сукцессию фитопланктона и микрофитобентоса. Поэтому в прибрежном мелководье возникают благоприятные условия для массовой вегетации микроводорослей. Повышенная продуктивность неритических вод по сравнению с пелагическими, в значительной степени вызвана ускоренной циркуляцией

биогенных элементов, в том числе их регенерацией на границе раздела «дно – вода» (Пропп, Пропп, 1981). В умеренных широтах сезонные изменения гидрологических и гидрохимических характеристик внешней среды оказывают заметное влияние на биоту акваторий. Зимой, вслед за понижением температуры в верхних отделах шельфа, устанавливается гомотермия вод и из-за конвективной турбулентности происходит подъём к поверхности глубинных вод, обогащённых у дна регенерированными биогенными элементами.

Несмотря на значительное количество работ по изучению воздействия разнообразных факторов среды на развитие фитопланктона, до настоящего времени отсутствовали данные о влиянии высоких концентраций основных биогенных элементов азота и фосфора антропогенного происхождения и растворённого в воде кремния на видовое разнообразие и количественные характеристики фитопланктона и микрофитобентоса в прибрежье моря. В результате проведения в Казачьей бухте Севастополя одновременных съёмок фитопланктона, микрофитобентоса и параметров среды нами показано влияние гидрохимических показателей на флористический состав и структурные характеристики сообществ микроводорослей двух биотопов в прибрежных водах Чёрного моря.

7.2. Микрофитобентос

Видовая структура. Распределение видов микрофитобентоса (эпизоона мидий) Казачьей бухты изменяется в зависимости от сезона года и глубины обитания. Начало марта мы отнесли к зиме, поскольку температура воды составляла 6,8°C и была близка к таковой января – февраля (6 – 6,9°C). В результате выделены сезонные комплексы массовых видов диатомовых водорослей (табл. 63).

Зимний (с декабря по начало марта) комплекс микрофитобентоса включает 27 видов диатомовых (табл. 63). Количество видов уменьшается от 23 видов, найденных на глубине 0,5 м, до 16 видов – на 4,5 м. Сообщество отличается значительным видовым разнообразием колониальных форм водорослей родов *Gomphonemopsis*, *Striatella*, *Berkeleya*, *Navicula*, *Tryblionella*, *Tabularia* и др. В это время у диатомовых водорослей бентоса отмечено наибольшее количество желеобразных и других форм колоний, которые способствуют расширению и большей вместимости клеток в колонии. Кроме диатомовых, в течение сезона на всех глубинах встречаются колонии синезелёных. В зимне-весеннее время увеличивающийся световой день является важным фактором в развитии водорослей, в том числе диатомовых, что объясняет вспышку их численности, которая сопровождается весенним «цветением» прибрежных вод.

Весенний (с конца марта по май) комплекс микрофитобентоса бухты представлен 27 видами диатомовых водорослей, а также цианобактериями (табл. 63). В апреле прибрежные камни, различные виды водорослей-макрофитов и раковины мидий обильно покрыты на всех глубинах колониями *S. unipunctata*, *L. flabellata* и *L. abbreviata*, *T. fasciculata* и *B. rutilans*, а также одиночноживущими видами *A. hyalina* и *Cl. inflexa*. В мае флористическое богатство остаётся по-прежнему высоким.

Табл. 63. Сезонные комплексы массовых видов микрофитобентоса
Казачьей бухты по глубинам

Таксоны	Глубина		
	0,5 м	2,5 м	4,5 м
1	2	3	4
Зима (декабрь-начало марта)			
Диатомовые водоросли			
<i>Amphora hyalina</i>	+	+	-
<i>A. parvula</i>	+	+	-
<i>A. proteus</i>	-	-	+
<i>Berkeleya rutilans</i>	+	+	+
<i>Cocconeis costata</i>	-	+	-
<i>C. scutellum</i>	+	-	-
<i>Cylindrotheca closterium</i>	+	+	+
<i>Grammatophora marina</i>	+	-	-
<i>Gomphonema sp.</i>	+	-	-
<i>Gyrosigma tenuissimum</i>	+	+	+
<i>Halamphora coffeiformis</i>	+	+	+
<i>Licmophora abbreviata</i>	+	+	-
<i>L. dalmatica</i>	+	+	-
<i>L. flabellata</i>	+	-	+
<i>Navicula ammophila</i> var. <i>intermedia</i>	+	-	+
<i>N. directa</i>	+	-	+
<i>N. ramosissima</i>	+	+	+
<i>Nitzschia hybrida</i> f. <i>hyalina</i>	+	+	+
<i>N. lanceolata</i>	+	+	-
<i>N. rupestris</i>	+	+	+
<i>N. tenuirostris</i>	+	-	-
<i>Pleurosigma angulatum</i>	-	-	+
<i>Rhoicosphenia marina</i>	-	-	+
<i>Seminavis ventricosa</i>	-	-	+
<i>Sriatella unipunctata</i>	+	+	-
<i>Tabularia fasciculata</i>	+	+	+
<i>Trachyneis aspera</i>	+	+	-
Цианобактерии	+	+	+
Итого:	23	17	16
Весна (конец марта-май)			
Диатомовые водоросли			
<i>Achnanthes brevipes</i>	+	-	-
<i>A. longipes</i>	+	-	-
<i>Ardissonea baculus</i>	+	-	-
<i>Amphora hyalina</i>	+	+	-
<i>A. parvula</i>	+	-	-
<i>Berkeleya rutilans</i>	+	+	+
<i>Cocconeis costata</i>	+	-	-
<i>Cylindrotheca closterium</i>	-	+	+
<i>Entomoneis paludosa</i>	-	-	+
<i>Falcula media</i> var. <i>subsalina</i>	+	+	-
<i>Grammatophora marina</i>	+	-	-

Продолж. табл. 63

1	2	3	4
<i>Gyrosigma tenuissimum</i>	+	+	+
<i>Halamphora coffeiformis</i>	+	-	+
<i>Licmophora abbreviata</i>	+	+	+
<i>L. flabellata</i>	+	+	+
<i>Navicula pennata</i> var. <i>pontica</i>	+	-	+
<i>N. ramosissima</i>	+	+	+
<i>Navicula</i> sp.	+	-	-
<i>Nitzschia hybrida</i> f. <i>hyalina</i>	+	+	+
<i>N. lanceolata</i>	+	+	-
<i>N. rupestris</i>	+	+	+
<i>N. tenuirostris</i>	-	+	-
<i>Parlibelus delognei</i>	-	+	-
<i>Pleurosigma elongatum</i>	-	+	+
<i>Striatella unipunctata</i>	+	+	+
<i>Tabularia fasciculata</i>	+	+	+
<i>Thalassionema nitzschioides</i>	+	-	-
Цианобактерии	-	+	-
Итого:	22	17	14
Лето (июнь-сентябрь)			
Диатомовые водоросли			
<i>Achnanthes longipes</i>	+	-	+
<i>Amphora hyalina</i>	-	+	-
<i>Ardissonea baculus</i>	+	+	-
<i>Bacillaria paxillifera</i>	+	+	+
<i>Berkeleya rutilans</i>	+	+	+
<i>Cocconeis costata</i>	+	-	-
<i>C. scutellum</i>	+	-	-
<i>Cylindrotheca closterium</i>	-	+	-
<i>Gyrosigma tenuissimum</i>	-	+	-
<i>Leptocylindrus minimus</i>	+	-	+
<i>Licmophora abbreviata</i>	+	+	-
<i>L. dalmatica</i>	+	-	-
<i>L. flabellata</i>	+	-	-
<i>Navicula ammophila</i> var. <i>intermedia</i>	+	+	+
<i>N. directa</i>	-	-	+
<i>N. pennata</i> var. <i>pontica</i>	+	+	-
<i>Nitzschia hybrida</i> f. <i>hyalina</i>	+	+	+
<i>N. lanceolata</i>	-	+	+
<i>N. rupestris</i>	-	-	+
<i>Parlibelus delognei</i>	+	+	-
<i>Pleurosigma elongatum</i>	-	+	-
<i>Seminavis ventricosa</i>	-	+	-
<i>Striatella unipunctata</i>	+	+	-
<i>Tabularia fasciculata</i>	+	+	-
Цианобактерии	+	+	+
Итого:	17	17	10

Продолж. табл. 63

1	2	3	4
Осень (октябрь-ноябрь)			
Диатомовые водоросли			
<i>Achnanthes brevipes</i>	+	-	-
<i>A. longipes</i>	+	-	-
<i>Amphora hyalina</i>	+	+	+
<i>A. parvula</i>	+	+	+
<i>A. proteus</i>	-	-	+
<i>Bacillaria paxillifera</i>	+	+	-
<i>Berkeleya rutilans</i>	+	+	+
<i>Climaconeis inflexa</i>	+	-	-
<i>Cocconeis scutellum</i>	+	-	-
<i>Cylindrotheca closterium</i>	+	+	+
<i>Falcula media</i> var. <i>subsalina</i>	+	-	+
<i>Grammatophora marina</i>	+	+	+
<i>Gyrosigma tenuissimum</i>	+	+	+
<i>Halamphora coffeiformis</i>	-	+	-
<i>Licmophora abbreviata</i>	+	+	+
<i>L. dalmatica</i>	+	+	+
<i>Navicula directa</i>	+	-	-
<i>N. pennata</i> var. <i>pontica</i>	-	+	+
<i>N. ramosissima</i>	+	+	+
<i>Nitzschia hybrida</i> f. <i>hyalina</i>	+	+	+
<i>N. lanceolata</i>	+	+	-
<i>N. rupestris</i>	+	+	+
<i>N. tenuirostris</i>	+	-	-
<i>Parlibelus delognei</i>	-	-	+
<i>Pleurosigma angulatum</i>	-	+	-
<i>Pl. elongatum</i>	-	+	-
<i>Striatella unipunctata</i>	+	-	-
<i>Trachyneis aspera</i>	+	-	+
Цианобактерии	+	+	+
Итого:	23	18	17

Летний (с июня по сентябрь) комплекс микроводорослей бентоса бухты представлен 24 массовыми формами диатомовых водорослей (табл. 63). По глубинам микрофитобентос распределён более равномерно, доминируют диатомовые *L. abbreviata*, *L. flabellata*, *B. paxillifera*, *B. rutilans*, *N. ammophila* var. *intermedia*, *N. hybrida* f. *hyalina* и цианобактерии. В июне в бентосных пробах часто регистрируются динофитовые, золотистые и гаптофитовые водоросли, которые в значительных количествах обитают в фитопланктоне бухты. В это время на поверхности различных видов водорослей-макрофитов, морских трав, на канатах и сетях вольеров с дельфинами, а порою и на самих млекопитающих животных, например на коже дельфинов, содержащихся в неволе в Океанариуме, встречаются не только диатомовые, но и гаптофитовые, и динофитовые водоросли.

Флористический состав микроводорослей, заселяющих раковины мидии Казачьей бухты на глубине 0,5, 2,5 и 4,5 м, представлен 108 таксонами водорослей (табл. 63), принадлежащих к отделам Bacillariophyta (101 вид, разновидность и форма), Dinophyta (2 видов), Haptophyta (2), Chlorophyta (1) и Cyanoprokaryota (2).

Донные диатомовые водоросли занимают ведущее место (92 вида и ввт), из них в течение года доминирует 13 видов, разновидностей и форм. Родовое обилие флоры представлено родами *Amphora* (8 видов), *Navicula* (7), *Nitzschia* (6), а также *Berkeleya*, *Cocconeis*, *Cylindrotheca*, *Falcula*, *Gomphonema*, *Gyrosigma*, *Licmophora*, *Nitzschia*, *Tabularia* (табл. VIII, X, XI, XVII). Их количество распределяется по сезонам года и глубине обитания относительно равномерно (рис. 68).

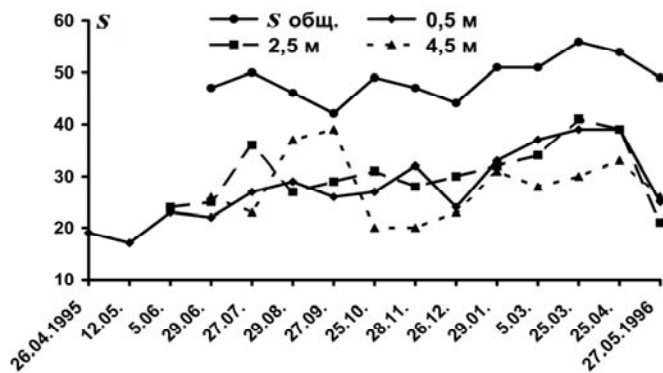


Рис. 68. Сезонная динамика обилия видов (S) микроводорослей в эпизооне мидии *Mytilus galloprovincialis* в Казачьей бухте по глубинам 0,5; 2,5 и 4,5 м

В микрофитобентосе Казачьей бухты более 10 % видов диатомовых (роды *Lyrella*, *Diploneis* и др.), единично отмеченных на поверхности субстратов, являются представителями рыхлых грунтов. Цианобактерии встречаются почти круглый год, но численно преобладают в летне-осенний период. Из динофитовых часто, но в небольших количествах встречаются представители рода *Prorocentrum*, а также зелёные микроводоросли порядка *Chloococcales*. Летом иногда в большом количестве зарегистрированы гаптофитовые водоросли *E. huxleyi* и *O. fragilis*, которые в это время особенно обильны в фитопланктоне Казачьей бухты (Рябушко и др., 2000), поэтому на малых глубинах они довольно часто встречаются и в бентосе моря.

Осенний (октябрь – ноябрь) комплекс микроводорослей характеризуется видовым составом переходного периода – от лета к зиме (с понижением температуры воды до 15°C) и представлен обилием видов диатомей ($S = 28$), сходных с другими временами года (табл. 63). В это время колонии диатомовых и цианобактерий составляют основу микрофитобентоса Казачьей бухты. На всех глубинах развиваются диатомовые: *A. hyalina*, *A. parvula*, *B. rutilans*, *C. closterium*, *G. tenuissimum*, *L. abbreviata*, *L. dalmatica*, *N. ramosissima*, *Nitzschia hybrida* f. *hyalina*, *N. rupestris* и цианобактерии. В массовых количествах встречаются *N. pennata* var. *pontica*, *P. delognei*, *Gyrosigma tenuissimum*, *Cl. inflexa*, *L. abbreviata*, а также *F. media* var. *subsalina* – довольно редкая и единственная разновидность рода *Falcula* в Чёрном море, описанная А.И. Прошкиной-Лавренко (1963а, с. 95, табл. I, 14 – 18) с глубины 11 м. В Казачьей бухте эта разновидность впервые зарегистрирована в большом количестве ($N = 32,4 \cdot 10^3$ кл.·см⁻²) на всех исследованных субстратах и глубинах, изредка встречается и в других бухтах Севастополя.

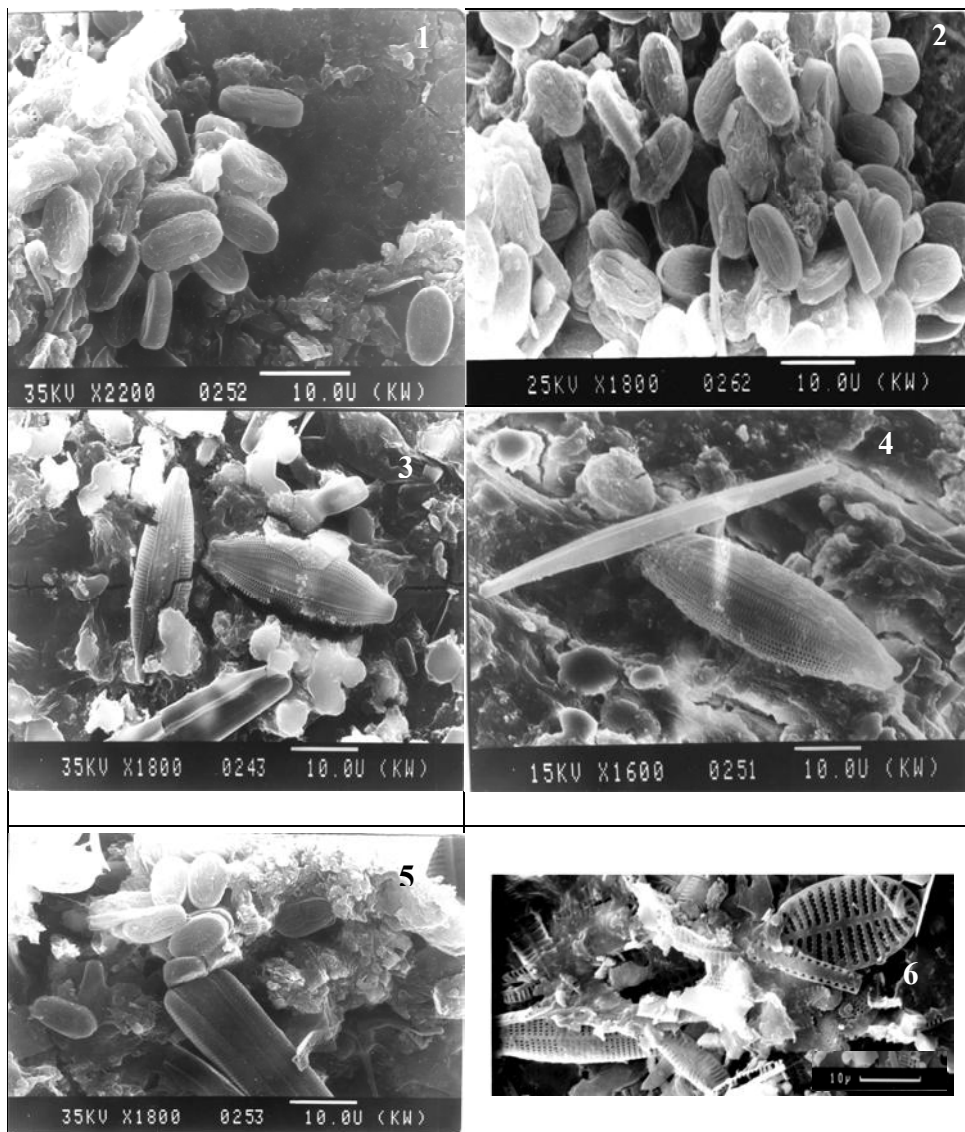


Табл. XVII. Диатомовые водоросли эпизоона мидии *Mytilus galloprovincialis*: 1, 2 – *Fallacia pygmaea*; 3, 4 – панцири *Halamphora coffeiformis*; 5 – створки *F. pygmaea* и фрагмент панциря с пояска *Berkeleya rutilans*; 6 – фрагменты створок *Navicula* sp. (внизу) и *Cocconeis costata* (вверху справа) (СЭМ, ориг.)

Динамика обилия видов, численности, биомассы и показатели видового разнообразия микрофитобентоса

Величины численности, биомассы, обилия видов и индекса видового разнообразия микроводорослей претерпевают изменения в зависимости от времени года и глубины обитания микроводорослей. В декабре все количественные показатели микрофитобентоса имеют достаточно низкие значения. Зимой в эпизооне мидии численность микроводорослей варьировала $(82,7 - 453,0) \cdot 10^3$ кл.·см⁻², а биомасса – от 0,37 до 2,28 мг·см⁻² при средних значениях соответственно $258 \cdot 10^3$ кл.·см⁻² и $0,94$ мг·см⁻² (табл. 64, рис. 69).

Табл. 64. Средние значения обилия видов (*S*), индекса видового разнообразия (*H*), численности (*N*) и биомассы (*B*) микроводорослей эпизоона мидии из Казачьей бухты

Время года	<i>T</i> , °C	<i>N</i> ·10 ³ кл.·см ⁻²	<i>B</i> , мг·см ⁻²	<i>S</i>	<i>H</i>
Зима (январь - начало марта)	6,8 – 6,9	258,0 ± 56,6 (82,7 – 453,0)	0,94 ± 0,33 (0,37 – 2,28)	77	3,44 ± 0,17
Весна (конец марта - середина мая)	7,7 – 13,9	368,4 ± 93,3 (30,9 – 830,0)	1,36 ± 0,57 (0,16 – 2,56)	74	3,57 ± 1,38
Лето (конец мая - сентябрь)	18,7 – 19,0	58,3 ± 13,3 (6,0 – 203,0)	0,21 ± 0,06 (0,038 – 0,59)	72	3,23 ± 0,21
Осень (октябрь - декабрь)	18,0 – 9,2	107,4 ± 34,1 (21,2 – 255,1)	1,85 ± 0,08 (0,03 – 0,81)	66	3,35 ± 0,26

В течение годового цикла развития микрофитобентоса отмечено сходное обилие видов по сезонам года: зимой (*S* = 77), весной (*S* = 74), летом (*S* = 72) и наименьшее осенью (*S* = 66) (табл. 65). Однако количество видов водорослей меняется от месяца к месяцу в зависимости от температуры воды и глубины обитания, так же как и характер доминирующих видов (эдификаторов сообщества), определяющих флористический состав микрофитобентоса Чёрного моря (табл. 64).

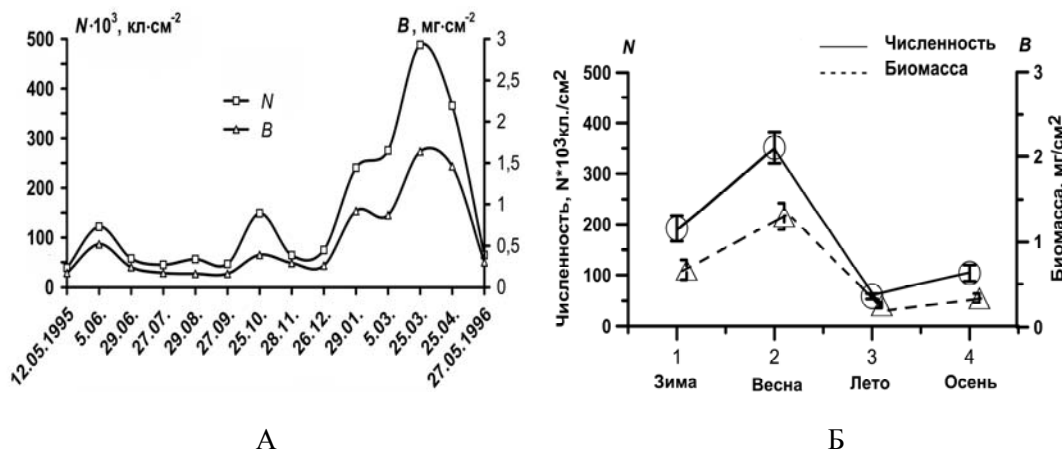


Рис. 69. Сезонная динамика средних значений численности (*N*) и биомассы (*B*) микроводорослей эпизоона *M. galloprovincialis* из Казачьей бухты в течение 1995 – 1996 гг.: А – по месяцам, Б – по сезонам года

Табл. 65. Сезонные изменения обилия видов (*S*), численности (*N*), биомассы (*B*), индекса видового разнообразия (*H*), доминирующих и субдоминирующих видов диатомовых водорослей бентоса Казачьей бухты

Дата	Глубина, м	Обилие видов (<i>S</i>)	<i>H</i>	Доминирующие и субдоминирующие виды	
				по численности (<i>N</i>)	по биомассе (<i>B</i>)
1	2	3	4	5	6
26.04.1995	0,5	19	3,54	<i>Ardissonea baculus</i> , <i>Striatella unipunctata</i>	<i>S. unipunctata</i> , <i>A. baculus</i>
12.05	0,5	15	3,56	<i>Tabularia fasciculata</i> , <i>Berkeleya rutilans</i>	<i>S. unipunctata</i> , <i>Achnanthes longipes</i>
05.06	0,5	16	2,39	<i>Cocconeis costata</i> , <i>B. rutilans</i> , <i>Navicula ammophila</i> var. <i>intermedia</i>	<i>S. unipunctata</i> , <i>A. longipes</i> , <i>N. ammophila</i> var. <i>intermedia</i> ,
«	2,5	24	3,88	<i>N. ammophila</i> var. <i>intermedia</i>	<i>Pleurosigma elongatum</i> , <i>S. unipunctata</i>
29.06	0,5	15	3,18	<i>N. ammophila</i> var. <i>intermedia</i> , <i>B. rutilans</i>	<i>N. ammophila</i> var. <i>intermedia</i> , <i>A. longipes</i>
«	2,5	18	3,11	<i>B. rutilans</i>	<i>S. unipunctata</i>
«	4,5	16	3,18	<i>B. rutilans</i> , <i>Bacillaria paxillifera</i>	<i>B. paxillifera</i> , <i>A. longipes</i>
27.07	0,5	15	3,31	<i>C. costata</i> , <i>N. ammophila</i> var. <i>intermedia</i>	<i>N. ammophila</i> var. <i>intermedia</i> , <i>A. baculus</i> , <i>S. unipunctata</i>
«	2,5	19	3,87	<i>N. ammophila</i> var. <i>intermedia</i> , <i>B. rutilans</i>	<i>N. ammophila</i> var. <i>intermedia</i> , <i>A. baculus</i>
«	4,5	13	2,96	<i>N. ammophila</i> var. <i>intermedia</i> , <i>Nitzschia rupestris</i>	<i>N. ammophila</i> var. <i>intermedia</i> , <i>N. rupestris</i>
29.08	0,5	17	3,47	<i>Navicula pennata</i> var. <i>pontica</i> , <i>Licmophora dalmatica</i> , <i>B. rutilans</i>	<i>B. paxillifera</i>
«	2,5	15	3,35	<i>N. pennata</i> var. <i>pontica</i> , <i>L. dalmatica</i> , <i>B. rutilans</i>	<i>B. paxillifera</i> , <i>Amphora hyalina</i> , <i>Seminavis ventricosa</i>
«	4,5	19	3,63	<i>Cylindrotheca closterium</i> , <i>B. rutilans</i> , <i>N. pennata</i> var. <i>pontica</i> , <i>B. paxillifera</i>	<i>N. pennata</i> var. <i>pontica</i> , <i>B. paxillifera</i> , <i>Trachyneis aspera</i>
27.09	0,5	16	3,35	<i>B. rutilans</i> , <i>B. paxillifera</i>	<i>T. aspera</i> , <i>A. longipes</i> , <i>Striatella unipunctata</i>
«	2,5	13	3,20	<i>B. paxillifera</i> , <i>Gyrosigma tenuissimum</i>	<i>G. tenuissimum</i> , <i>B. paxillifera</i>
27.09	4,5	14	3,43	<i>Navicula pennata</i> var. <i>pontica</i> , <i>G. tenuissimum</i> , <i>Grammatophora marina</i> ,	<i>Amphora proteus</i> , <i>Parlibellus delognei</i> , <i>N. pennata</i> var. <i>pontica</i>
25.10	0,5	21	3,81	<i>L. dalmatica</i> , <i>B. paxillifera</i> , <i>Climaconeis inflexa</i>	<i>B. paxillifera</i> , <i>Cl. inflexa</i> , <i>S. unipunctata</i>
«	2,5	22	3,55	<i>G. tenuissimum</i> , <i>B. rutilans</i>	<i>G. tenuissimum</i> , <i>N. rupestris</i>
«	4,5	15	3,00	<i>Falcula media</i> var. <i>subsalina</i> , <i>N. rupestris</i>	<i>N. rupestris</i> , <i>A. proteus</i>
28.11	0,5	21	3,81	<i>Licmophora abbreviata</i> , <i>N. rupestris</i>	<i>Achnanthes brevipes</i> , <i>S. unipunctata</i> , <i>N. rupestris</i>
28.11	2,5	17	3,30	<i>N. rupestris</i> , <i>B. rutilans</i> , <i>Gyrosigma tenuissimum</i>	<i>N. rupestris</i> , <i>Pleurosigma elongatum</i>

Продолж. табл. 65

1	2	3	4	5	6
«	4,5	14	3,26	<i>G. tenuissimum</i> , <i>Nitzschia rupestris</i>	<i>G. tenuissimum</i> , <i>N. rupestris</i> , <i>T. aspera</i>
26.12	0,5	15	3,12	<i>N. hybrida</i> f. <i>hyalina</i>	<i>N. hybrida</i> f. <i>hyalina</i>
«	2,5	18	3,41	<i>N. hybrida</i> f. <i>hyalina</i> , <i>B. rutilans</i>	<i>N. hybrida</i> f. <i>hyalina</i>
«	4,5	12	3,05	<i>N. hybrida</i> f. <i>hyalina</i> , <i>B. rutilans</i>	<i>Amphora proteus</i> , <i>N. hybrida</i> f. <i>hyalina</i>
29.01. 1996	0,5	22	3,41	<i>N. rupestris</i> , <i>L. abbreviata</i> , <i>T. fasciculata</i> , <i>S. unipunctata</i>	<i>N. rupestris</i> , <i>S. unipunctata</i> , <i>T. fasciculata</i>
«	2,5	23	3,48	<i>N. rupestris</i>	<i>N. rupestris</i>
«	4,5	20	3,37	<i>N. rupestris</i>	<i>N. rupestris</i>
05.03	0,5	25	3,29	<i>L. abbreviata</i> , <i>B. rutilans</i> , <i>T. fasciculata</i>	<i>L. abbreviata</i> , <i>N.</i> <i>rupestris</i> , <i>T. fasciculata</i>
«	2,5	25	3,86	<i>N. rupestris</i> , <i>B. rutilans</i>	<i>N. rupestris</i> , <i>S. unipunctata</i>
«	4,5	18	3,26	<i>N. ammophila</i> var. <i>intermedia</i> , <i>Halamphora coffeiformis</i>	<i>N. ammophila</i> var. <i>intermedia</i> , <i>L. flabellata</i>
25.03	0,5	26	3,51	<i>T. fasciculata</i> , <i>L. abbreviata</i> , <i>F. media</i> var. <i>subsalina</i>	<i>N. hybrida</i> f. <i>hyalina</i> , <i>A. brevipes</i> , <i>F. media</i> var. <i>subsalina</i>
25.03	2,5	28	3,73	<i>T. fasciculata</i> , <i>B. rutilans</i> , <i>Gyrosigma tenuissimum</i> , <i>L. abbreviata</i> , <i>A. hyalina</i>	<i>N. hybrida</i> f. <i>hyalina</i> , <i>A. hyalina</i> , <i>L. flabellata</i> , <i>Pleurosigma elongatum</i>
«	4,5	20	3,43	<i>T. fasciculata</i> , <i>B. rutilans</i>	<i>N. hybrida</i> f. <i>hyalina</i> , <i>Striatella unipunctata</i>
25.04	0,5	24	3,46	<i>Nitzschia hybrida</i> f. <i>hyalina</i> , <i>B. rutilans</i>	<i>N. hybrida</i> f. <i>hyalina</i> , <i>A.</i> <i>brevipes</i> , <i>L. flabellata</i> ,
«	2,5	33	3,99	<i>N. hybrida</i> f. <i>hyalina</i> , <i>G. tenuissimum</i>	<i>N. hybrida</i> f. <i>hyalina</i> , <i>Pleurosigma elongatum</i>
«	4,5	23	3,35	<i>N. hybrida</i> f. <i>hyalina</i> , <i>B. rutilans</i> , <i>G. tenuissimum</i>	<i>N. hybrida</i> f. <i>hyalina</i> , <i>G. tenuissimum</i> , <i>Pl. elongatum</i>
27.05	0,5	17	3,51	<i>T. fasciculata</i>	<i>T. fasciculata</i> , <i>S. unipunctata</i>
«	2,5	14	3,26	<i>Nitzschia rupestris</i> , <i>Berkeleya rutilans</i>	<i>S. unipunctata</i> , <i>Parlibellus delognei</i>
«	4,5	15	2,98	<i>N. rupestris</i> , <i>B. rutilans</i> , <i>T. fasciculata</i>	<i>N. rupestris</i> , <i>S. unipunctata</i> , <i>T. fasciculata</i>

Сезонная динамика численности и биомассы и по сезонам года и по глубинам (рис. 69 – 71) сообщества диатомовых водорослей на поверхности мидий имела сходные тенденции с таковой эпифитона грацилярии (см. гл. 5, табл. 34, 35). Пик этих значений отмечен также весной, в марте их максимальные величины составляли соответственно $830,0 \cdot 10^3$ кл.·см⁻² и $2,56$ мг·см⁻² в эпизооне мидии. По сравнению с мидией в эпифитоне грацилярии, полученные нами ранее в другой части акватории Казачьей бухты, не подверженной влиянию млекопитающих и культивируемых мидий, значения численности в 2,3, а биомассы – в 3,8 раза были ниже. Сравнение численности диатомовых ($22,7 - 46,7 \cdot 10^4$ кл.·см⁻²), обнаруженных на поверхности мидии из Севастопольской бухты на глубине 0,5 м (Неврова, 1998) и румынского сектора Чёрного моря ($9,2 - 11,5 \cdot 10^3$ кл.·см⁻² на глубине 8 – 12 м

(Bodeanu, Gomoiu, 1964), с нашими данными показало, что вблизи вольеров с млекопитающими Океанариума и мидийной фермы численность микроводорослей значительно выше.

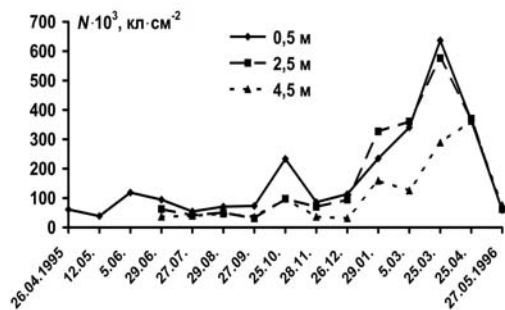


Рис. 70. Сезонная динамика численности (N) микроводорослей эпизоона мидии из Казачьей бухты на глубинах 0,5; 2,5 и 4,5 м

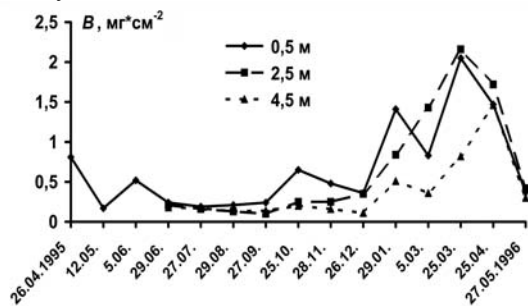


Рис. 71. Сезонная динамика биомассы (B) микроводорослей эпизоона мидии из Казачьей бухты на глубинах 0,5; 2,5 и 4,5 м

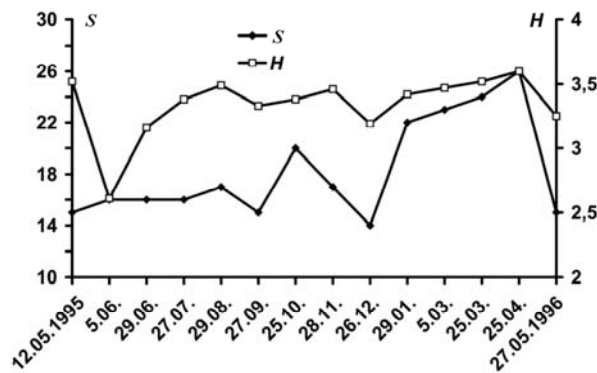


Рис. 72. Сезонная динамика средних значений обилия видов (S) и индекса Шеннона (H) микроводорослей эпизоона мидии из Казачьей бухты Чёрного моря

Анализ видовой структуры сообщества диатомовых водорослей по индексу Шеннона показал, что его значения коррелируют с сезонными изменениями температуры воды и глубиной обитания, достигая максимума ($H = 4,25$) в апреле при $10,5^{\circ}\text{C}$ на глубине 2,5 м и минимума ($H = 1,91$) в июне при $T = 21^{\circ}\text{C}$ на глубине 0,5 м. Однако по сезонам года, независимо от глубины, средние величины имеют близкие значения (табл. 65, рис. 72). Максимальные значения индекса видового разнообразия для весенних месяцев составляют для мидий и грацилярий соответственно $H = 4,25$ и $H = 3,65$. Вероятно, метаболиты млекопитающих и биогенные элементы, поступающие от культивируемой мидии, способствуют увеличению видового разнообразия донных диатомей и их количественных показателей в локальных местах Государственного заказника «Бухта Казачья».

Таким образом, повышенная концентрация растворённых органических веществ в акватории Океанариума оказывает существенное влияние на биоразнообразие, количественные показатели и структурные характеристики микрофитобентоса, которые возрастают в 2 раза по сравнению с другими акваториями бухты.

Размерная структура диатомового сообщества

При изучении пространственно-временной структуры микрофитобентоса важной и достаточно информативной характеристикой является размерный спектр его составляющих. Размеры клеток микроводорослей используются в систематике в качестве диагностического признака. Показано, что эвтрофирование и увеличенное содержание биогенных элементов в воде приводят к увеличению размеров клеток (длины, диаметра, объема) и замедлению процесса размножения диатомовых водорослей (Нестерова, 1981; Рошин, 1982; Нестерова, Василенко, 1986; Кустенко, 1991). Динамику изменения размеров клеток у некоторых планктонных водорослей связывают с варьированием сезонных факторов среды: «размеры клеток отражают условия существования вида» (Нестерова, Василенко, 1986; стр. 21). Сезонные изменения численности и размерной структуры популяций диатомовых водорослей регулируются адаптациями жизненного цикла к сезонным изменениям факторов среды.

Клетки диатомовых водорослей значительно различаются размерами внутри одного вида, поэтому в этой группе водорослей выделяют большое количество внутривидовых таксонов в зависимости от формы и размеров клеток. Для понимания особенностей формирования видового разнообразия микроводорослей необходимы знания о физиологических процессах, происходящих у видов. При размножении у диатомей кремневый панцирь не растягивается, поэтому в результате деления клетки он достигает предельных для данного вида мелких размеров, после чего происходит образование ауксоспоры, сопровождаемое редуцированным половым процессом. В ауксоспоре образуется новая вегетативная клетка, по своим размерам в 2 – 3 раза превышающая инициальную клетку (Прошкина-Лавренко, 1961). С накоплением сведений об изменчивости и экологии видов стали выделять полиморфные виды, у которых клетки в колониях различаются по форме и размерам, например некоторые виды *Melosira*. Нечто подобное мы наблюдали у пеннатной диатомовой водоросли рода *Achnanthes* в водах Антарктики.

Одной из особенностей жизненного цикла диатомей является вегетативный способ укрупнения клеток, который исследователи порою принимают за ауксоспорообразование, поскольку известно, что в период вегетативного размножения клетки уменьшаются в размерах и восстанавливают первоначальные размеры за счёт ауксоспор, возникновению которых предшествует половой процесс (Drebes, 1977; Рошин, 1994; Георгиева, Сеничкина, 1996). Ряд работ посвящён выяснению условий, при которых происходит укрупнение клеток планктонных (Кустенко, 1991) и бентосных (Рошин, 1982; Рошин, Чепурнов, 1992) диатомовых водорослей в природных и клональных популяциях.

Отмечено, что вегетативное укрупнение клеток у черноморской водоросли *Achnanthes longipes* может способствовать сохранению лучших сочетаний генов, обеспечивая неизменность генотипа в последовательности малых циклов. В этом заключается очевидное преимущество сочетания ауксоспорообразования и вегетативного укрупнения клеток в жизненном цикле данного вида (Рошин, Чепурнов, 1992). Изучение роста, размножения, годового цикла и сезонной изменчивости длины створок морских бентосных диатомей показало, что в природных условиях изменения длины створки связаны с половым процессом (Давидович, 1994).

При длительном размножении планктонных диатомовых после облучения клеток прямой солнечной радиацией происходит увеличение продолжительности вегетативной стадии жизненного цикла, сокращение периодов аукоспорообразования, зарождение аномальных аукоспор, образование вегетативных клеток с изменённой формой створок и увеличенным диаметром панциря (Кустенко, 1991). Наиболее чувствительными являются ранние стадии митотического деления клетки, а воздействие неблагоприятных факторов среды (например, нефти) на диатомовые водоросли наиболее опасно на этапе аукоспорообразования. Отмечено, что летом наблюдается высокая скорость репродукции диатомовых с небольшой биомассой, а зимой скорость репродукции ниже при высокой биомассе водорослей (Castenholz, 1963).

В прибрежной зоне моря на каменистых, рыхлых грунтах и иных природных и искусственных субстратах встречается множество микроводорослей, которые из-за мелких размеров очень трудно идентифицировать до вида в световом микроскопе. Размерный состав популяций диатомовых водорослей микрофитобентоса исследован крайне слабо. Данные по соотношению размеров мелких и крупных клеток микроводорослей между собой в сезонном аспекте отсутствуют, а роль мелких клеток (менее 20 мкм) диатомовых в продукции бентоса морей, а также как важного пищевого объекта многих донных беспозвоночных и рыб, недоучитывалась.

Нами впервые изучена сезонная динамика размерной структуры сообществ диатомовых водорослей на примере эпизоона мидии из Казачьей бухты (табл. 66).

Табл. 66. Размерная структура диатомовых водорослей микрофитобентоса Казачьей бухты по сезонам года

Сезон года	Размерная группа, мкм	Глубина						Среднее кол-во клеток	%
		0,5 м		2,5 м		4,5 м			
		Кол-во клеток	%	Кол-во клеток	%	Кол-во клеток	%		
Зима	<20	117	11,7	96	9,9	119	21,8	111	13,3
	20 - 60	707	70,8	596	61,7	288	52,7	530	63,3
	60 - 100	134	13,4	157	16,3	87	15,8	126	15,8
	100 - 200	40	4,1	112	11,6	53	9,7	68	8,2
	>200	-	-	5	0,5	-	-	2	0,2
	Всего:	998	100	966	100	547	100	837	100
Весна	< 20	131	13,8	167	6,5	213	14,4	170	10,2
	20 - 60	499	52,7	1171	45,6	821	55,4	830	49,8
	60 - 100	189	19,9	962	37,5	316	21,3	489	29,4
	100 - 200	127	13,4	266	10,4	133	8,9	175	10,5
	>200	2	0,2	-	-	-	-	1	0,1
	Всего:	948	100	2566	100	1483	100	1665	100
Лето	< 20	201	41,4	66	21,1	35	12,6	101	28,1
	20 - 60	203	41,8	180	57,5	197	71,2	193	53,8
	60 - 100	35	7,2	32	10,2	28	10,1	32	8,9
	100 - 200	37	7,6	35	11,2	17	6,1	30	8,4
	>200	10	2	-	-	-	-	3	0,8
	Всего:	486	100	313	100	277	100	359	100
Осень	< 20	151	23,3	51	12,3	55	19,2	86	19,2
	20 - 60	345	53,3	239	57,7	143	49,8	242	53,9
	60 - 100	51	7,9	40	9,7	8	2,8	33	7,3
	100 - 200	100	15,5	84	20,3	81	28,2	88	19,6
	>200	-	-	-	-	-	-	-	-
	Всего:	647	100	414	100	287	100	111	100

Объём выборки составил около 10 тыс. клеток. При анализе размерной структуры диатомового сообщества микрофитобентоса установлено, что в течение года основной вклад вносят колонии диатомей *Grammatophora*, *Berkeleya*, *Navicula*, *Nitzschia*, *Parlibelus*, *Tabularia*, *Striatella*, *Licmophora*, а также одиночноживущие виды *Amphora*, составляющие зимой, летом и осенью около 20 – 40 % и более, но преобладают мелкоклеточные водоросли I и II размерных групп (табл. 66, рис. 73).

В летний сезон в формировании размерной структуры и количественных показателей численности и биомассы микрофитобентоса существенный вклад вносят в основном колониальные диатомеи *Achnanthes*, *Ardissonia*, *Bacillaria*, *Berkeleya*, *Striatella*, а также представители одиночноживущих видов *Nitzschia* spp. и *Navicula* spp. При летней стратификации вод структуру сообществ микрофитобентоса пополняют некоторые виды планктонных диатомовых водорослей родов *Thalassionema*, *Pseudosolenia*, *Leptocylinndrus*, *Skeletonema*, а также цианобактерии и одиночные клетки гаптофитовых водорослей, осевшие на дно. Осенью микрофитобентос формируется под влиянием тех же видов водорослей, регистрируемые в предыдущие сезоны. В этот период превалируют мелкие клетки I и II групп (более 70 %), которые представлены в основном видами *Amphora*, *Licmophora*, *Navicula*, *Nitzschia*, *Achnanthes*, *Grammatophora*. Более крупные клетки III и IV групп, размером от 60 до 200 мкм, составляют около 30 %. Для зимних месяцев характерно преобладание клеток II размерной группы (рис. 73). Доля клеток размером от 60 до 200 и более мкм (группы III, IV) зимой и осенью составляют более 70 %, весной – 60 %, летом – более 80 %.

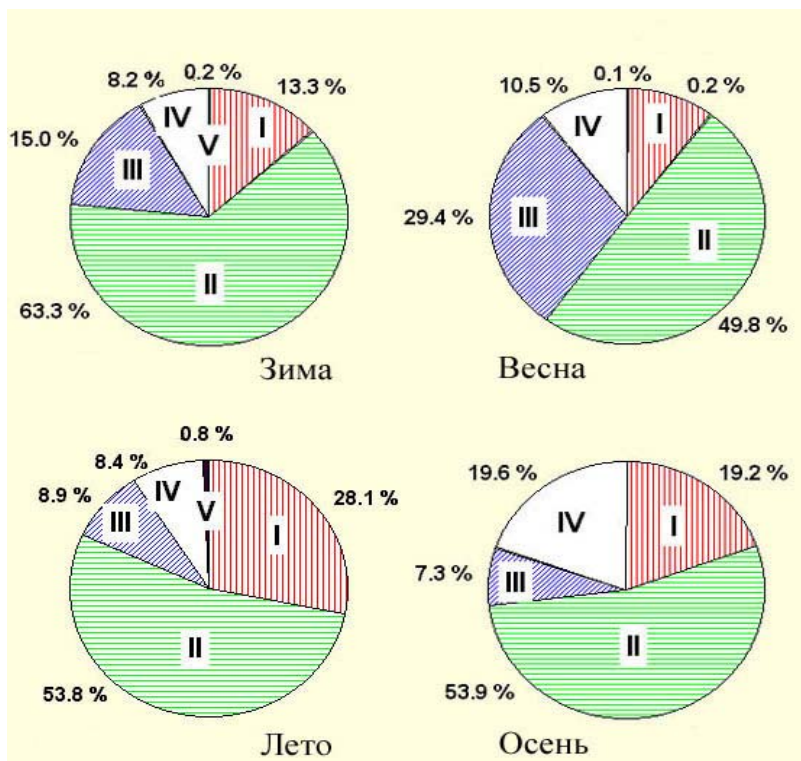


Рис. 73. Размерная структура диатомового сообщества микрофитобентоса по сезонам года: I – менее 20, II – 20 – 59, III – 60 – 99, IV – 100 – 200, V – более 200 мкм

Анализ размерной структуры сообщества диатомовых водорослей по глубинам обитания выявил некоторые особенности (рис. 73 – 77). Мелкие клетки I и II групп (размером менее 60 мкм) приурочены к верхнему горизонту 0,5 м, но с увеличением глубины возрастает доля крупноразмерных форм *L. flabellata*, *Amphora angusta*, *Navicula directa*, *Pleurosigma angulatum*. Клетки более 200 мкм (0,5 %) отмечены только на глубине 2,5 м. С глубиной возрастает роль представителей родов *Achnanthes*, *Ardissona*, *Cylindrotheca*, *Gyrosigma*, *Striatella*, *Pleurosigma* и крупноклеточного вида *L. flabellata*, которые составляют более 30 % общего их числа.

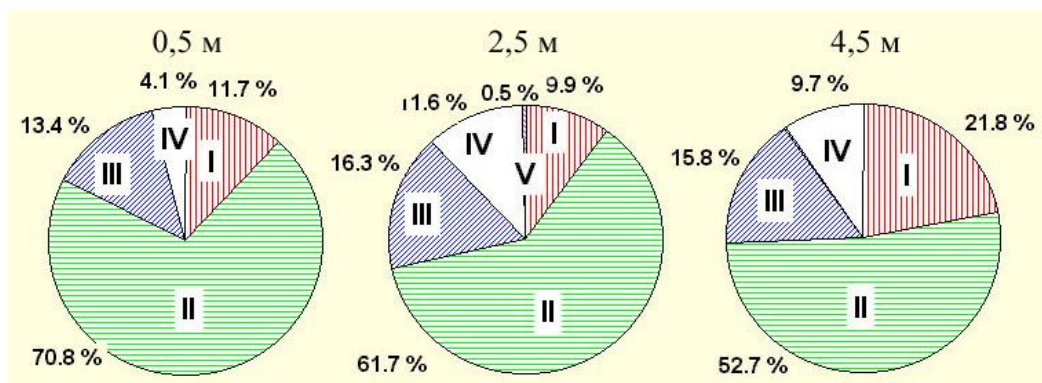


Рис. 74. Размерная структура диатомового сообщества зимнего микрофитобентоса по глубинам 0,5; 2,5 и 4,5 м: I группа – менее 20, II – 20 – 59, III – 60 – 99, IV – 100 – 200, V – более 200 мкм

Весеннее сообщество микрофитобентоса по глубинам характеризуется более равномерным распределением мелких водорослей (до 60 мкм) (рис. 69).

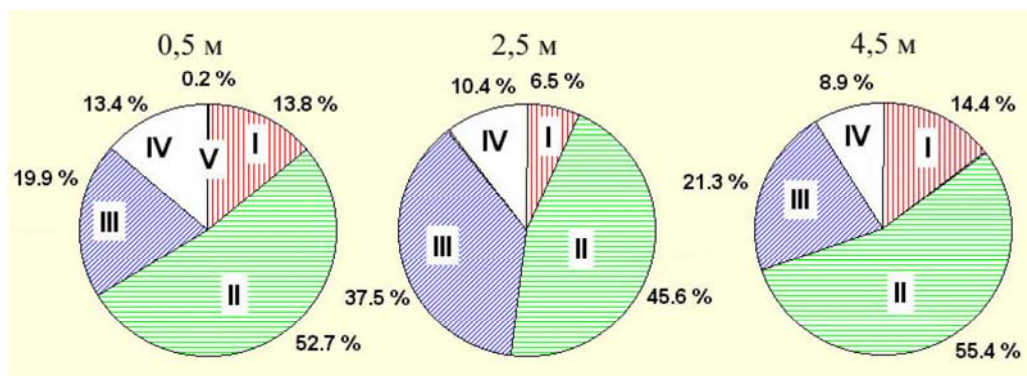


Рис. 75. Размерная структура диатомового сообщества весеннего микрофитобентоса по глубинам 0,5; 2,5 и 4,5 м (условные обозначения см. на рис. 73)

В структуре летнего сообщества микрофитобентоса преобладает II размерная группа (клетки размером менее 60 мкм), которые на всех глубинах составляют более 80 % их общего количества, но на глубине 0,5 м увеличивается доля мелкоклеточных водорослей I группы (рис. 76). Летом, по сравнению с предшествующими сезонами года, в период усиленной элиминации водорослей-макрофитов и возрастания содержания биогенных элементов в море на малых

глубинах происходит увеличение количества клеток (до 2 %) размером более 200 мкм, которые практически не встречались на бóльших глубинах (табл. 76). В это время, особенно на малых глубинах, увеличивается доля одиночноживущих подвижных и прикрепленных диатомей родов *Amphora*, *Cocconeis* и другие.

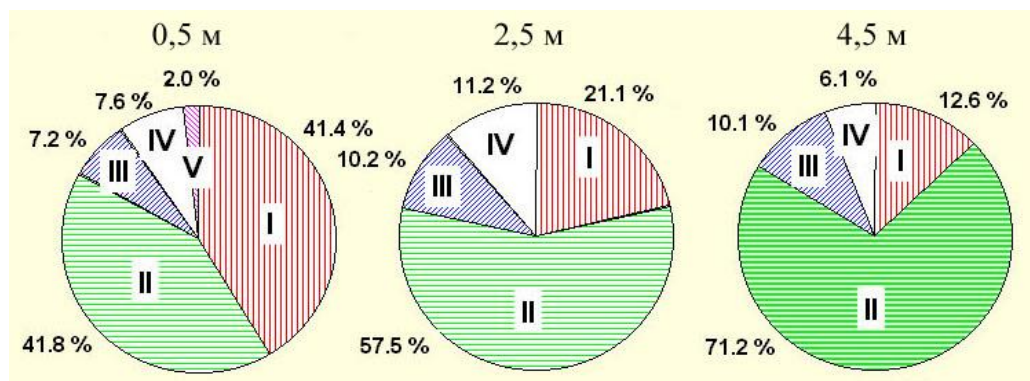


Рис. 76. Размерная структура диатомового сообщества летнего микрофитобентоса по глубинам 0,5; 2,5 и 4,5 м (условные обозначения см. на рис. 73)

Осенью преобладают виды также II размерной группы с наибольшей встречаемостью на глубине 2,5 м (рис. 77). В это время с увеличением глубины все большую роль в размерной структуре микрофитобентоса играют диатомовые водоросли родов *Gyrosigma*, *Navicula*, *Nitzschia* и другие. Клетки размером более 200 мкм в этот сезон не отмечены.

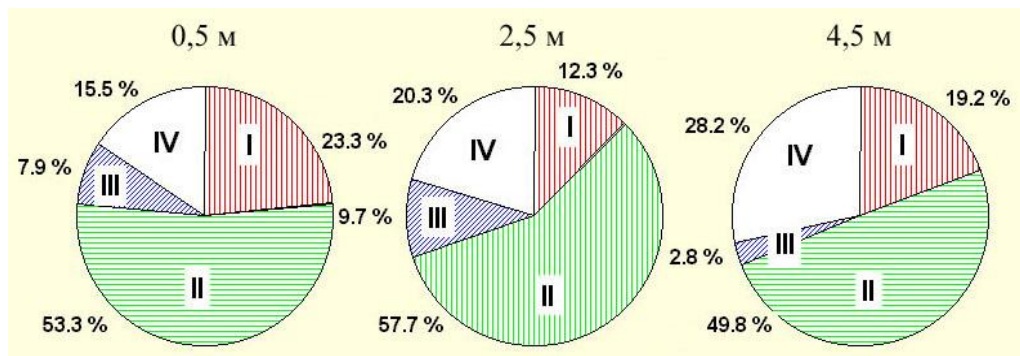


Рис. 77. Изменение размерной структуры диатомового сообщества осеннего микрофитобентоса по глубинам 0,5; 2,5 и 4,5 м в Казачьей бухте (условные обозначения см. на рис. 73)

Таким образом, в течение года в размерной структуре диатомового сообщества микрофитобентоса Чёрного моря преобладают виды водорослей, имеющих размерный ряд от 20 до 60 мкм, что характерно в целом для разных регионов Чёрного моря, и как отмечено ранее для бентоса прибрежных районов Японского моря (Рябушко, 1986).

7.3. Фитопланктон

Фитопланктон является важным компонентом водных экосистем, вносящий существенный вклад в кислородный режим планеты, показателем трофности, качества и продуктивности водоёмов, пищевым объектом многих видов гидробионтов. Фитопланктон морей умеренных широт представлен водорослями отделов Bacillariophyta, Chlorophyta, Chrysophyta, Cryptophyta, Cyanoprokaryota, Dinophyta, Nartophyta, Raphidophyta и др. Многие исследователи отмечали, что диатомовые и динофитовые водоросли являются постоянно присутствующими, а в отдельные сезоны года – господствующими группами фитопланктона. Сезонную смену систематического состава и интенсивности развития черноморского фитопланктона объясняли преобладанием доминирующих групп водорослей – диатомовых в холодное время года и динофлагеллят – в летний сезон (Морозова-Водяницкая, 1940). Больше всего видов диатомовых водорослей отмечено в мелководных прибрежных районах моря.

Экспериментальные исследования показали, что многие диатомовые водоросли предпочитают воду, обогащённую органическим веществом, и способны переходить от автотрофного на гетеротрофный и миксотрофный типы питания. Наибольшее развитие они имеют в тёплый сезон, который для прибрежных вод Крыма и Кавказа длится с мая по сентябрь.

При исследовании видового состава и количественных характеристик фитопланктона отбор воды производили с помощью шлангового пробоотборника, разработанного и изготовленного В.И. Рябушко, используя для подачи воды на поверхность принцип перепада давления (рис. 78). Отбор проб фитопланктона и гидрохимических показателей воды производили в Казачьей бухте с мостков вольеров, опуская в воду на заданную глубину груз на маркированном фале с закреплённым на нём шланге.

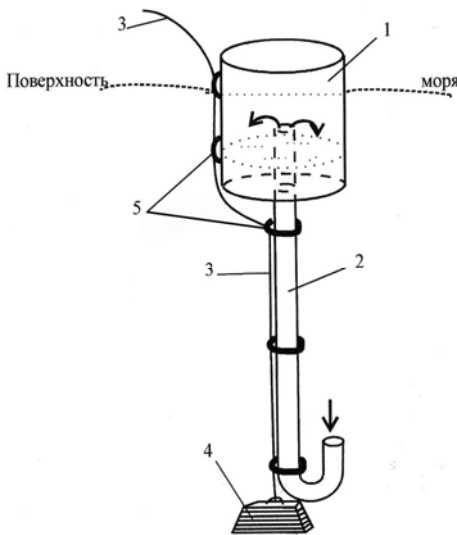


Рис. 78. Пробоотборник воды:

- 1 – мерный цилиндр;
- 2 – шланг;
- 3 – мерный фал;
- 4 – груз;
- 5 – крепежные кольца

Дно мерного цилиндра опускали ниже поверхности воды в море. Верхняя часть цилиндра находилась над поверхностью моря в положении, чтобы в него не заплёскивалась вода. Из-за перепада давления вода из глубины поступала через шланг в рабочий объём пробоотборника в количестве 3 – 4 л. Цилиндр поднимали над поверхностью моря, предварительно пережав шланг, и сливали воду, которая

поступала в рабочий объём из шланга при погружении груза. При этом конец шланга оставался на заданной глубине. Воду, отобранную при повторном заполнении мерного цилиндра, использовали для гидрохимических и гидробиологических

анализов. Вначале пробы собирали у поверхности, а затем переходили к более низким горизонтам, чтобы не было перемешивания воды в результате вертикального перемещения пробоотборника. При исследовании фитопланктона пробу воды объемом 1,5 л концентрировали на воронке обратной фильтрации с использованием ядерных (нуклеопоровых) фильтров диаметром пор 1 мкм. Пробы фиксировали 1 мл раствора Люголя и 2 мл 4 % формалина.

Видовая структура фитопланктона

Исследование видового состава фитопланктона Казачьей бухты проводили одновременно с таковым микрофитобентоса. Обнаружено 74 вида и ввт микроводорослей, принадлежащих к отделам Dinophyta – 37 видов, 16 родов, Bacillariophyta – 27 видов, 1 разновидность, 18 родов, Harpophyta – 9 видов, 9 родов (табл. 67). Наибольшее число видов принадлежит в роде *Chaetoceros* – 7. Из динофитовых ведущее место занимают роды *Gymnodinium* – 6, *Protoperidinium* – 5 и *Prorocentrum* – 4 вида. Из гаптофитовых наиболее распространенными в Чёрном море являются гаптофитовые *O. fragilis* и *E. huxleyi*, динофлагелляты *G. fusiforme*, *P. cordatum*, *P. micans* и диатомея *Th. nitzschoides*, встречающиеся в фитопланктоне Казачьей бухты круглогодично на всех исследованных глубинах.

Зимний комплекс фитопланктона Казачьей бухты характеризуется бедным видовым составом; обнаружено 26 видов микроводорослей, из них 13 видов диатомовых, 11 – динофитовых и 2 вида гаптофитовых (табл. 67). Весной с ростом температуры воды количество видов увеличивается с глубиной и колеблется от 21 до 28 видов, из них 11 общих видов встречено на всех глубинах. Динофитовые и диатомовые водоросли найдены приблизительно в равных количествах. Среди диатомовых появляются виды *Chaetoceros affinis*, *Ch. socialis*, *Ch. curvisetus*, увеличивается число динофитовых родов *Protoperidinium*, *Gyrodinium*, *Glenodinium*.

Летний фитопланктон характеризуется высоким видовым разнообразием (59 видов), различающимся распределением по глубинам: на 0,5 м – 32, на 2,5 м – 43 и на 4,5 м – 29 видов (табл. 67). По-прежнему ведущими группами фитопланктона являются динофитовые (29 видов) и диатомовые (23) водоросли. Летом найдено наибольшее количество гаптофитовых и золотистых водорослей (7 видов). На всех исследованных глубинах встречалась *E. huxleyi*. Среди массовых видов преобладали динофитовые *Prorocentrum* spp., *Ceratium* spp., *S. trochoidea*. В конце лета (август – сентябрь) происходит дальнейшая смена видов с преобладанием диатомей *Cerataulina pelagica*, *Pseudosolenia calcar-avis*, *Proboscia alata*, *Leptocylindrus danicus* и др.

Осенний фитопланктон по видовому составу близок к зимнему и представлен в основном круглогодично встречающимися видами. Обнаружено 30 видов, из них 17 видов динофитовых, 11 – диатомовых (табл. 67). Общее количество видов микроводорослей сокращается с глубиной от 20 видов до 12. На всех глубинах встречено 6 общих видов. Наиболее массовыми являются диатомея *P. alata*, *Th. nitzschoides* и динофлагеллята *P. cordatum*. Наряду с массовыми и доминирующими видами, отмечены редкие виды динофлагеллят: *Lingulodinium polyedra*, *Amphidinium extensum*, *Dinophysis ovata*, *Gymnodinium lacustre*, встреченные весной и летом в единичных экземплярах; некоторые из них являются токсичными и потенциально опасными водорослями (Рябушко, 2003б).

Табл. 67. Сезонные комплексы фитопланктона Казачьей бухты по глубинам

Таксон	Глубина, м		
	0,5	2,5	4,5
1	2	3	4
Зима			
Bacillariophyta			
<i>Chaetoceros curvisetus</i>	-	+	-
<i>Cyclotella choctawhatcheeana</i>	-	+	-
<i>Entomoneis paludosa</i>	-	-	+
<i>Licmophora abbreviata</i>	*	*	*
<i>Navicula pennata</i> var. <i>pontica</i>	+	+	+
<i>Nitzschia longissima</i>	-	-	+
<i>N. tenuirostris</i>	+	+	+
<i>Pleurosigma elongatum</i>	-	-	+
<i>Proboscia alata</i>	-	-	+
<i>Pseudo-nitzschia delicatissima</i>	-	+	+
<i>P. seriata</i>	*	*	*
<i>Skeletonema costatum</i>	*	*	+
<i>Thalassionema nitzschioides</i>	+	+	*
Dinophyta			
<i>Heterocapsa triquetra</i>	-	+	-
<i>Glenodinium</i> sp.	+	-	-
<i>Gymnodinium najadeum</i>	+	-	-
<i>G. kowalevskii</i>	-	-	+
<i>G. simplex</i>	+	-	-
<i>Gymnodinium</i> sp.	-	+	-
<i>Gonyaulax minima</i>	+	-	-
<i>Gyrodinium fissum</i>	-	+	-
<i>G. fusiforme</i>	*	+	+
<i>Prorocentrum cordatum</i>	+	+	+
<i>P. micans</i>	-	*	-
Haptophyta			
<i>Calyptrosphaera oblonga</i>	-	-	*
<i>Oolithotus fragilis</i>	+	-	+
Итого:	13	15	16
Весна			
Bacillariophyta			
<i>Cerataulina pelagica</i>	-	+	+
<i>Chaetoceros affinis</i>	-	-	+
<i>Ch. compressus</i>	+	-	-
<i>Ch. curvisetus</i>	+	+	+
<i>Ch. diversus</i>	+	-	+
<i>Entomoneis paludosa</i>	-	-	+
<i>Licmophora abbreviata</i>	+	+	*
<i>Leptocylindrus minimus</i>	-	-	+
<i>Navicula pennata</i> var. <i>pontica</i>	+	+	+
<i>Nitzschia longissima</i>	+	-	-
<i>N. tenuirostris</i>	+	+	+
<i>Pleurosigma elongatum</i>	-	-	+

Продолж. табл. 67

1	2	3	4
<i>Proboscia alata</i>	-	-	+
<i>Pseudo-nitzschia delicatissima</i>	+	+	*
<i>P. seriata</i>	*	*	*
<i>Skeletonema costatum</i>	+	*	+
<i>Striatella interrupta</i>	-	+	+
<i>Thalassionema nitzschioides</i>	-	+	+
Dinophyta			
<i>Amphidinium longum</i>	-	-	+
<i>A. operculatum</i>	-	-	+
<i>Dinophysis pulchella</i>	-	+	-
<i>Heterocapsa triquetra</i>	-	-	+
<i>Glenodinium lenticula</i>	-	+	-
<i>G. pilula</i>	+	-	-
<i>Glenodinium sp.</i>	-	-	+
<i>Gonyaulax minima</i>	-	-	+
<i>G. spinifera</i>	+	-	-
<i>Gymnodinium lacustre</i>	+	-	-
<i>Gyrodinium fusiforme</i>	+	+	+
<i>Lingulodinium polyedra</i>	-	-	+
<i>Oxytoxum longum</i>	-	-	+
<i>Prorocentrum compressum</i>	+	-	-
<i>P. cordatum</i>	+	+	+
<i>P. micans</i>	-	+	-
<i>Protoperidinium bipes</i>	+	-	-
<i>Protoperidinium crassipes</i>	+	-	-
<i>P. globolus</i>	-	*	-
<i>P. steinii</i>	+	+	-
<i>Scrippsiella trochoidea</i>	*	+	+
Chrysophyta			
<i>Acanthoica acanthos</i>	+	-	-
<i>Deutschlandia stenophylla</i>	-	-	+
Haptophyta			
<i>Emiliania huxleyi</i>	+	+	+
<i>Oolithotus fragilis</i>	+	+	-
<i>Syracosphaera subsalsa</i>	-	+	-
Итого:	23	21	28
Лето			
Bacillariophyta			
<i>Cerataulina pelagica</i>	-	+	*
<i>Chaetoceros affinis</i>	*	*	*
<i>Ch. compressus</i>	+	-	-
<i>Ch. curvisetus</i>	*	*	*
<i>Ch. diversus</i>	-	+	-
<i>Ch. lacinosus</i>	+	+	+
<i>Ch. socialis</i>	-	+	*
<i>Chaetoceros sp.</i>	-	+	-
<i>Coscinodiscus granii</i>	-	*	-
<i>Coscinodiscus sp.</i>	-	+	-

Продолж. табл. 67

1	2	3	4
<i>Cylindrotheca closterium</i>	+	-	-
<i>Diatoma tenue</i>	-	-	+
<i>Entomoneis paludosa</i>	-	+	-
<i>Leptocylindrus danicus</i>	+	+	+
<i>Navicula pennata</i> var. <i>pontica</i>	+	-	-
<i>Nitzschia longissima</i>	-	+	-
<i>N. tenuirostris</i>	+	+	+
<i>Proboscia alata</i>	+	+	*
<i>Pseudo-nitzschia delicatissima</i>	+	+	+
<i>P. seriata</i>	-	*	+
<i>Pseudosolenia calcar-avis</i>	*	*	*
<i>Skeletonema costatum</i>	-	-	+
<i>Thalassionema nitzschioides</i>	*	*	*
Dinophyta			
<i>Amphidinium extensum</i>	-	-	+
<i>Amphidinium longum</i>	-	+	-
<i>Ceratium furca</i>	+	+	*
<i>Ceratium fusus</i>	*	-	-
<i>C. tripos</i>	+	*	-
<i>Dinophysis caudata</i>	-	+	-
<i>D. ovata</i>	-	+	-
<i>Dinophysis pulchella</i>	-	+	-
<i>Heterocapsa triquetra</i>	+	+	+
<i>Glenodinium paululum</i>	+	-	-
<i>G. pilula</i>	+	+	+
<i>Glenodinium</i> sp.	-	+	-
<i>Gonyaulax minima</i>	+	-	-
<i>G. spinifera</i>	-	+	-
<i>Gymnodinium najadeum</i>	-	-	+
<i>G. simplex</i>	-	*	+
<i>Gymnodinium</i> sp.	+	+	-
<i>Gyrodinium fissum</i>	-	-	+
<i>G. fusiforme</i>	+	+	*
<i>G. pingue</i>	+	-	-
<i>Oxytoxum longum</i>	-	+	-
<i>Protoperidinium crassipes</i>	-	+	-
<i>P. steinii</i>	+	+	-
<i>Protoperidinium</i> sp.	-	-	+
<i>Prorocentrum compressum</i>	+	+	-
<i>P. cordatum</i>	+	*	+
<i>P. lima</i>	-	+	-
<i>P. micans</i>	+	+	-
<i>Scrippsiella trochoidea</i>	+	*	+
Chrysophyta			
<i>Acantoica acanthos</i>	+	*	+
Ochromphyta			
<i>Dictyocha speculum</i>	+	-	-

Продолж. табл. 67

1	2	3	4
Haptophyta			
<i>Calyptrosphaera oblonga</i>	-	+	-
<i>Emiliana huxleyi</i>	*	*	*
<i>Oolithotus fragilis</i>	+	+	+
<i>Pontosphaera echinofera</i>	-	-	+
<i>Rhabdosphaera longistilis</i>	+	-	-
Итого:	32	43	29
Осень			
Bacillariophyta			
<i>Cerataulina pelagica</i>	+	*	*
<i>Chaetoceros affinis</i>	-	+	-
<i>Ch. curvisetus</i>	-	+	-
<i>Navicula pennata</i> var. <i>pontica</i>	+	*	+
<i>Nitzschia tenuirostris</i>	-	+	+
<i>Proboscia alata</i>	*	*	+
<i>Pseudo-nitzschia delicatissima</i>	+	-	-
<i>P. seriata</i>	*	-	-
<i>Pseudosolenia calcar-avis</i>	*	*	-
<i>Skeletonema costatum</i>	-	+	*
<i>Thalassionema nitzschioides</i>	*	+	+
Dinophyta			
<i>Amphidinium longum</i>	-	+	-
<i>A. operculatum</i>	-	+	-
<i>Amphidinium</i> sp.	+	-	-
<i>Ceratium furca</i>	+	-	-
<i>C. tripos</i>	-	-	+
<i>Heterocapsa triquetra</i>	-	+	+
<i>Glenodinium pilula</i>	+	-	-
<i>Glenodinium</i> sp.	-	+	-
<i>Gonyaulax minima</i>	+	-	-
<i>Gymnodinium najadeum</i>	+	-	-
<i>Gymnodinium</i> sp.	-	+	-
<i>Gyrodinium fissum</i>	-	-	+
<i>G. fusiforme</i>	-	+	+
<i>Prorocentrum compressum</i>	+	+	+
<i>P. cordatum</i>	*	*	*
<i>P. micans</i>	+	+	-
<i>Scrippsiella trochoidea</i>	+	+	-
Haptophyta			
<i>Emiliana huxleyi</i>	+	+	-
<i>Oolithotus fragilis</i>	+	+	-
Итого:	18	21	12

(*) – вид обнаружен в седиментационных ловушках.

В целом, видовое разнообразие фитопланктона бухты выше, чем микрофитобентоса. Различия заключаются в том, что основу микрофитобентоса составляют диатомовые и синезеленые (цианобактерии), встречающиеся круглогодично, а в

фитопланктоне преобладают динофитовые и диатомовые водоросли, количество которых выше в весенне-летний сезон.

Динамика численности, биомассы и показателей видового разнообразия фитопланктона

Сезонная динамика фитопланктона Казачьей бухты характеризуется двумя пиками: весенним по численности (рис. 79) и летним по биомассе (рис. 80). Средние показатели численности и биомассы диатомовых на порядок превосходят таковые динофитовых водорослей. В течение года количественные показатели фитопланктона варьируют в пределах 1 – 3-х порядков.

Максимальные значения численности ($7,3 \cdot 10^9$ кл. \cdot м $^{-3}$) и биомассы (14,4 г \cdot м $^{-3}$) зарегистрированы в апреле на глубине 0,5 м при температуре воды 10,5 $^{\circ}$ С и в августе на глубине 2,5 м при температуре воды 23,5 $^{\circ}$ С. Минимальные значения численности $16 \cdot 10^6$ кл. \cdot м $^{-3}$ и биомассы 42,7 мг \cdot м $^{-3}$ отмечены в декабре на глубине 4,5 м при 9 $^{\circ}$ С. В этот период высокую биомассу составляют крупнопанцирные диатомеи *Pseudo-nitzschia seriata* и *P. calcar-avis*. Динофитовые водоросли численно превосходят диатомовые в верхних горизонтах глубин лишь в октябре за счёт массового развития круглогодично вегетирующего *P. cordatum*, составляющего более 50 % численности других микроводорослей.

С октября по апрель доминант сообщества диатомея *Sk. costatum*, достаточно устойчивая к колебаниям освещённости и температуры воды, составляет 80 – 90 % общего фитопланктона. В Чёрном море этот вид развивается в основном в холодное время года. В феврале пик его численности достигает 2,0 – 2,5 млн кл \cdot л $^{-1}$, а биомасса – 0,877 г \cdot м $^{-3}$ (Кондратьева, 1958). В период массового развития клетки скелетонемы часто регистрируются в микрофитобентосе моря.

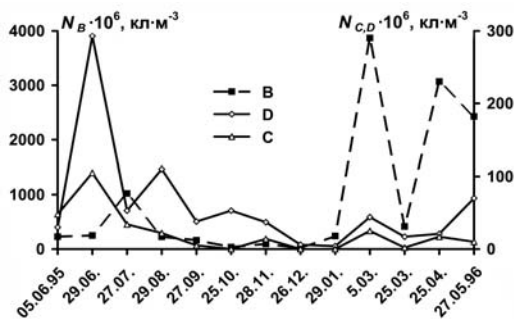


Рис. 79. Сезонная динамика численности (N) фитопланктона: B – Bacillariophyta, D – Dinophyta, C – Chrysophyta

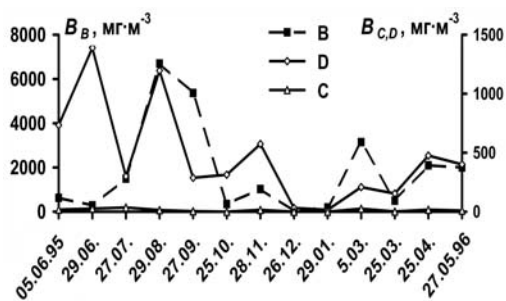


Рис. 80. Сезонная динамика биомассы (B) фитопланктона: B – Bacillariophyta, D – Dinophyta, C – Chrysophyta

Как показали лабораторные исследования, диатомовые водоросли имеют свои максимумы темпа деления клеток, которые приходится на разные месяцы (Морозова-Водяницкая, Ланская, 1959; Неврова, 1994) и совпадают с временем максимальной численности данного вида в море. Вероятно, именно поэтому микроводоросли, обладающие наиболее высокими темпами деления клеток, часто вызывают «цветение» воды в море. Общая численность фитопланктона Казачьей бухты достигает максимальных значений в весенний период за счёт диатомовых водо-

рослей (рис. 79, 80). Однако биомасса водорослей невелика из-за доминирования диатомей мелких размеров.

Наибольший поток детрита из толщи воды в грунт отмечен в марте во время зимне-весеннего "цветения" вод, вызванного массовой вегетацией диатомовых. С начала марта и до конца мая на всех глубинах монодоминантным видом остается диатомея *P. seriata*, её доля достигает от 50 до 80 % общего фитопланктона. Летом и осенью по числу видов, численности и биомассе доминируют динофитовые и золотистые водоросли. В июле – октябре на фоне низкой численности микроводорослей основной вклад в биомассу фитопланктона вносят крупноклеточные диатомеи рода *Pseudosolenia*. В летне-осенний сезон высокая биомасса образуется за счёт диатомей *Ch. curvisetus*, *Ch. affinis*, *P. calcar-avis*, *Proboscia alata*, динофитовых *Ceratium tripos* – 53,2 %, *C. furca* – 41,1 % и круглогодично вегетирующих видов *Gyrodinium* spp. – 55 %, *S. trochoidea* – 25 %. Летом в массовых количествах развиваются гаптофитовые водоросли. В июне *E. huxleyi* встречается на всех горизонтах глубин, составляя 14 – 40 % численности других микроводорослей. Этот вид является одним из массовых в фитопланктоне Чёрного моря, хотя из-за мелких размеров его биомасса не достигает больших величин (Морозова-Водяницкая, Белогорская, 1957).

Ранее было отмечено, что средняя биомасса фитопланктона в прибрежных водах Крыма в период с 1978 по 1990 гг. варьировала в пределах 44 – 537 мг·м⁻³ (Георгиева, 1993). Разброс значений численности составлял от 1 млн до 6 млрд кл·м⁻³, а значения биомассы в зависимости от состава видов изменялись в 46 раз. В последние годы наблюдается тенденция увеличения численности фитопланктона как в прибрежных, так и открытых участках моря (Георгиева, Сеничкина, 1996). Среднегодовые значения численности фитопланктона составляют 269 – 303 тыс. кл·л⁻¹, биомассы – 355 – 567 мг·м⁻³, а их предельные величины достигают 9,9 – 1 843 тыс. кл·л⁻¹ и 18,6 – 4 112 мг·м⁻³, соответственно.

Как показали наши исследования, максимальная биомасса фитопланктона Казачьей бухты (14423 мг·м⁻³) в 1,5 раза превышает биомассу (8875 мг·м⁻³) фитопланктона Севастопольской бухты (Ковалева, 1969), в то время как численность микроводорослей здесь почти в 3 раза ниже. Высокую биомассу фитопланктона Казачьей бухты можно связать с повышенным содержанием биогенных элементов в воде (Смирнова и др., 1999б; Рябушко и др., 2000). В летне-осенний сезон ведущее место по биомассе занимают крупные формы диатомовых *P. calcar-avis* и динофитовых водорослей *Ceratium tripos* и *C. fusus*. Эти виды не входят в спектр питания мидий (Миронов, 1948; Морозова-Водяницкая, 1954), хотя в желудках этого моллюска встречены обломки панцирей крупноклеточной динофлагелляты *C. tripos*. Поэтому микроводоросли, которые не востребованы консументами, могут вносить существенный вклад в «цветение» воды на фоне общей низкой численности других потребляемых компонентов фитопланктона.

Наиболее богат видами ($S = 39$) летний сезон, который характеризуется высоким видовым разнообразием микроводорослей ($H = 4,0$), отмеченным в августе при максимальной температуре воды 23,5°C (рис. 81, 82). Величины индекса видового разнообразия фитопланктона бухты хорошо коррелируют с данными сезонных изменений температуры воды в море (рис. 77).

Осенью снижение температуры воды от 19°C в конце сентября до 12°C в конце ноября влияет на видовое разнообразие прибрежного фитопланктона с

глубиной. Индекс Шеннона варьирует от $H = 3,06$ в сентябре на глубине 2,5 м до $H = 0,84$ в октябре на глубине 4,5 м.

Таким образом, индекс видового разнообразия коррелирует с сезонными изменениями температуры, достигая максимума в августе и минимума в январе, различаясь в течение года почти на порядок. На количественный и качественный состав фитопланктона значительное влияние оказывают трофические взаимоотношения между первичными продуцентами и их консументами, увеличивая или снижая интегральные характеристики отдельных компонентов фитопланктонного сообщества.

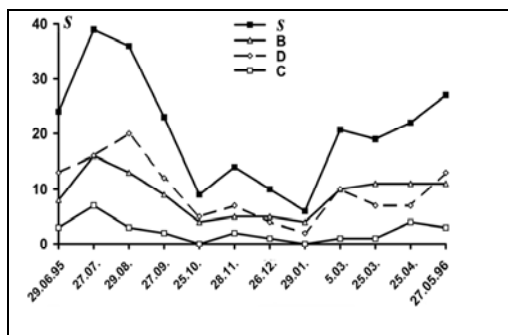


Рис. 81. Сезонная динамика обилия видов (S) фитопланктона Казачьей бухты: В – Bacillariophyta, D – Dinophyta, С – Chrysophyta

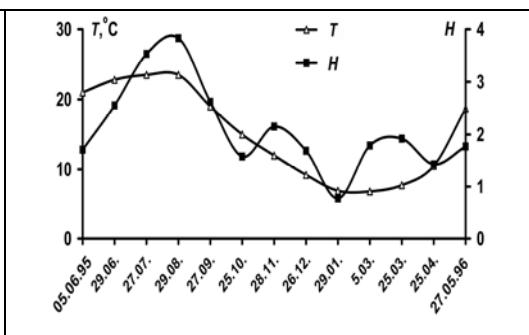


Рис. 82. Сезонная динамика индекса видового разнообразия (H) фитопланктона в зависимости от температуры (T) воды Казачьей бухты

Размерная структура фитопланктона

К изучению размерной структуры фитопланктона Чёрного моря обращались многие авторы (Белогорская, 1959; Нестерова, 1981, Нестерова, Василенко, 1986; Кустенко, 1991). Исследования морфометрических параметров клеток диатомовых водорослей в лабораторных культурах и море показали, что изменение их размеров зависит от сезона года и факторов среды. Установлено, что в ходе уменьшения размеров клеток изменяются объем и поверхность клеток (Одум, 1986).

При культивировании водорослей изменение температуры среды тормозит половое воспроизведение диатомовой водоросли *Sk. costatum* (Кустенко, 1991). Несмотря на то, что динамика размерной структуры популяций и митотическое деление клеток этого массового вида Чёрного моря различаются по годам, выявлена общая тенденция приуроченности максимума укрупнения клеток к осеннему, зимнему и ранневесеннему сезонам года.

Вслед за Г.И. Сёминой (1974) Д.А. Нестерова (1981) также считает, что «преобладание в фитопланктоне мелких видов с повышенным обменом веществ и значительной скоростью деления свойственно менее зрелому сообществу, и, наоборот, доминирование крупных форм характеризует более зрелое сообщество. Следовательно, фитопланктон, развивающийся в глубинных слоях халистатической области моря, представляет собой зрелое сообщество, а фитопланктон северо-западной части и приповерхностных горизонтов халистатической области можно охарактеризовать как незрелое сообщество, которое, вероятно, более подвержено

изменениям под влиянием различных факторов» (с. 478). При этом необходимо учитывать особый гидрохимический и гидрологический режимы приповерхностного битопа и все увеличивающееся антропогенное влияние на морскую биоту, а также трофический фактор, важность которого отмечали многие авторы.

Известно, что мелкие виды и колонии микроводорослей вносят существенный вклад в биологическую продуктивность водоемов, поскольку они имеют более высокую продукцию, по сравнению с крупными формами. Вместе с тем, они по-разному включаются в трофическую цепь (McLachlan, Lewin, 1981; Макаров и др., 1991). Мелкий фитопланктон до 50 мкм непосредственно выедается ракообразными-фильтраторами, более крупный в большей степени утилизируется бактериальным компонентом.

Ранее показано, что мелкие клетки фитопланктона развиваются в богатой биогенными элементами воде, а крупные формы, по Маргалефу, характерны для более обеднённых вод (Сёмина, 1969). По другим данным, повышенное содержание биогенных элементов приводит к увеличению размеров (объема) и замедлению процесса деления клеток планктонных диатомовых водорослей (Нестерова, 1981; Нестерова, Василенко, 1986; Кустенко, 1991). Наибольшей вариабельности подвержена длина створок, а её увеличение у некоторых планктонных видов обнаруживалось на участках моря, где возрастало содержание биогенных элементов (Зайцев, 1977).

Летом на мелководье значительное увеличение биомассы за счёт крупноклеточных форм фитопланктона, вероятно, в большей степени связано с селективным выеданием мелких клеток моллюсками-фильтраторами, в частности, мидиями. Некоторые виды фитопланктона, такие, как *Prorocentrum micans*, *Chaetoceros socialis*, *Sk. costatum*, гаптофитовые и другие (более 30 видов) служат пищей для науплий мелких планктонных рачков и различных форм зоопланктона (Петипа, 1959). Кстати, сезонность в развитии микроводорослей отражается и на смене качественного состава пищи у веслоногих рачков рода *Acartia*. Размеры и концентрация пищевых частиц оказывают влияние на поведение планктонных копепод *Calanus pacificus* (Frost, 1972).

Для анализа размерной структуры фитопланктона на модельном полигоне Казачьей бухты все виды водорослей, как и в микрофитобентосе, были разделены на пять размерных групп: I группа – менее 20 мкм, II – 20–60, III – 60–100, IV – 100–200 и V – более 200 мкм. Объем выборки составил более 7 тыс. клеток разных видов (табл. 68).

В размерной структуре фитопланктонного сообщества (рис. 83 – 87) в зимне-весенний сезон преобладают клетки водорослей I группы, в летне-осенний – III (рис. 83). Подобная тенденция увеличения в зимний период в фитопланктоне количества клеток размером не более 60 мкм отмечена в тропической области Тихого океана, при этом мелкие клетки диатомовых диаметром до 20 мкм составляли в тот период более 90 % общего числа клеток фитопланктона (Сёмина, 1969).

Табл. 68. Размерная структура фитопланктона Казачьей бухты Чёрного моря

Сезон	Размерная группа, мкм	Глубина, м						Среднее кол-во клеток	%
		0,5		2,5		4,5			
		Кол-во клеток	%	Кол-во клеток	%	Кол-во клеток	%		
Зима	< 20	138	51,7	203	26,9	190	17,4	177	25,1
	20 – 60	13	4,9	20	2,6	64	5,8	32	4,5
	60 – 100	116	43,4	526	69,6	805	73,5	482	68,3
	100– 200	-	-	7	0,9	35	3,2	14	2,0
	>200	-	-	301	-	1	0,1	1	0,1
Всего:		267	100	1057	100	1095	100	806	100
Весна	< 20	36	2,2	56	7,3	22	1,7	38	3,1
	20 – 60	18	1,1	41	5,4	129	10,3	63	5,1
	60 – 100	1578	95,4	660	86,3	1089	86,9	1109	90,5
	100 –200	22	1,3	8	1,0	12	1,0	14	1,2
	>200	-	-	-	-	1	0,1	1	0,1
Всего:		1654	100	765	100	1253	100	1224	100
Лето	< 20	60	24,4	185	36,8	56	38,9	100	33,7
	20 – 60	159	64,6	251	49,9	46	35,1	152	51,7
	60 – 100	9	3,7	60	11,9	20	15,3	30	10,2
	100 – 200	-	-	1	0,2	1	0,8	1	0,3
	>200	18	7,3	6	1,2	13	9,9	13	4,1
Всего:		246	100	503	100	136	100	295	100
Осень	< 20	8	8,9	16	18,4	12	22,6	12	15,6
	20 – 60	38	42,2	33	38,0	18	34,0	30	39,0
	60 – 100	25	27,8	2	2,3	13	24,5	13	16,9
	100 – 200	-	-	2	2,3	1	1,9	1	1,3
	>200	19	21,1	34	39,0	9	17,0	21	27,2
Всего:		90	100	87	100	53	100	77	100

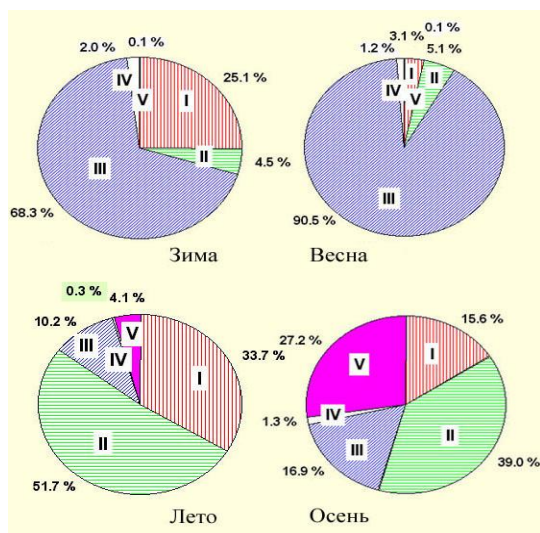


Рис. 83. Размерная структура фитопланктонного сообщества Казачьей бухты в течение года: группа – менее 20, II – 20 – 59, III – 60 – 99, IV – 100 – 200, V – более 200 мкм

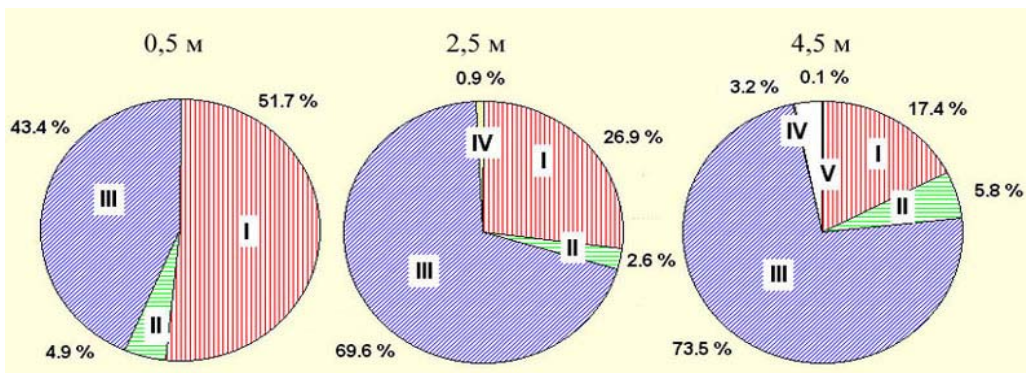


Рис. 84. Размерная структура зимнего фитопланктона Казачьей бухты по глубинам 0,5; 2,5 и 4,5 м (условные обозначения см. на рис. 83)

В весенний сезон в фитопланктоне резко уменьшается доля мелких видов II группы (рис. 85). На всех глубинах в массе достаточно равномерно встречаются виды III размерной группы (более 80 – 90 %) за счет доминирования диатомей *Pseudo-nitzschia seriata*, *P. delicatissima*, *Licmophora abbreviata* и др. Клетки размером более 200 мкм отмечены редко и единично.

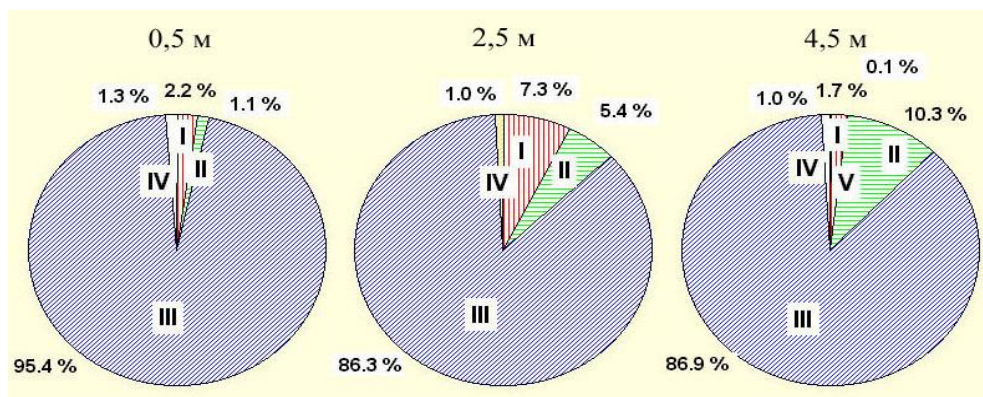


Рис. 85. Размерная структура весеннего фитопланктона Казачьей бухты по глубинам 0,5; 2,5 и 4,5 м (условные обозначения см. на рис. 83)

В летнем фитопланктоне наблюдается увеличение доли мелких клеток размером до 60 мкм, которые составляют более 85 % общего количества водорослей за счет массового развития диатомовых *Chaetoceros curvisetus*, *Ch. affinis*, *Ch. socialis*, *Th. nitzschoides*, гаптофитовой водоросли *E. huxleyi*, динофитовых *Gymnodinium simplex* и *S. trochoidea* (рис. 86).

В этот период с глубиной увеличивается доля мелких клеток (до 20 мкм) за счёт динофитовых и диатомовых водорослей, при этом уменьшается количество клеток II размерной группы. В приповерхностных слоях и у дна возрастает количество крупных диатомей V размерной группы, главным образом, за счёт массового развития диатомеи *P. calcar-avis* (размер клеток более 300 мкм).

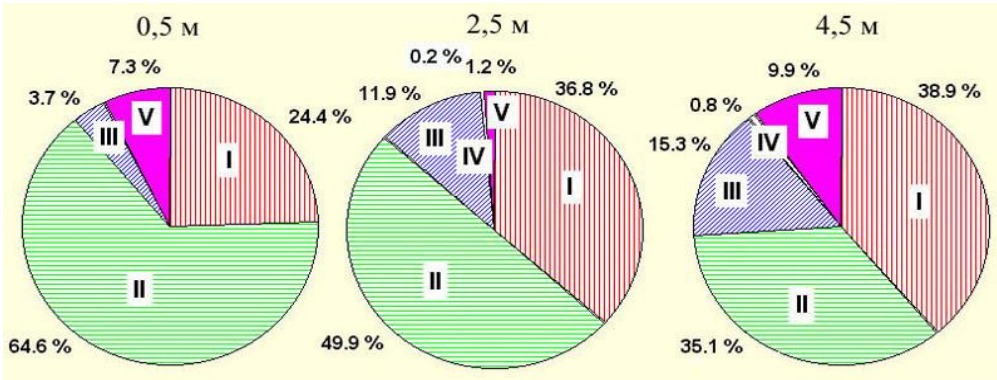


Рис. 86. Размерная структура летнего фитопланктона Казачьей бухты на глубине 0,5; 2,5 и 4,5 м (условные обозначения см. на рис. 83)

Для осеннего фитопланктона характерны виды водорослей V группы (рис. 87), доля которых составляет в среднем 27,2 % за счет значительного вклада крупноклеточной диатомеи *P. calcar-avis*. Осенью, по сравнению с летом, уменьшается доля мелких и средних клеток массовых планктонных видов Чёрного моря *Sk. costatum*, *P. cordatum*, *S. trochoidea* и др.

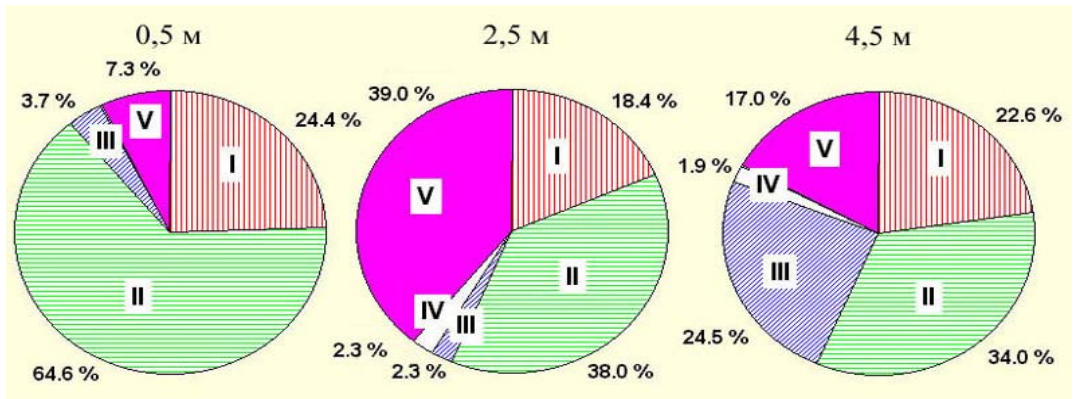


Рис. 87. Размерная структура осеннего фитопланктона Казачьей бухты на глубине 0,5; 2,5 и 4,5 м (условные обозначения см. на рис. 83)

Сравнение динамики размерной структуры фитопланктона Казачьей бухты по сезонам года показало, что крупноклеточные водоросли размером клеток от 60 до 100 мкм характерны для весны (95,4 %) на малых глубинах и зимы (73,5 %) на глубине 4,5 м, а летом и осенью преобладали мелкоклеточные водоросли размером 20 – 60 мкм (40 – 50 %) на глубине 2,5 м (табл. 68). В летний и осенне-зимний сезоны наибольшую долю составляли клетки размером менее 60 мкм (до 74 %). Основа этой размерной фракции – диатомея *Sk. costatum*, динофлагеллята *P. cordatum* и гаптофитовая водоросли *Oolithotus fragilis*. Однако с увеличением глубины возрастала роль III размерной группы (более 70 %), в основном за счёт доминирования диатомовых рода *Pseudo-nitzschia* и уменьшения количества мелких форм. Одновременно велико значение и крупноклеточных форм V группы, которые в Чёрном море встречаются круглогодично, а осенью на малых глубинах

их доля составляет около 40 % общего количества. В зимне-весенний сезон процентное соотношение числа мелких и крупных клеток фитопланктона примерно одинаковое. Летом с глубиной число мелких клеток микроводорослей увеличивается, что также известно для фитопланктона Чёрного моря (Белогорская, 1959). При этом максимальное количество мелкоклеточного фитопланктона (клетки менее 50 мкм) зарегистрировано в ноябре и декабре на всех изученных нами глубинах, то есть от 0,5 до 4,5 м. Для сравнения отметим, что в фитопланктоне западного и северо-западного районов Чёрного моря в летний период 1980 г. по численности преобладали популяции водорослей небольшого размера, которые концентрировались в приповерхностных горизонтах моря, а популяции крупноклеточных водорослей были приурочены в основном к глубине 10 – 50 м (Нестерова, 1981). Таким образом, в прибрежном мелководье трофические и сезонные факторы оказывают значительное влияние не только на качественный состав и количественное распределение фитопланктона, но и на формирование его размерной структуры.

Седиментация фитопланктона

В морских и океанических водах взвешенное вещество, включающее минеральные и органические компоненты, непрерывным потоком поступает из верхних слоев в нижние горизонты и, в конечном итоге, на дно, что часто оказывает влияние на состав и распределение донных организмов. Фитопланктон неритических вод в процессе седиментации осаждается на грунт и может частично включаться в состав микрофитобентоса шельфовой зоны моря. В отличие от открытых вод, в прибрежном мелководье между грунтом и водной толщей в результате турбулентной диффузии происходит интенсивный обмен взвешенным и осевшим веществом. Поэтому надо полагать, что микроводоросли бентоса оказывают значительное влияние на структуру фитопланктонного сообщества, в равной степени находясь под постоянным воздействием планктонного поля.

Ранее было отмечено, что оседающий детрит в период седиментации состоит в основном из растительных пигментов мертвых и живых микроводорослей, сезонную динамику которых оценивали по соотношению хлорофилла «а» и феофитина (Шаловенков, 1985; Шаловенков, Акимов, 1987). Однако по этим параметрам нельзя определить, какие водоросли составляют основу детрита. Поэтому для расширения и дополнения представлений о растительном компоненте детрита нами проведено исследование качественного и количественного состава микроводорослей в седиментационных ловушках. С этой целью на стационарной станции в Казачьей бухте устанавливали у дна на глубине 4,5 м кассету с седиментационными ловушками. Содержимое каждого сосуда разделяли на осадок и жидкость над ним и анализировали состав и количественное соотношение микроводорослей разных фракций, осевших на дно ловушек и оставшихся в толще воды.

Рассмотрим особенности седиментации фитопланктона в прибрежной зоне Чёрного моря и дифференциацию клеток микроводорослей по биотопам обитания – в толще воды и донных осадках. При изучении седиментации фитопланктона и взаимодействия микроводорослей планктона и бентоса Казачьей бухты (см. рис. 3, ст. № 1) у дна на глубине 4,5 м устанавливали кассету со стеклянными ёмкостями-ловушками объёмом 1 л и диаметром входного отверстия 3 см. Ежемесячно с июня

1995 по май 1996 гг. отбирали по 2 – 3 пробы для анализа состава микроводорослей в воде и осевшем на дне ловушки детрите. Экспозиция ловушек имела кратковременный период, который составлял от 10 до 20 дней, и долговременный – от 40 до 169 дней.

Для анализа состава водорослей в ловушках содержимое каждого сосуда разделяли на две фракции: взвесь, опустившаяся на дно ловушки, и жидкость над ней. В дни отбора проб отмечали ветро-волновые процессы в бухте (штиль, волнение до 3 баллов, шторм), являющиеся основными факторами перемешивания поверхностных осадков. Объем осадка в ловушках измеряли мерным цилиндром. Обработку проб микроводорослей, находящихся в осадке, проводили по методике, описанной для изучения поверхностного микрослоя осадков рыхлых грунтов (Левин и др., 1991). Одновременно в пробах воды из каждой седиментационной ловушки определяли концентрацию аммония, нитратов, нитритов, фосфатов, кремния, органических соединений фосфора и азота (Руководство по методам ..., 1977; Методы ..., 1978).

Скорость седиментационного потока детрита (V , $\text{мл}\cdot\text{см}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$) рассчитывали по формуле:

$$V = F/C,$$

где F – скорость поток седиментации, $\text{мл}\cdot\text{сут}^{-1}$, C – площадь сечения потока, см^2 .

Скорость седиментационного потока. Динамика скорости седиментационного потока детрита в Казачьей бухте имела выраженный сезонный характер и связана, прежде всего, с нарушением летней стратификации и изменением турбулентности вод во время осенне-зимних штормов, когда на мелководье происходит перетолжение осадков и интенсифицируется обмен между взвешенным веществом водной толщи и осевшим веществом грунта. В целом, отмечена обратная корреляция между температурой воды в бухте и скоростью седиментационного потока (рис. 88).

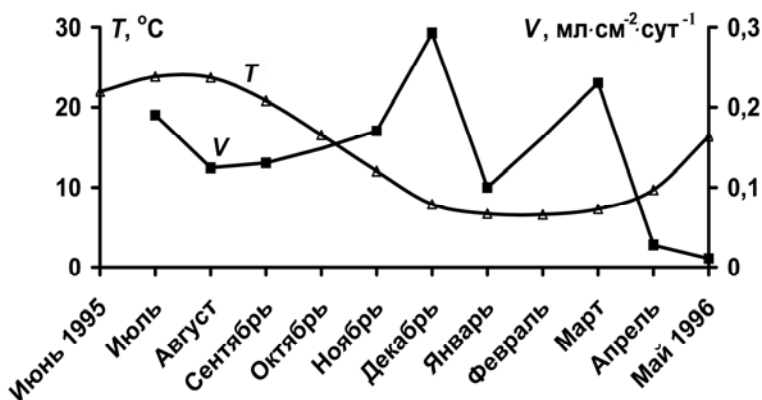


Рис. 88. Сезонная динамика температуры воды (T) и скорости седиментационного потока (V) в Казачьей бухте

Концентрации аммония и нитратов в воде седиментационных ловушек практически не отличались от фоновых значений, за исключением ноября, когда самые высокие значения NH_4^+ и NO_3^- были вызваны, вероятно, значительным обогащением прибрежных вод биогенными элементами после сильного шторма (табл. 69).

Табл. 69. Концентрация биогенных элементов в седиментационных ловушках, установленных на дне Казачьей бухты

Биогенный элемент	Июль 1995 г.	Август 1995 г.	Сентябрь 1995 г.	Ноябрь 1995 г.	Апрель 1996 г.
NH_4^+ , мкг N·л ⁻¹	15,5	25,0	18,5	115,0	26,0
NO_2^- , мкг N·л ⁻¹	33,5	8,4	15,5	35,7	21,0
NO_3^- , мкг N·л ⁻¹	25,8	10,5	25,4	74,2	50,7
$N_{орг}$, мкг N·л ⁻¹	1440	2800	1500	295	1505
PO_4^{3-} , мкг P·л ⁻¹	«следы»	47,0	10,0	80,5	82,5
$P_{орг}$, мкг P·л ⁻¹	217,0	173,0	280,0	146,5	112,5
Si , мкг·л ⁻¹	620,0	350,4	340,0	238,0	272,5

Концентрации нитритов, фосфатов и, особенно, кремния и органических соединений азота и фосфора постоянно выше в седиментационных ловушках по сравнению с фоном. Возможно, это связано с более медленной минерализацией органического вещества в сосудах и спецификой дальнейшего развития фитопланктона после попадания в ловушки. Исследование седиментационного потока детрита в толще воды в течение года и одновременный анализ гидрохимических характеристик в ловушках (табл. 71) показали следующее. Среднегодовая скорость седиментационного потока составляет $0,137 \pm 0,038$ мл·см⁻²·сут⁻¹. Минимальный поток продолжается довольно длительный период – 7 месяцев (с апреля по октябрь) и определяется климатическими условиями и летней стратификацией вод. Максимальный поток детрита наблюдается с ноября по март, когда происходит переотложение осадочного материала, поднимающегося на мелководье в толщу воды в результате штормов, и в оседающем веществе преобладают минеральные частицы (Бобкова, 1991, 2000; Шаловенков, 1983, 1985; Шаловенков, Акимов, 1987).

Видовой состав, численность и биомасса микроводорослей в седиментационных ловушках

В результате изучения видового и количественного состава микроводорослей в седиментационных ловушках в разный период их экспозиции в море обнаружено 133 вида, разновидностей и форм микроводорослей отделов: Dinophyta – 26 видов, относящихся к 13 родам; Bacillariophyta – 96 видов, разновидностей и форм, 47 родов; Chrysophyta – 8 видов, 8 родов; Cryptophyta – 2 вида, 2 рода; Cyanoprokaryota – 1 (табл. 70). На протяжении всего года экспозиции седиментационных ловушек в море по численности и биомассе преобладают диатомовые, поскольку они лучше всего сохраняются в осадке, а в летне-осенний период – динофитовые, гаптофитовые и синезелёные водоросли. Всего четыре вида диатомей – бентопланктонные виды *Cylindrotheca closterium*, *Nitzschia tenuirostris*, *Navicula pennata* var. *pontica* и планктонный вид *Pseudo-nitzschia delicatissima* были отмечены либо в осадке, либо в воде над осадком, либо в обеих фракциях (табл. 70).

В летний сезон эти водоросли достигают высоких количественных показателей и поэтому доминируют в обоих биотопах Чёрного моря. В ловушках отмечено наибольшее число видов диатомовых водорослей родов *Navicula* (9 видов), *Amphora* (8), *Nitzschia* (7) и *Chaetoceros* (6 видов) (табл. 71, рис. 89). Из динофитовых ведущее место занимают *Glenodinium* и *Prorocentrum* – по 4 вида.

Табл. 70. Видовой состав микроводорослей в седиментационных ловушках, установленных в Казачьей бухте в разные сезоны осадконакопления

Таксоны	Периоды осадконакопления																
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	XV	XVI	XVII
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Dinophyta																	
<i>Amphidinium lacustre</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>A. longum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Dinophysis caudata</i>	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>D. fortii</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Glenodinium lenticula</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>G. paululum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>G. pilula</i>	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Glenodinium</i> sp.	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Gonyaulax minima</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Gymnodinium simplex</i>	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>G. spirale</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Gymnodinium</i> sp.	-	+	-	-	+	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Gyrodinium fissum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>G. fusiforme</i>	+	+	+	+	-	-	-	-	+	-	+	+	-	+	-	-	-
<i>G. pingue</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Heterocapsa triquetra</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-
<i>Lingulodinium polyedra</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Oxytoxum longum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Prorocentrum compressum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. cordatum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>P. lima</i>	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-

Продолж. табл. 70

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
<i>P. micans</i>	+	+	+	+	+	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	+	-
<i>Protopteridinium steinii</i>	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Protopteridinium</i> sp.	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Scrippsiella trochoidea</i>	-	-	-	+	-	-	-	+	-	+	-	+	+	+	-	-	-
Bacillariophyta																	
<i>Achnanthes brevipes</i>	-	*	*	-	-	-	-	*	-	-	-	*	*	*	-	-	-
<i>A. longipes</i>	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Amphora angusta</i>	*	*	*	*	*	-	-	*	*	*	-	-	-	-	-	-	-
<i>A. arcus</i>	*	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>A. gibbba</i>	-	*	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>A. caroliniana</i>	-	-	-	-	*	-	-	-	-	*	*	-	-	-	-	-	-
<i>A. hyalina</i>	*	*	*	*	+	-	*	*	*	+	*	-	-	-	-	-	-
<i>A. parvula</i>	*	-	*	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-
<i>A. proteus</i>	*	-	-	-	*	-	-	-	*	-	*	-	-	-	-	-	-
<i>Ardissonea baculus</i>	*	-	-	-	*	-	*	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>A. crystallina</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	*	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Bacillaria paxillifera</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	*	-	-	-	-	-	-
<i>B. socialis</i> var. <i>baltica</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	*	-
<i>Berkeleya rutilans</i>	*	*	*	*	*	-	*	*	*	*	*	-	-	-	-	-	-
<i>Campylodiscus thuretii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-
<i>Carinasigma rectum</i>	-	-	-	-	*	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-
<i>Chaetoceros affinis</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	+	+	-	-
<i>Ch. compressus</i>	-	+	-	-	-	-	-	*	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Ch. diversus</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Ch. lacinosus</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ch. socialis</i>	+	-	+	+	-	-	*	+	-	+	-	+	-	-	-	-	-
<i>Chaetoceros</i> sp.	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Продолж. табл. 70

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
<i>Cerataulina pelagica</i>	-	-	+	+	+	+	+	-	-	+	+	+	+	-	-	-	-
<i>Climaconeis inflexa</i>	*	+	*	-	-	-	*	*	*	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Cocconeis costata</i>	*	*	*	-	-	-	*	*	*	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. scutellum</i>	*	*	*	-	-	-	*	*	*	-	*	-	-	-	-	-	-
<i>Cocconeis</i> sp.	-	-	*	*	*	-	-	-	*	*	*	-	-	-	-	-	-
<i>Coscinodiscus granii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>C. jonesianus</i>	+	+	*	*	*	*	*	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Coscinodiscus</i> sp.	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Cyclotella choctawhatcheeana</i>	-	-	*	-	-	-	*	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cyclotella</i> sp.	*	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cylindrotheca closterium</i>	+	+	*	*	*	+	+	+	*	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Diatoma tenue</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Diploneis chersonensis</i>	*	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>D. smithii</i>	-	*	*	-	*	-	-	*	-	*	-	-	-	-	-	-	-
<i>Diploneis</i> sp.1	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Diploneis</i> sp.2	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Diylum brightwellii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Entomoneis alata</i>	*	+	*	-	-	*	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>E. paludosa</i>	-	*	+	+	+	-	*	*	*	+	-	+	+	-	+	-	-
<i>Fallacia forcipata</i>	*	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Gomphonema</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-
<i>Grammatophora angulosa</i>	-	-	-	-	*	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>G. marina</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	-	-	-	-	-	-
<i>Gyrosigma prolongatum</i>	-	*	*	-	-	-	*	*	*	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>G. tenuissimum</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	-	-	-	-	-	-
<i>Halamphora coffeiformis</i>	*	*	*	*	*	-	*	*	*	-	*	-	-	-	-	-	-

Продолж. табл. 70

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
<i>Haslea subagnita</i>	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hyalodiscus scoticus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-
<i>Leptocylindrus danicus</i>	-	-	-	+	-	-	-	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>L. minimus</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Licmophora abbreviata</i>	+	+	*	*	*	*	*	+	+	*	+	-	-	-	-	-	+
<i>L. flabellata</i>	-	*	-	-	*	*	-	*	*	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lyrella</i> sp.	-	-	-	*	*	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Mastogloia</i> sp.	-	*	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Navicula directa</i>	-	-	-	-	-	-	-	*	*	*	-	-	-	-	-	-	-
<i>N. distans</i>	-	-	*	-	*	-	-	-	*	*	*	-	-	-	-	-	-
<i>N. ammophila</i> var. <i>intermedia</i>	-	-	*	-	*	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>N. palpebralis</i> var. <i>semiplena</i>	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>N. pennata</i> var. <i>pontica</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>N. ramosissima</i>	-	-	*	*	*	-	*	*	*	*	-	-	-	-	-	-	-
<i>Navicula</i> sp. 1	-	-	-	-	-	-	-	*	*	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Navicula</i> sp. 2	-	-	-	-	-	-	-	*	*	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Nitzschia hybrida</i> f. <i>hyalina</i>	*	*	-	-	*	*	*	*	*	*	-	-	-	-	-	-	-
<i>N. lanceolata</i>	*	-	*	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>N. longissima</i>	*	+	+	-	-	+	*	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-
<i>N. rupestris</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	*	*	-	-	-	-	-	+	-
<i>N. sigma</i> var. <i>intercedens</i>	-	-	-	-	*	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>N. tenuirostris</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Nitzschia</i> sp.	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Parlibellus delognei</i>	*	-	-	-	*	-	-	*	*	*	-	-	-	-	-	-	-

Продолж. табл. 70

	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
1																	
<i>Pinnularia</i> sp.	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Placoneis clementis</i>	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Plagiotrois lepidoptera</i>	-	-	-	*	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pleurosigma angulatum</i>	-	-	-	-	*	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	+	+
<i>P. elongatum</i>	*	+*	*	-	-	+	-	-	+*	*	+	+	+	-	+	-	-
<i>Pleurosigma</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Podosira hormoides</i>	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Proboscia alata</i>	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-
<i>Pseudo-nitzschia seriata</i>	+	+	+	-	-	-	-	+	+*	+	+	+	-	-	-	-	-
<i>P. delicatissima</i>	+*	+*	+	+*	+*	-	+	+*	+*	+*	+	+	+	-	-	+	+
<i>Pseudosolenia calcar-avis</i>	-	+*	+*	+*	+*	-	*	-	-	-	+	+	+	+	-	-	-
<i>Rhabdonema adriaticum</i>	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rhopalodia gibberula</i>	-	*	-	-	*	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rh. musculus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-
<i>Simonsenia</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Skeletonema costatum</i>	-	*	-	+*	*	-	+	+*	*	*	+	+	+	-	-	-	+
<i>Striatella delicatula</i>	*	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. interrupta</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. unipunctata</i>	*	-	*	-	*	*	*	*	*	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tabularia fasciculata</i>	-	-	-	-	-	-	-	*	*	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Thalassionema nitzschioides</i>	+*	+	+	+	+*	+*	+*	-	+	+	+	+	+	-	+	+	+
<i>Thalassiosira</i> sp.	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Trachyneis aspera</i>	-	*	-	-	*	*	*	*	-	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Tryblionella apiculata</i>	*	-	*	*	*	*	*	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>T. coarctata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	*	*	-	-	-	-	-	-	-
<i>Undatella quadrata</i>	-	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*

Продолж. табл. 70

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Chrysoophyta																	
<i>Acanthoica acanthos</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Calyptrosphaera oblonga</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Dityocha speculum</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Haptophyta																	
<i>Emiliania huxleyi</i>	+*	+	+*	+	-	-	+*	+	+	+*	+	+	+	+	-	-	-
<i>Oolithothus fragilis</i>	-	-	-	-	-	+	-	+	+	-	+	-	-	+	-	-	-
<i>Pontosphaera echinofera</i>	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rhabdosphaera hispida</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Syracosphaera subsalsa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
Cryptophyta																	
<i>Cryptomonas erosa</i>	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hillea fusiformis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
Cyanoprocarayota																	
<i>Lyngbya</i> spp.	*	-	-	*	-	-	*	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Итого: видов в воде	17	30	21	18	10	13	10	15	15	32	34	18	13	13	7	8	8
Итого: видов в осадке	35	36	34	21	40	16	34	44	33	28	15	1	1	1	1	1	-
Всего: видов в ловушке	44	54	50	34	45	26	39	52	43	52	47	19	14	14	8	9	8

Гаптофитовая водоросль *E. huxleyi*, доминирующая в фитопланктоне Чёрного моря в летний период, в ловушках встречалась почти круглый год, но в небольших количествах, а в осадке – крайне редко.

К круглогодично встречающимся водорослям относятся 8 видов диатомовых и динофлагеллят. Поздневесенний и летний сезоны наиболее богаты видами ($S = 57$), наименьшее число ($S = 33$) отмечено зимой (рис. 89). Типичные донные формы диатомовых *Lyrella*, *Diploneis*, *Achnanthes*, *Ardissonea*, живущие в интерстициали рыхлых грунтов, т. е. на поверхности или между частицами песка, или ила, оседают в ловушки вследствие взмучивания воды во время шторма и вымывания их из грунта. В целом, в седиментационных ловушках происходит дифференциация видов фитопланктона: часть из них остается в воде, часть переходит в осадок. Численность и биомасса водорослей в суспензии на дне ловушек варьирует от $0,45 \cdot 10^3$ до $13,7 \cdot 10^3$ кл. см⁻² и от 1,54 до 30,3 мг см⁻², а в жидкой фракции ловушек соответственно – от $0,11 \cdot 10^6$ до $6,63 \cdot 10^6$ кл. л⁻¹ и от 0,28 до 30,4 мг м⁻³ (рис. 90).

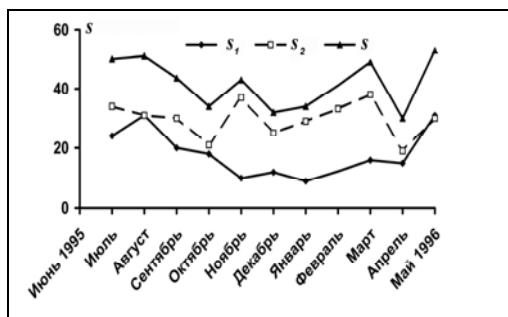


Рис. 89. Динамика обилия видов (S) микроводорослей в седиментационных ловушках, установленных в придонном слое воды Казачьей бухты: s_1 – в воде; s_2 – в осадке на дне ловушки

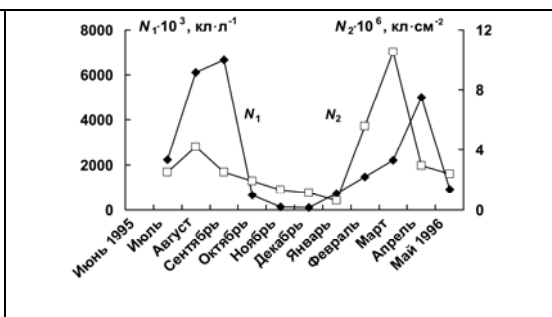


Рис. 90. Динамика численности (N) микроводорослей в седиментационных ловушках в Казачьей бухте: N_1 – в воде; N_2 – в осадке на дне ловушки

Больше всего видов ($S = 89$), составляющих 58,6 % от общего количества, зарегистрировано в осадке на дне ловушек, а в толще воды ($S = 63$) – 41,4 %. Десять видов диатомовых водорослей круглогодично встречаются в Казачьей бухте (табл. 70). Сходство видов в двух сравниваемых фракциях незначительное, в течение года наибольшее количество общих видов (12) характерно для ловушек, простоявших в море с 18 июля по 7 августа, в остальные сезоны их количество варьирует от 3 до 8. Флористический индекс сходства Чекановского-Сёренсена (K_s) между видами микроводорослей, находящимися в воде и осадке, не превышает 0,38 (табл. 71).

Наибольшее сходство флор двух фракций отмечено в июле – августе ($K_s = 0,35 - 0,38$) во время интенсивного развития фитопланктона, некоторые виды которого опускаются на дно, а наименьшее – в марте ($K_s = 0,14$) в основном за счёт развития диатомовых водорослей микрофитобентоса. Годовая динамика средних значений обилия видов, численности и биомассы микроводорослей в седиментационных ловушках (рис. 89 – 91) соответствует таковым фитопланктона Казачьей бухты. В суспензии наименьшая численность и биомасса водорослей отмечена зимой, а максимальная – весной (с 5 по 18 марта), в жидкой фракции – летом (с 16.08 по 12.09).

Табл. 71. Распределение микроводорослей в седиментационных ловушках по фракциям: вода и осадок. Количество видов: *A* – по фракциям, *B* – общее для фракций, *C* – всего в ловушке; *K₅* – индекс флористического сходства

Период экспозиции	Фракция	Количество таксонов			<i>K₅</i>	Виды-доминанты и субдоминанты	
		<i>A</i>	<i>B</i>	<i>C</i>		по численности	по биомассе
I (I) 29.06. – 10.07. 1995	2	3	4	5	6	7	8
	вода	17				<i>Cylindrotheca closterium</i>	<i>Coscinodiscus jonesianus</i>
Г. (II) 18.07. – 7.08.	осадок	35	8	44	0,38	<i>C. closterium</i> , <i>Pseudonitzschia delicatissima</i>	<i>Entomoneis alata</i>
	вода	30				<i>C. closterium</i> , <i>Navicula pennata</i> var. <i>pontica</i>	<i>Proboscia alata</i> , <i>E. alata</i>
(III) 16.08. – 12.09.	осадок	36	12	54	0,35	<i>N. tenuirostris</i> , <i>C. closterium</i>	<i>E. alata</i>
	вода	21				<i>N. tenuirostris</i>	<i>Pseudosolenia calcar-avis</i>
(IV) 27.09 – 11.10.	осадок	34	5	50	0,23	<i>N. pennata</i> var. <i>pontica</i> , <i>N. tenuirostris</i>	<i>E. alata</i> , <i>Pleurosigma elongatum</i>
	вода	18	5	34	0,25	<i>N. pennata</i> var. <i>pontica</i>	<i>P. calcar-avis</i> , <i>Dinophysis caudata</i>
(V) 25.10. – 5.11.	осадок	21				<i>P. calcar-avis</i>	<i>P. calcar-avis</i>
	вода	10				<i>N. pennata</i> var. <i>pontica</i> , <i>Th. nitzschioides</i>	<i>Dinophysis fórtii</i> , <i>P. calcar-avis</i>
	осадок	40	5	45	0,20	<i>Sk. costatum</i> , <i>B. socialis</i> var. <i>baltica</i> , <i>L. abbreviata</i>	<i>Plagiotropis lepidoptera</i> , <i>St. unipunctata</i> , <i>Pl. angulatum</i>

Продолж. табл. 71

1	2	3	4	5	6	7	8
(VI) 28.11. – 12.12.	вода	13	3	26	0,22	<i>C. closterium</i>	<i>Pl. elongatum</i>
	осадок	16				<i>Nitzschia hybrida f. hyalina</i>	<i>N. hybrida f. hyalina</i>
(VII) 26.12. – 09.01. 1996 г.	вода	10	5	39	0,20	<i>Nitzschia tenuirostris</i>	<i>Cerataulina pelagica,</i> <i>N. tenuirostris</i>
	осадок	34				<i>C. closterium, N. hybrida f. hyalina</i>	<i>N. hybrida f. hyalina,</i> <i>S. unipunctata</i>
(VIII) 05.03. – 18.03.	вода	15				<i>Skeletonema costatum</i>	<i>Sk. costatum, L. abbreviata,</i> <i>Prorocentrum micans</i>
	осадок	44	6	52	0,14	<i>Sk. costatum, N. tenuirostris,</i> <i>C. closterium, L. abbreviata</i>	<i>Pl. angulatum, N. hybrida f. hyalina</i>
(IX) 08.04. – 18.04.	вода	15	5	43	0,29	<i>Pseudo-nitzschia seriata</i>	<i>P. seriata</i>
	осадок	33				<i>P. delicatissima,</i> <i>N. tenuirostris,</i> <i>C. closterium</i>	<i>Nitzschia rupestris, Pl. elongatum,</i> <i>Sl. unipunctata</i>
(X) 25.04. – 14.05.	вода	32	8	52	0,27	<i>Nitzschia tenuirostris</i>	<i>Entomoneis paludosa, N. longissima</i>
	осадок	28				<i>N. tenuirostris, C. closterium</i>	<i>N. hybrida f. hyalina,</i> <i>Pl. elongatum</i>

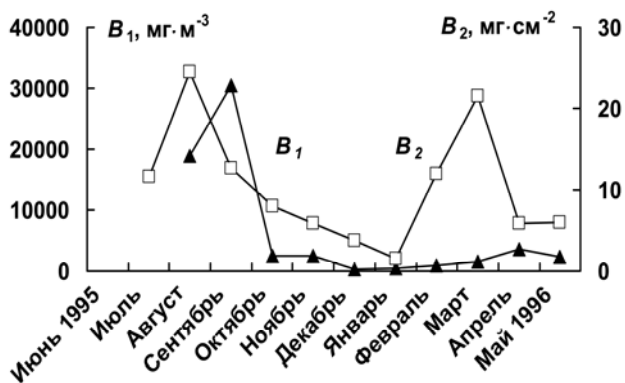


Рис. 91. Динамика биомассы (B) микроводорослей в седиментационных ловушках в Казачьей бухте: B_1 – в воде; B_2 – в осадке

Следовательно, в процессе седиментации в структуре сообществ микроводорослей происходит значительная дифференциация клеток по биотопам: большая часть видов (около 60%) переходит из толщи воды на дно, поэтому периодически регистрируется в бентосных пробах, а остальные – более 40 % – остаются в толще воды.

7.4. Взаимное влияние микрофитобентоса и фитопланктона

При исследовании микрофитобентоса Чёрного моря нами установлено, что в период сильных прибоев и штормов некоторые виды донных водорослей всплывают в толщу воды, а планктонные после окончания цикла развития опускаются на дно, на поверхность различных субстратов.

Некоторые авторы довольно часто указывают типичные эпибентосные виды диатомовых водорослей родов *Cocconeis*, *Licmophora*, *Grammatophora*, *Striatella*, *Achnanthes* в планктоне, куда они попадают случайно во время штормов, или при взмучивании донных осадков на мелководье. Лабораторные и полевые исследования показали, что клетки донных диатомей всплывают под плёнку поверхностного натяжения водной среды, что позволяет им, благодаря течениям, расселяться на поверхности субстратов (Рошин, 1984, 1994).

Однако в микрофитобентосе морей в основном доминируют экотипы водорослей, имеющие элементы прикрепления и обладающие способностью обитать только на субстратах. Для того, чтобы понять взаимодействие микроводорослей, обитающих в пелагиали и бентали Чёрного моря, нами проанализированы результаты исследования микрофитобентоса и фитопланктона в целом и их отдельных компонентов, а также экспериментального изучения оседания водорослей на дно в седиментационных ловушках в сочетании с оценкой влияния гидрологических и гидрохимических характеристик на сообщества микроводорослей.

В течение года в Казачьей бухте нами зарегистрировано 184 вида и внутривидовых таксона водорослей, из них в фитопланктоне – 86, микрофитобентосе – 132 (33 общих вида, из которых более 50 % встречается в толще воды); всего в ловушках – 128 (19 общих видов), из них 58 найдено в воде и 89 – осадке (табл. 72). Осенью и зимой отмечено близкое количественное сходство

фитопланктона ($S = 29$ и $S = 26$ видов) и микрофитобентоса ($S = 28$ и $S = 29$ видов), что связано с осенней и зимней гомотермией вод, некоторым снижением температуры воды и начинающимся увеличением светового дня зимой. Водный слой седиментационных ловушек весной ($S = 44$ вида) и летом ($S = 59$ видов) богаче видами фитопланктона по сравнению с осадком на дне ловушек ($S = 28$ и $S = 25$ видов, соответственно). Максимальные значения индекса видового разнообразия Шеннона совпадают: в фитопланктоне индекс $H = 4,26$ имеет высокие значения летом, в микрофитобентосе – $H = 4,25$ – весной.

Обилие видов фитопланктона и микрофитобентоса различается по сезонам года. В фитопланктоне круглогодично преобладают диатомовые, а в весенне-осенний сезон – динофлагелляты и гаптофитовые водоросли. В микрофитобентосе круглогодично преобладают диатомовые, из них 13 видов доминирующих, а в летне-осенний сезон – диатомовые и синезелёные. Сходная тенденция отмечена в распределении численности и биомассы.

Весной численность микроводорослей достигала максимальных значений в обоих биотопах, а биомасса фитопланктона была не высокой из-за доминирования диатомовых водорослей мелких размеров. Пик численности и биомассы фитопланктона отмечен в марте и августе, а микрофитобентоса – в марте за счёт массового развития диатомовых водорослей, круглогодично встречающиеся в море, т. е. приурочен к минимальным зимне-весенним температурам воды. Наибольший поток детрита из толщи воды в грунт отмечен в марте в период интенсивного развития диатомовых водорослей.

Исследование микроводорослей с одновременным изучением экологических условий их обитания позволяет выявить особенности взаимного влияния компонентов сообществ пелагиали и бентали и их воздействие на химический состав природных вод в импактных участках моря. В то же время абиотические факторы среды также влияют на состав и распределение микроводорослей обоих биотопов. Экспериментально установлено, что видовая структура фитопланктона зависит не только от абсолютных значений лимитирующих факторов (Левич, 1977), но и от скоростей их изменения (Фёдоров, 1973). Регенерация биогенных элементов в донных осадках на мелководье и циркуляция неритических вод приводят к их обогащению питательными веществами по сравнению с пелагическими экосистемами открытых вод (Пропп, Пропп, 1981).

Табл. 72. Видовой состав фитопланктона и микрофитобентоса Казачьей бухты

Таксоны	Фитопланктон	Микрофитобентос
1	2	3
Dinophyta		
<i>Amphidinium lacustre</i> Stein	*	-
<i>A. longum</i> Lohm.	+	-
<i>A. operculatum</i> Clap. et Lachm.	+	-
<i>Amphidinium</i> sp.	+	-
<i>Ceratium furca</i> (Ehr.) Clap. et Lachm.	+	-
<i>C. fusus</i> (Ehrenb.) Dujard.	+	-
<i>C. tripos</i> (O.F. Müll.) Nitzsch	+	-
<i>Dinophysis caudata</i> Saville-Kent	+*	-
<i>D. fortii</i> Pav.	*	-
<i>D. ovata</i> Clap. et Lachm	+	-

1	2	3
<i>P. pulchella</i> (Lebour) Balech	+	-
<i>Diplopsalis lenticula</i> Bergh	+*	-
<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>Gyrodinium fusiforme</i> Kof. et Sw.	+*	-
<i>G. pingue</i> (Shütt.) Kof. et Sw.	+*	-
<i>G. spirale</i> (Bergh) Kof. et Sw.	*	-
<i>Heterocapsa triquetra</i> (Ehrenb.) Stein	+*	-
<i>Katodinium glaucum</i> (Lebour) Loeblich	+*	-
<i>Lingulodinium polyedrum</i> (Stein) Dodge	+*	-
<i>Oxytoxum longum</i> Schill.	+	-
<i>Prorocentrum compressum</i> (Bail.) Abe ex Dodge	+*	-
<i>P. cordatum</i> (Ostf.) Dodge	+*	+*
<i>P. lima</i> (Ehrenb.) Dodge	+*	+
<i>P. micans</i> Ehrenb.	+*	+
<i>Protopteridinium bipes</i> (Pauls.) Balech	+	+
<i>Pr. crassipes</i> (Kof.) Balech	+	-
<i>P. globulus</i> (Stein) Balech	+	-
<i>P. steinii</i> (Jörg.) Balech	+	-
<i>P. mediterraneum</i> (Kof.) Balech	*	-
<i>Protopteridinium</i> sp.	+	-
<i>Scrippsiella trochoidea</i> (Stein) Balech	+*	-
Bacillariophyta		
<i>Achnanthes brevipes</i> Agardh	-	+*
<i>A. longipes</i> Agardh	-	+*
<i>Amphora arcus</i> Greg.	-	+*
<i>A. bigibba</i> Grunov	-	+*
<i>A. caroliniana</i> Giffen	-	+*
<i>A. hyalina</i> Kütz.	-	+*
<i>A. laevis</i> Greg.	-	+
<i>A. parvula</i> Proschk.-Lavr.	-	+*
<i>A. proteus</i> Greg.	-	+*
<i>Amphora</i> sp.	-	+
<i>Anaulus minutus</i> Grunov	-	+
<i>Anomoeoneis sculpta</i> (Ehrenb) Cleve	-	+
<i>Ardissonea baculus</i> (Greg.) Grunov	-	+*
<i>A. crystallina</i> (Agardh) Grunov	*	+*

1	2	3
<i>Bacillaria paxillifera</i> (O.F. Müll.) T. Marsson	-	+*
<i>Berkeleya rutilans</i> (Trent. ex Roth) Grunov	-	+*
<i>Biddulphia obtusa</i> (Kütz.) Ralfs et Pritch.	-	+
<i>Caloneis liber</i> (W. Smith) Cleve	-	+
<i>Carinasigma rectum</i> (Donkin) G. Reid	-	+*
<i>Gyrodinium fissum</i> (Lev.) Kof. et Sw.	+*	-
<i>Campylodiscus thuretii</i> Bréb.	-	*
<i>Chaetoceros affinis</i> Lauder	+*	-
<i>Ch. compressus</i> Lauder	+*	*
<i>Ch. curvisetus</i> Cleve	+	-
<i>Ch. diversus</i> Cleve	+*	-
<i>Ch. lacinosus</i> Schütt	+*	-
<i>Ch. socialis</i> Lauder	+*	*
<i>Chaetoceros</i> sp.	+	+*
<i>Cerataulina pelagica</i> (Cleve) Hendeby	+*	+
<i>Climaconeis inflexa</i> (Bréb. ex Kütz.) E.J. Cox	-	+*
<i>Cocconeis costata</i> Greg.	-	+*
<i>C. notata</i> Petitt	-	+
<i>C. scutellum</i> Ehrenb.	-	+*
<i>C. speciosa</i> Greg.	-	+
<i>Cocconeis</i> sp.	-	+*
<i>Coscinodiscus granii</i> Gough.	+	+
<i>C. jonesianus</i> (Grev.) Ostf.	+*	+*
<i>Coscinodiscus</i> sp.	+	+*
<i>Cyclotella choctawhatcheeana</i> Prasad	+	+*
<i>C. stelligera</i> (C. Agardh) Kütz.	-	+
<i>Cyclotella</i> sp.	-	+*
<i>Cylindrotheca closterium</i> (Ehrenb.) Reim. et Lewin	+*	+*
<i>Diatoma tenue</i> C. Agardh	+*	+
<i>D. vulgare</i> Bory	-	+
<i>Diploneis smithii</i> (Bréb.) Cleve	-	+*
<i>D. subadvena</i> Hust.	-	+
<i>D. chersonensis</i> (Grunov) Cleve	-	*
<i>Diploneis</i> sp. 1	-	+*
<i>Diploneis</i> sp. 2	-	+*
<i>Diploneis</i> sp. 3	-	+
<i>Diploneis</i> sp. 4	-	+
<i>Entomoneis alata</i> (Ehrenb.) Ehrenb.	+*	+*
<i>E. paludosa</i> (W. Smith) Reim.	+*	+*
<i>Falcula media</i> var. <i>subsalina</i> Proschk.-Lavr.	-	+
<i>Fallacia forcipata</i> (Grev.) Strickle et D.G. Mann	-	*
<i>Grammatophora angulosa</i> Ehrenb.	-	+*
<i>G. marina</i> (Lyngb.) Kütz.	-	+*
<i>G. serpentina</i> (Ralfs) Ehrenb.	-	+
<i>Gomphonemopsis pseudexigua</i> (Sim.) Medlin	-	+
<i>Gyrosigma fasciola</i> var. <i>prolingatum</i> (W. Smith) Cl.	-	+*
<i>G. tenuissimum</i> (W. Smith) Grif. et Henf.	-	+*

1	2	3
<i>Halamphora coffeiformis</i> (Agardh) Levkov	-	+*
<i>Haslea subagnita</i> (Proschk.-Lavr.) Makar. et Kar.	-	+*
<i>Hyalodiscus scoticus</i> (Kütz.) Grunov	-	+
<i>Leptocylindrus danicus</i> Ceve	+*	+
<i>L. minimus</i> Gran	+*	+
<i>Licmophora abbreviata</i> C. Agardh	+*	+*
<i>L. dalmatica</i> (Kütz.) Grunov	-	+
<i>L. flabellata</i> C. Agardh	-	+*
<i>Lyrella abrutba</i> (Greg.) D.G. Mann	-	+
<i>L. hennedyii</i> (W. Smith) A. J. Stick. et D.G. Mann	-	+
<i>L. lyra</i> (Ehrenb.) N.I. Kar.	-	+
<i>Lyrella</i> sp. 1	-	+*
<i>Lyrella</i> sp. 2	-	+
<i>Mastogloia pusilla</i> Grunov	-	+*
<i>Melosira moniliformis</i> (O.F. Müll.) C. Agardh ***	-	+
<i>Navicula ammophila</i> var. <i>intermedia</i> Grunov	-	+*
<i>N. climentis</i> Grunov	-	*
<i>N. cancellata</i> Donk.	-	+
<i>N. cancellata</i> var. <i>retusa</i>	-	+
<i>N. directa</i> (W. Smith) Ralfs ex Pritch.	-	+*
<i>N. distans</i> (W. Smith) Ralfs ex Pritch	-	*
<i>N. palpebralis</i> var. <i>semitplena</i> (Greg.) Cleve	-	*
<i>N. pennata</i> var. <i>pontica</i> Mereschk.	+*	+*
<i>N. ramosissima</i> (C. Agardh) Cleve	-	+*
<i>Navicula</i> sp. 1	-	+*
<i>Navicula</i> sp. 2	-	+*
<i>Nitzschia hybrida</i> f. <i>hyalina</i> Proschk.-Lavr.	-	+*
<i>N. lanceolata</i> W. Smith	-	+*
<i>N. longissima</i> (Breb.) Ralfs ***	*	+*
<i>N. rupestris</i> Proschk.-Lavr.	+	+*
<i>N. tenuirostris</i> Mereschk.	+*	+*
<i>N. sigma</i> var. <i>intercedens</i> Grunov	-	*
<i>Nitzschia</i> sp.	-	+*
<i>Parlibellus delognei</i> (V.H.) E.J. Cox	-	+*
<i>Pauliella taeniata</i> (Grunov) Round et Basson	-	+
<i>Pinnularia</i> sp.	-	*
<i>Plagiotropis lepidoptera</i> (Greg.) Poulin et Cardinal	-	+*
<i>Pleurosigma angulatum</i> (Quek.) W. Sm.	-	+*
<i>Pl. elongatum</i> W. Smith	+*	+*
<i>Pleurosigma</i> sp.	-	*
<i>Podosira hormoides</i> (Mont.) Kütz.	*	+
<i>Proboscia alata</i> (Bright.) Sundström	+*	-
<i>Psammodictyon constrictum</i> (Greg.) D.G. Mann	-	+*
<i>Ps. panduriforme</i> (Greg.) D.G. Mann	-	+
<i>Pseudo-nitzschia delicatissima</i> (Cleve) Heiden	+*	+*
<i>P. seriata</i> (Cleve) H. Peragallo	+*	+*
<i>Pseudosolenia calcar-avis</i> (Schultze) Sundström	+*	+*

1	2	3
<i>Rhabdonema adriaticum</i> Kütz.	-	+*
<i>Rhoicosphenia marina</i> (W. Smith) M. Schmidt	-	+
<i>Rhopalodia gibberula</i> (Ehrenb.) O.F. Müll.	-	+*
<i>Rh. musculus</i> (Kütz.) O.F. Müll.	-	*
<i>Seminavis ventricosa</i> (Greg.) V. Garcia-Baptista	-	+*
<i>Simonsenia</i> sp.	-	*
<i>Skeletonema costatum</i> (Grev.) Cleve	+*	+*
<i>Stauronei simulans</i> (Donkin) Ross ex Hartley	-	+
<i>Striatella delicatula</i> (Kütz.) Grunov	-	+*
<i>S. interrupta</i> (Ehrenb.) Heib.	+*	+
<i>S. unipunctata</i> (Lyngb.) Agardh	-	+*
<i>Tabularia fasciculata</i> (Agardh) Williams et Round	-	+*
<i>T. tabulata</i> (Agardh) Williams et Round	-	+
<i>Tryblionella coarctata</i> (Grunov) D.G. Mann	-	+*
<i>T. marginulata</i> (Grunov) D.G. Mann	-	+
<i>Surirella fastuosa</i> Ehrenb.	-	+
<i>Thalassionema nitzschioides</i> (Grun.) Mereschk.	+*	+*
<i>Thalassiosira parva</i> Proschk.-Lavr. ***	-	+*
<i>Trachyneis aspera</i> (Ehrenb.) Cleve	-	+*
<i>Toxarium undulatum</i> Bail.	-	+
<i>Undatella quadrata</i> (Bréb. ex Kütz.) Padd. et Sims	-	+*
Chrysophyta		
<i>Dictyocha speculum</i> Ehrenb.	+	-
<i>Deutschlandia stenophylla</i> Schill.	+	-
Haptophyta		
<i>Acanthoica acanthos</i> (Schill.) Defl.	+*	-
<i>Calyptosphaera oblonga</i> Lohm.	+*	-
<i>Emiliana huxleyi</i> (Lohm.) Hay et Mohler	+	+*
<i>Oolithotus fragilis</i> (Lohm.) Martini & Müller	+*	+*
<i>Pontosphaera echinofera</i> Schill.	+*	-
<i>Rhabdosphaera longistilis</i> Schill.	+*	-
<i>Syracosphaera subsalsa</i> Conrad.	+*	-
Cryptophyta		
<i>Cryptomonas erosa</i> Ehrenb.	-	*
<i>Hillea fusiformis</i> Schill.	*	-
Cyanoprokaryota		
<i>Lyngbya</i> spp.	-	+*
<i>Oscillatoria</i> spp.	-	+
Всего: 184	86/58*	132/89*

(+) – вид присутствует; (-) – вид отсутствует; (*) – вид встречен в седиментационных ло-
вушках.

Обмен биогенами элементами между донными отложениями и водой придонного слоя опосредуется через поровые воды, что в большей степени определяется скоростью оборота азота и фосфора и способствует продуктивности морских экосистем (Пропп, Пропп, 2001). Эти процессы способствуют увеличению численности и биомассы микроводорослей планктона и бентоса, а поскольку

между грунтом и водной толщей происходит интенсивный обмен взвешенным и осевшим веществом, то структура фитопланктона отчасти находится под влиянием водорослей бентоса, что определяет формирование единого эколого-флористического комплекса микроводорослей в прибрежье моря (Рябушко, Рябушко, 2001). Взаимное влияние микроводорослей бентали и пелагиали заметно на мелководье. На примере двух массовых видов диатомовых водорослей Чёрного моря – облигатного вида-образателя *L. abbreviata* и свободноживущего вида *C. closterium* – можно показать, как весной и летом в период перемешивания вод во время или после штормов клетки *L. abbreviata* отмечены в фитопланктоне от верхних до нижних горизонтов глубин. В январе – марте 1996 г. в фитопланктоне Казачьей бухты этот вид доминировал по численности и биомассе (рис. 92, 93), составляя по биомассе от 30 до 66 % общего фитопланктона (Рябушко и др., 2004).

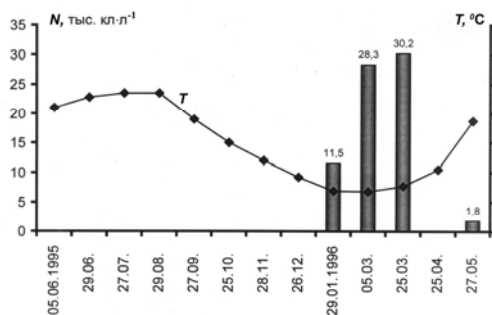


Рис. 92. Динамика численности (*N*) *Licmophora abbreviata* в фитопланктоне Казачьей бухты, *T* – температура воды

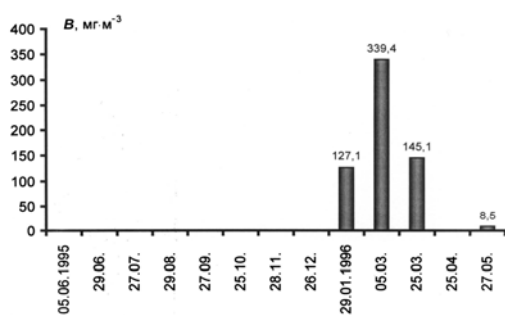


Рис. 93. Динамика биомассы (*B*) *Licmophora abbreviata* в фитопланктоне Казачьей бухты

Некоторые авторы относят *C. closterium* к планктонным формам. По нашим данным, этот вид следует отнести к бентопланктонным формам, поскольку он отмечен круглогодично и на различных субстратах вдоль береговой полосы моря. Сезонная динамика численности этого вида исследована нами одновременно в микрофитобентосе и фитопланктоне Казачьей бухты с мая 1995 по май 1996 гг. в интервале глубин 0,5 – 4,5 м. Установлено, что наибольшего развития эта водоросль достигает весной (рис. 94). Средняя численность *C. closterium* на поверхности раковин живых

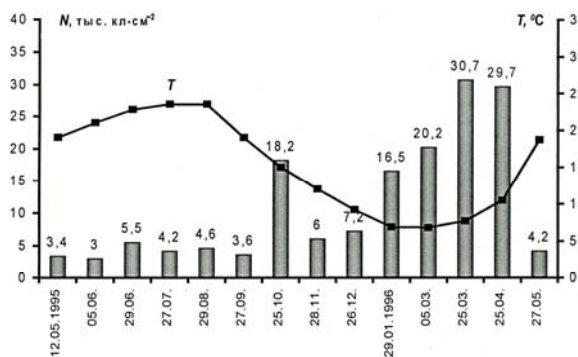


Рис. 94. Сезонная динамика численности (*N*) *Cylinthotheca closterium* в бентосе Казачьей бухты, *T* – температура воды

мидий в течение года варьирует от $3 \cdot 10^3$ (июнь) до $30,7 \cdot 10^3$ кл.·см⁻² (март) в зависимости не только от сезона года, но и от глубины обитания моллюсков. В октябре 1995 г. на 0,5 м при $T = 15^\circ\text{C}$ наблюдали активную вегетацию *C. closterium* с численностью от $20 \cdot 10^3$ до $28 \cdot 10^3$ кл.·см⁻² (Рябушко и др., 2004).

Максимальной численности вид достигал в бентосе $63,6 - 65,6 \cdot 10^3$ кл.·см⁻² и планктоне $38 \cdot 10^3$ кл.·л⁻¹ в марте 1996 г. на глубине 2,5 м при $T = 6,8 - 7,7^\circ\text{C}$. С повышением температуры воды численность снижалась, достигая в летне-осенний сезон минимальных значений $500 - 1\ 000$ кл.·см⁻² – в бентосе и $5\ 300$ кл.·л⁻¹ – в планктоне. Именно в летний период с увеличением прогрева вод отмечена тенденция увеличения численности и биомассы фитопланктона в Казачьей бухте, а при снижении температуры количественные показатели повышаются для верхних горизонтов глубин. Сравнение количественных характеристик микроводорослей в бухте весной (1995 и 1996 гг.) показало, что при снижении температуры воды до 10°C наблюдается увеличение численности диатомовых в обоих биотопах. С температурным фактором связано зимне-весеннее «цветение» воды, вызванное интенсивным развитием диатомовых водорослей. Обычно в морях умеренных широт при снижении температуры воды в прибрежном мелководье устанавливается зимняя гомотермия вод, происходит подъем глубинных вод, обогащённых у дна регенерированными биогенными элементами (Пропп, Пропп, 1981, 2001). При этом совпадение термического максимума и устойчивой вертикальной стратификации водных масс является, по мнению Маргалефа, весьма благоприятным фактором для развития планктонных диофлагеллят, которые легко удерживаются в поверхностном слое воды, тогда, как диатомовые, при полном отсутствии турбулентного перемешивания, имеют тенденцию к погружению на дно (Эрхард, Сежен, 1984).

Приоритетная роль среди биогенных элементов, обеспечивающих вегетацию диатомовых водорослей обоих биотопов, принадлежит неорганическим соединениям азота, фосфора и кремния, поскольку при нехватке этих элементов в море одноклеточные водоросли снижают свою метаболическую активность. Аномально высокие для лета концентрации биогенных элементов отмечены в июле, что связано с размещением в конце июня в вольерах, расположенных поблизости от места отбора проб, полутора десятков дельфинов, экскременты которых начали поступать в бухту в значительных количествах. Один дельфин экскретирует в среднем $2 - 7$ кг взвешенного вещества в сутки, состоящего на $40 - 65\%$ из органического вещества (Смирнова и др., 1999а).

Летом, когда антропогенное воздействие в прибрежье увеличилось, биота ответила ростом биомассы микроводорослей, а также обильной вегетацией макроэпифитов. В дальнейшем биота адаптируется к дополнительной нагрузке, и концентрации биогенных элементов стабилизируются на более низком уровне. Вспышка численности диатомей в Казачьей бухте, достигающая максимума в марте – апреле, приводит к уменьшению содержания в воде аммонийного азота, фосфора и, особенно, кремния. В другие месяцы микроводоросли не испытывают недостатка в азотном и фосфорном питании.

На плавучесть микроводорослей влияет содержание питательных веществ в воде. Снижение концентрации биогенных элементов вызывает увеличение скорости опускания на дно некоторых видов центральных диатомей. Значительное увеличение скорости опускания диатомей, вызванное истощением силикатов в среде, указывает на то, что биохимические аспекты метаболизма кремния для регуляции плавучести значительно важнее, чем изменения количества кремния в клетке (Bienfang et al., 1982). Содержание Si в воде Казачьей бухты сохранялось практически стабильным в течение года, что, по-видимому, связано с относительно равномерным растворением кремнистого материала, постоянно присутствующего в тол-

ще воды. К весеннему вегетационному периоду содержание кремния достигает достаточных значений для его быстрого нарастания. В марте – апреле во время массовой вегетации водорослей исключением является возрастание концентрации кремния до $350 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$ в подповерхностном и придонном слоях воды с последующим падением его содержания почти до аналитического нуля во всей водной толще. Сезонная динамика концентраций неорганического кремния в бухте совпадает с характером изменений количества NH_4^+ . Почти синхронное изменение на протяжении года концентраций Si и NH_4^+ в воде связано, возможно, со сходным механизмом регенерации этих неорганических соединений при деструкционных процессах, определяемых концентрацией растворённого кислорода (Сапожников, 1995). Для акватории бухты рассчитаны атомарные отношения кремний: азот: фосфор, где азот представлен пулом неорганических соединений, которые отличаются нестабильностью, особенно в период интенсивного развития диатомовых водорослей и после снижения их развития в планктоне и бентосе. Соотношение кремний: азот: фосфор в бухте сильно варьирует. Дальнейшее снижение концентрации растворённого в воде кремния вызывает резкое изменение в этом соотношении, которое становится меньше 1, что приводит к весенней и осенней перестройке видовой и количественной структуры сообществ микроводорослей, а также в наибольшей степени лимитирует количественный рост и развитие микрофитобентоса, состоящего в основном из диатомовых водорослей.

Анализ соотношения неорганических форм Si , N и P позволяет предположить, что лимитирующими элементами, ограничивающими рост биомассы и численности диатомовых и, возможно, влияющими на их видовой состав, являются в основном неорганические соли азота и кремния. Кроме того, оседающий отмирающий фитопланктон вносит дополнительную органику в бентосные сообщества, пополняя пул питательных органических веществ, для использования их в дальнейшем диатомовыми, динофитовыми водорослями, которые вместе с бактериями способны утилизировать их для своего питания.

Основным фактором, регулирующим интенсивность азотного питания микроводорослями, является колебание температуры воды (Paasche, Kristiansen, 1973). Поэтому летом средняя скорость потребления аммония и нитратов фитопланктоном выше, чем в другие сезоны года. В процессе своей жизнедеятельности микроводоросли ассимилируют аммонийный, нитритный, нитратный азот, мочевину и другие органические соединения, фосфаты, кремний и его соединения.

Активному процессу нитрификации способствует достаточное насыщение воды кислородом, высокие значения БПК_5 , оптимальные значения рН и постоянный приток ОВ на протяжении всего года. Таким образом, абиотические и биотические факторы морской среды в значительной степени определяют особенности формирования структуры сообществ фитопланктона и микрофитобентоса, а связь пелагиали и бентали в экосистеме прибрежной зоны моря часто является более существенной и взаимообуславливает развитие микроводорослей как единого эколого-флористического комплекса на мелководье. Взаимное влияние микрофитобентоса и фитопланктона особенно ярко проявляется в экотоне прибрежной части моря, поскольку близость береговой зоны, пояс макрофитов, твёрдые и рыхлые грунты, современные донные осадки во время турбулентных возмущений в море усиливают взаимный обмен микроводорослей бентали и пелагиали.

**МИКРОВОДОРОСЛИ – ПОКАЗАТЕЛИ
СОСТОЯНИЯ МОРСКИХ ЭКОСИСТЕМ.....**

Экологические системы в контактных зонах раздела суша-море наиболее восприимчивы к техногенному воздействию. Под влиянием антропогенного пресса на водоемы ускоряются процессы эвтрофирования вод, а загрязняющие вещества негативно влияют на экосистемы в целом и ее отдельные компоненты, такие как, например, фитопланктон и микрофитобентос. При определённых экологических, климатических, техногенных условиях в локальных акваториях моря может происходить катастрофически быстрый, хотя достаточно кратковременный рост биомассы микроскопических организмов, что является одним из биологических откликов биоты на экологический стресс. Массовое развитие зелёных, синезелёных (цианобактерий), золотистых, гаптофитовых, диатомовых, динофитовых, рафидофитовых водорослей, а также некоторых простейших вызывает так называемые «цветение» воды и «красные приливы».

Многолетние наблюдения за частотой «цветений» воды и «красными приливами» вызываемые не только микроводорослями, но и потенциально токсичной инфузорией *Myrionecta rubra*, в планктоне Северного моря (табл. 73) имеют черты сходства с Чёрным морем (Skolka, Petran, 1960; Курилов, 2001; Селифонова, 2012), взрыв численности которой может нанести существенный ущерб прибрежной экосистеме моря, а также аквакультуре и рыбному хозяйству. Этот широко распространённый в пресных и морских водах вид отнесённый к видам-индикаторам эвтрофности водоёмов (Туманцева, 1985; Рябушко, 2003б), особенно обилен в Одесском заливе, достигая численности до 10 млн экз.·л⁻¹ (Курилов, 2001).

В различных морях Мирового океана известно более 200 видов микроводорослей – возбудителей «цветения» воды, из них на долю видов, вызывающих токсичные «красные приливы», приходится 20 % (Коновалова, 1992). Быстрое увеличение биомассы водорослей в морских или солоноватых водах часто приводит к массовой гибели рыбы и беспозвоночных, загрязнению морепродуктов токсинами, отрицательно влияет на экосистемы, оказывает другие негативные воздействия.

Одноклеточные водоросли продуцируют высокотоксичные соединения, которые обладают химическими особенностями, характерными для каждой таксономической группы. К настоящему времени получены химические формулы ряда соединений, выделенных из микроводорослей, изучено действие токсинов на организм различных гидробионтов и человека и их симптоматика (Todd, 1993; Todd et al., 1993; Rhodes et al., 1996; Burkholder, 1998; EUROHAB, 1998; Dizer et al., 2001; GEONAB, 2001; Potentially..., 2001).

К основным факторам возникновения «цветения» воды в любом водоёме, в том числе и в Азово-Черноморском бассейне, можно отнести повышение температуры воды сверх обычной нормы, что в настоящее время периодически наблюдается в прибрежных мелководных участках морей; регулярное поступление в море ливневых и неочищенных или слабо очищенных хозяйственно-коммунальных стоков; увеличение или снижение солёности воды в локальных акваториях; нарушение биологического разнообразия и т. д.

Табл. 73. Количество случаев «цветения» воды и «красных приливов», вызываемых микроскопическими организмами в прибрежье Северного моря в разные годы (из: Belin et al., 1989)

Таксоны	1975	1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987	1988	Всего
Dinophyta															
<i>Prorocentrum mican</i>	1	2	2	3	-	2	5	2	1	1	2	-	3	1	25
<i>P. minimum</i>	-	-	-	-	-	-	1	1	1	2	-	7	6	2	20
<i>Noctiluca scintillans</i>	-	1	-	9	2	-	5	1	3	9	7	4	-	5	46
<i>Gonyaulax</i> spp.	-	-	-	6	1	-	1	-	2	4	1	1	1	-	17
<i>Gymnodinium aureolum</i>	-	1	-	3	-	-	2	-	2	-	-	1	6	1	16
<i>Gymnodinium</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	1	3	-	3	1	2	3	13
Haptophyta															
<i>Phaeocystis pouchetii</i>	1	-	2	2	2	4	2	2	2	2	2	1	-	1	23
Protozoa															
<i>Myrionecta rubra</i> (= <i>Mezodinium rubrum</i>)	1	-	-	-	-	3	1	1	2	2	1	-	-	1	12
Всего «цветений»	3	4	4	23	5	9	17	8	16	20	16	15	18	14	172

Каждый из этих факторов в отдельности или же в совокупности может стимулировать развитие токсичных микроводорослей, патогенных бактерий, паразитов, вирусных и других опасных организмов. При этом речь идёт не только об угрозе возникновения «цветения воды», но и о возможности попадания в организм человека патогенных для него организмов.

Мировая статистика свидетельствует о реальной опасности для здоровья людей (табл. 74) употребление в пищу добытых в море и необработанных или слабо термически обработанных моллюсков, ракообразных и рыбы.

Табл. 74. Случаи отравлений людей морепродуктами, зарегистрированные в разных странах мира

Годы	Страны	Количество		Литературный источник
		отравлений	летальных исходов	
		Рыбные отравления		
1886	Япония	86	74	Ричиути, 1979
1892	-«-	219	141	-«-
1963	-«-	164	82	-«-
Моллюсковые отравления				
1927	США, Калифорния	102	6	McFarren et al., 1960
1793–1958	-«-	792	173	-«-
1880–1989	Канада	500	30	Todd et al., 1993
1970–1979	-«-	-	127	-«-

Именно на побережье южных морей в летний сезон увеличивается частота желудочно-кишечных отравлений не только в результате случайного попадания загрязнённой морской воды в организм человека, но и при бесконтрольном употреблении в пищу морепродуктов. Летом в Азово-Черноморском бассейне довольно часто отмечают случаи отравления людей мидией в прибрежных кафе и «точках общепита», но статистика таких случаев отсутствует (Мальцев, 2000; Рябушко, 2003б, 2008; Мальцев, Ключников, 2004).

Зарубежные эпидемиологи убеждены, что некоторые болезни человека связаны с токсичностью микроводорослей. Многие случаи заболеваний людей недоучтены, поскольку токсины оказывают влияние на иммунную систему человека, а их симптомы-«маски» могут имитировать известные болезни, проявляющиеся в виде диареи, головной боли, нервнопаралитического свойства (Burkholder, 1998). Известно, что мидии сами не продуцируют токсины, но переваривая ядовитые микроводоросли, накапливают их яд в своих органах (Sommer, Meyer, 1937; Koch, 1939). При этом опасность угрожает человеку не только из-за токсинов, аккумулированных в морепродуктах. Известно, что двустворчатые моллюски-фильтраторы, в том числе мидии и устрицы, могут быть носителями бактерий, а также вирусов позвоночных животных, прежде всего, вирусов человека. И хотя черноморская мидия в этом отношении практически не исследовалась, но подобная информация имеется для других регионов Мирового океана (Гаевская, 2007).

Таким образом, опасные микроводоросли и патогенные организмы по трофической цепочке от моллюсков, которые ими питаются, попадают к человеку, употребляющему морепродукты, что в итоге может нанести вред его здоровью, вплоть до летального исхода.

Опасные виды встречаются практически во всех систематических группах водорослей (Рябушко, 2003б), а их биологическое разнообразие достаточно велико. Список потенциально опасных микроводорослей Мирового океана представлен в основном видами фитопланктона, однако в него входят также бентопланктонные и бентосные формы. В обзорной статье, иллюстрирующей роль опасных микроводорослей в морском рыбоводстве, приведен список 56 потенциально токсичных морских видов, из числа которых 21 относится к бентосным, а 2 – бентопланктонным формам (Burkholder, 1998).

В результате инвентаризации потенциально опасных микроводорослей, в том числе токсичных видов, в Азово-Черноморском бассейне зарегистрировано 78 видов и ввт, в том числе 38 токсичных видов, из них в Чёрном море – 76 / 36 и Азовском море – 65 / 30, соответственно. Более 50 % видов отмечено в бентосе моря, около 60 % являются потенциально токсичными, из них 30 % встречаются и в других морях Мирового океана (Рябушко, 2003а, б). В последние годы участились случаи заноса в Чёрное море видов-вселенцев, поэтому возникает риск появления здесь новых потенциально опасных видов.

Появление в любом водоёме того или иного потенциально опасного вида микроводорослей, резкий рост его численности могут свидетельствовать об определённых изменениях в среде обитания. Именно поэтому вредоносные виды микроводорослей часто используют как тест-объекты качества среды водоёмов, и не только для прогноза развития «цветения» воды со всеми вытекающими отсюда последствиями, но и в целях безопасности населения.

При оценке качества водной среды в местах, подверженных хозяйственно-бытовым и химическим сбросам, особенно важна роль донных микроводорослей. Известно, что канализационные, бытовые и ливневые стоки создают значительный дефицит кислорода в воде, к которому очень чувствительны многие из них (Кульский и др., 1986). Следовательно, любые изменения качественного и количественного состава этих микроводорослей могут служить определённым сигналом неблагоприятной экологической ситуации, не только в естественной среде, но и в системе сточных вод, что особенно актуально в связи с проблемой чистой воды. Так, исследования микроводорослей в системе естественных биологических прудов и сооружений по очистке сточных вод в районе побережья Коктебеля (п. Планерское) показали, что, проходя через систему прудов биологической очистки, в Чёрное море вливаются воды, значительно очищенные от вредных примесей (Рябушко, 1993б; Ryabushko, 1993).

При индикации пороговых уровней нарушения состояния экосистемы и определения предельно допустимых концентраций в ней видов-индикаторов, опасных и токсичных видов микроводорослей необходимы данные об их численности и биомассе в планктоне и бентосе морей, тенденциях их сезонной динамики, размерной структуре популяций, темпах размножения видов (Andersen, 1996). Подобная информация неопределима при подготовке соответствующих документов, регламентирующих работу служб здравоохранения, осуществляющих контроль качества морепродуктов в целях обеспечения безопасности населения стран Азово-Черноморского бассейна Украины.

Выявление потенциально вредоносных и токсичных видов не только фитопланктона, но и микрофитобентоса морей является одной из приоритетных задач гидробиологии.

Индикаторная роль микроводорослей в оценке качества морских вод

Мониторинг и оценка состояния морской среды и живых ресурсов являются основными направлениями деятельности международной глобальной системы наблюдений за океаном (GOOS). По сравнению с другими разделами программы, Биологический блок GOOS наименее разработан из-за методологических и методических аспектов, определяемых сложностями оценки функционирования импактных экосистем (В. Рябушко и др., 2003, 2005а). Способность сообществ к самовосстановлению зависит от их компонентного состава и продукционного потенциала, основанного на возобновлении автохтонного органического вещества, и имеет принципиальное значение для поддержания биоразнообразия и устойчивости экосистемы к внешним воздействиям. Известно, что высокопродуктивные экосистемы гораздо быстрее способны компенсировать причинённые им повреждения и эффективнее выдерживать антропогенную нагрузку.

Биологический метод контроля качества воды считается наиболее универсальным, поскольку для этих целей используют самые разнообразные и чувствительные виды гидробионтов, реагирующие на изменения среды обитания при антропогенном воздействии. Оценка степени загрязнения воды можно производить по индикаторным видам, например, сравнивать между собой видовой состав флор чистых и загрязнённых водоёмов (Макрушин, 1974).

Морские одноклеточные микроводоросли как универсальные и наиболее чувствительные организмы широко используют в качестве биоиндикаторов для контроля экологической обстановки в море (Ryabushko et al., 2003). Бентосные диатомовые, распространённые на различных типах субстратов, обладающие коротким жизненным циклом, и обитающие в водоёмах разной сапробности с широким диапазоном абиотических факторов, служат хорошими индикаторами качества воды (Bahls, 1979; Battarbee et al., 1999). Так, степень загрязнения пресных вод и почв определяют по состоянию водорослевых сообществ: составу, доминирующим видам, соотношению различных групп водорослей, обилию видов, их численности и биомассе, индексу видового разнообразия (Крайнюкова, 1988; Баринаова, 2006; Sladeček, 1986). Нам представляется, что такие подходы в исследовании можно использовать при биотестировании морских акваторий, для которых этот метод используется гораздо реже (Гусяков и др., 1992; В. Рябушко и др., 2003; Рябушко и др., 2005а, б; Бегун и др., 2009, 2010а).

Эвтрофирование Чёрного моря при антропогенном воздействии, вследствие увеличения содержания азота, фосфора и других биогенных элементов, способствует росту численности микроводорослей, особенно заметному в прибрежных экосистемах. Наши исследования показали, что отдельные виды реагируют на антропогенное эвтрофирование (Рябушко и др., 2000; Рябушко, Рябушко, 2001) увеличением численности, причём в более эвтрофных участках Карантинной и Казачьей бухт численность микроводорослей в 2 – 2,5 раза выше, чем в относительно чистых районах моря (Рябушко, 1994б).

Одним из факторов риска появления «цветения» воды и «красных приливов» в море является возрастающая в летний период рекреационная нагрузка на черноморское побережье, способствующая увеличению эвтрофикации прибрежных акваторий и росту гетеротрофных, патогенных и токсичных микроорганизмов в планктоне и бентосе морей, вспышке их численности. В качестве примера нами

составлен список 35 видов микроводорослей – индикаторов морской среды, широко встречающихся в бентосе Чёрного моря (табл. 75).

Для анализа их экологической и географической характеристик нами использованы собственные и литературные данные по пресноводным и морским водорослям, а также привлечены данные нашей сводной таблицы (Приложение 2). Среди микроводорослей по отношению к солёности преобладают солоноватоводно-морские (48,6 %) и морские (40 %) формы; по фитогеографической характеристике – космополиты (40 %) со значительной долей тропических элементов флоры – по 20 % АБТ и БТ (табл. 75).

По массовым видам, характеризующим ацидификацию вод, в Чёрном море преобладают алкалофильные виды водорослей с элементами индифферентных форм, что отмечено и для диатомовых водорослей Чёрного, и для египетского побережья Средиземного моря (Гуслияков и др., 1992; Рябушко, 2009; Zalut, 2002).

Табл. 75. Биоиндикационные характеристики некоторых видов-индикаторов микрофитбентоса Чёрного моря

Таксон	<i>M</i>	<i>T</i>	<i>D</i>	<i>S</i>	<i>C</i>	<i>A</i>	Гео
1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Achnanthes brevipes</i>	Б	эвр	-	β	СМ	алк	К
<i>A. longipes</i>	Б	эвр	-	β	М	алк	К
<i>Ardissonea baculus</i>	Б	эвр	-	β	СМ	алк	БТ
<i>A. crystallina</i>	Б	эвр	-	β	СМ	алк	БТ
<i>Amphora caroliniana</i>	Б	эвр	-	α	СМ	алк	АБТ
<i>A. hyalina</i>	БП	эвр	-	β	М	алк	К
<i>Bacillaria paxillifera</i>	БП	эвр	эс	<i>o-a</i>	СМ	инд	К
<i>Berkeleya rutilans</i>	Б	эвр	-	-	СМ	алк	АБТ
<i>Chrysamoeba radians</i>	ПБ	эвр	-	β - <i>x-o</i>	ПС	-	Б
<i>Cocconeis costata</i>	ЭФ	эвр	-	-	М	алк	К
<i>C. scutellum</i>	ЭФ	эвр	-	β	СМ	алк	К
<i>Coscinodiscus jonesianus</i>	Б	-	-	-	М	-	Б
<i>Cylindrotheca closterium</i>	БП	эвр	-	β	СМ	-	АБ
<i>Entomoneis alata</i>	БП	эвр	-	-	С	алк	АБТ
<i>E. paludosa</i>	БП	-	-	-	С	алк	АБ
<i>Fallacia pygmaea</i>	Б	-	эс	<i>o-β</i>	СМ	алк	Б
<i>Grammatophora marina</i>	ЭФ	эвр	-	β	М	алк	К
<i>Halamphora coffeiformis</i>	Б	эвр	-	-	СМ	алк	АБТ
<i>Licmophora abbreviata</i>	ЭФ	-	-	β	М	алк	АБ
<i>L. flabellata</i>	ЭФ	эвр	-	β	М	алк	БТ
<i>Melosira moniliformis</i> var. <i>moniliformis</i>	БП	эвр	-	<i>o-α</i>	СМ	алк	К
<i>M. moniliformis</i> var. <i>subglobosa</i>	БП	эвр	-	<i>o-α</i>	СМ	алк	К
<i>Nitzschia hybrida</i> f. <i>hyalina</i>	БП	эвр	-	-	СМ	-	Б
<i>Prorocentrum cordatum</i>	П	эвр	-	-	СМ	-	БТ
<i>P. lima</i>	Б	эвр	-	-	М	-	К
<i>P. micans</i>	П	эвр	-	-	М	-	К
<i>Rhoicosphenia marina</i>	ЭФ	эвр	-	β	М	-	АБ
<i>Seminavis ventricosa</i>	Б	эвр	-	β	СМ	алк	К
<i>Spirulina tenuissima</i>	П	эвр	-	-	М	-	БТ

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Striatella unipunctata</i>	Б	эвр	-	-	М	алк	БТ
<i>Tabularia tabulata</i>	Б	эвр	эс	β - α	СМ	инд	К
<i>T. fasciculata</i>	Б	эвр	сп	α	СМ	инд	К
<i>Trachyneis aspera</i>	Б	эвр	-	β	М	алк	АБТ
<i>Toxarium undulatum</i>	Б	эвр	-	-	М	алк	АБТ
<i>Tryblionella acuminata</i>	Б	эвр	сп	β - p	С	алк	АБТ

Примечание. Список обозначений и сокращений (по: Баринава и др., 2006; с нашими изменениями и дополнениями). М – приуроченность к местообитанию: Б – бентосный, П – планктонный, БП – бентопланктонный, ПБ – планктонно-бентосный; ЭФ – эпифит; Т – температурная приуроченность – (эвр – эвритермный); D – группа индикаторов по Ватанабе: сп – сапроксен; эс – эврисапроб; S – зона самоочищения по Пантле-Буку в модификации Сладчека с индивидуальными индексами каждой из групп сапробионтов: β -бетамезосапробионт, β - α – бета-альфамезосапробионт, β - p – бетаполисапробионт, x - o – ксено-олигосапробионт, α – альфамезосапробионт o - α – олиго-альфамезосапробионт; o - β – олиго-бетамезосапробионт; С – галобность: М – морской, СМ – солонатоводно-морской; ПС – пресноводно-солонатоводный; А – группы индикаторов ацидификации: инд – индифферент; алк – алкалифил; Гео-географическая приуроченность: К – космополит; Б – бореальный; БТ – бореально-тропический; АБТ – аркто-бореально-тропический.

По шкале сапробионтности Пантле-Буку в модификации Сладчека (Sladec̆ek, 1986), ведущее место среди видов-индикаторов органического загрязнения занимает β -мезосапробная группа (около 50 % видов), которые характерны для слабо и умеренно загрязненных вод (табл. 74). Вид золотистой водоросли *Chrysamoeba radians* отнесён к ксено-олиго-бетамезосапробионтам (Унифицированные методы..., 1977), при этом у некоторых видов рода *Chrysamoeba* обнаружены токсины (Горюнова, Дёмина).

Кроме методов, применяемых для пресных водоемов, для экологического тестирования морских водоемов можно использовать некоторые параметры изменения морфологической структуры и формы одноклеточных водорослей, имеющих кремниевый панцирь. В водах крымского побережья, как и северо-западной части Чёрного моря, и его лиманов (Гусяков и др., 1992), мы неоднократно наблюдали не только aberrantные формы створок тенелюбивых видов *Cocconeis*, занимающих нижний ярус заселения субстратов, но и изменения в элементах морфологической структуры их панциря. Это явление отмечено также для двух видов-убиквистов *Cocconeis scutellum* и *C. costata* из Японского моря (Рябушко, 1986; Бегун и др., 2009) и вод Аргентинского архипелага Украинской Антарктической станции (УАС) «Академик Вернадский» (Рябушко, 2005в). Некоторые авторы полагают, что эти изменения связаны с загрязнением морей, однако из-за отсутствия достаточного материала и специальных исследований, говорить об этом пока преждевременно.

Гетеротрофные микроводоросли. Среди водорослей существуют светолюбивые и тенелюбивые, автотрофные и гетеротрофные виды, способные развиваться в темноте и на значительных глубинах в море. Условия освещённости влияют на продолжительность и структуру жизненного цикла многих видов водорослей, в частности, диатомовых (Рошин, 1976, 1994; Давидович, 1992, 1994; Давидович, Чепурнов, 1993; Admiraal, Peletier, 1979, 1980). Отношение к свету у разных видов микроводорослей неодинаковое. Некоторые виды облигатно нуждаются в чередо-

вании периодов темноты или пониженной освещённости для своего полового воспроизводства, который, в свою очередь, связан как с уровнем освещённости, так и продолжительностью фотопериода. Скорость роста у водорослей, растущих гетеротрофно в темноте, лимитируется светом и усиливается в присутствии органических веществ.

В природных местообитаниях у диатомовых водорослей показано положительное взаимодействие между содержанием органических веществ и их склонностью к гетеротрофии (Admiraal et al., 1980; Saks, 1983). Обнаружение среди них видов, способных переходить на гетеротрофный тип питания (Lewin, 1953; Lewin, Lewin, 1960; Lewin, Guillard, 1963; Lewin, Helluebust, 1976; Saks, 1983), важно для объяснения механизмов утилизации микроводорослями избыточной органики в среде их обитания. Среди гетеротрофных планктонных видов отмечены представители разных групп водорослей (табл. 76).

Табл. 76. Численность (N) и биомасса (B) гетеротрофных водорослей фитопланктона Казачьей бухты Чёрного моря

Вид	Глубина, м	Месяц	N , кл. \cdot л $^{-1}$	B , мг \cdot м $^{-3}$
<i>Amphidinium operculatum</i> ***	2,5	ноябрь	8 333	-
<i>Prorocentrum micans</i> ***	4,5	август	11 250	135,0
« «	0,5	«	6 666	-
« «	2,5	декабрь	4 666	55,99
<i>Prorocentrum cordatum</i> **	0,5	ноябрь	13 332	26,7
« «	«	декабрь	4 666	8,86
<i>Ceratium tripos</i> ***	«	июнь	7 000	840,0
« «	4,5	ноябрь	6 666	800,0
<i>C. furca</i> ***	0,5	июнь	11 666	291,6
« «	0,5	октябрь	7 692	499,9
<i>Cerataulina pelagica</i> *	0,5	ноябрь	26 664	-
« «	2,5	«	8 333	-
« «	4,5	«	73 326	-
<i>Scrippsiella trochoidea</i> **	0,5	июнь	17 499	92,7
« «	2,5	июнь	163 324	865,6
« «	0,5	ноябрь	39 996	319,96
« «	2,5	«	8 333	66,66
<i>Gyrodinium fusiforme</i>	4,5	июль	7 000	12,5
« «	4,5	август	78 750	50,4
« «	4,5	сентябрь	95 235	60,9
« «	4,5	ноябрь	6 666	10,5
« «	0,5	декабрь	4 666	29,86
<i>G. spirale</i>	4,5	май	6 000	396,0
<i>Protoperidinium steinii</i>	0,5	март	6 000	40,2
« «	0,5	август	12 307	82,5
<i>Emilinia huxleyi</i> *	2,5	ноябрь	8 333	1,50
<i>Pseudo-nitzschia seriata</i> ***	4,5	май	161 000	141,7

(*) – виды-возбудители только «цветения» воды в море; (**) – виды-возбудители «цветения» воды и «красных приливов»; (***) – виды, продуцирующие токсины.

В последние десятилетия в морских прибрежных водах увеличилось содержание биогенных и токсических веществ антропогенного происхождения (Одум,

1986), что приводит к увеличению числа гетеротрофных организмов, в том числе одноклеточных водорослей. Микроводоросли, например, некоторые гаптофитовые, динофлагелляты и бентосные диатомеи родов *Amphora*, *Licmophora*, *Navicula*, *Striatella*, *Cocconeis*, *Tabularia* и др. предпочитают среду, обогащённую растворённым органическим веществом. В бентосе Чёрного моря нами также выявлены гетеротрофные диатомовые водоросли, широко распространённые в морях умеренных широт (табл. 77). Эти виды характеризуются разнообразными жизненными формами, помогающими им приспособиться к обитанию на разных типах субстратов в море.

Табл. 77. Численность (*N*) и биомасса (*B*) гетеротрофных видов, обнаруженных в Казачьей бухте на раковинах живых мидий разного возраста (1995 г.)

Вид	Глубина, м	Месяц, температура	Возраст мидии, годы	<i>N</i> , кл.·см ⁻²	<i>B</i> , мг·см ⁻²
1	2	3	4	5	6
<i>Navicula ramosissima</i>	0,5	ноябрь, 12°C	2,0	1 295	0,008
« «	«	« «	0,5	884	0,002
« «	«	« «	8,5	734	0,003
« «	2,5	« «	1,0	2 181	0,006
« «	«	« «	2,0	2 180	0,006
« «	4,5	« «	1,5	7 875	0,043
« «	«	« «	2,5	2 815	0,011
« «	«	« «	1,5	2 082	0,007
Среднее	-	« «	-	2 506	0,011
<i>N. ramosissima</i>	0,5	декабрь, 9,2°C	3,5	2 166	0,005
« «	0,5	« «	2,0	7 685	0,270
« «	«	« «	1,0	3 202	0,010
« «	2,5	« «	2,5	1 778	0,010
« «	«	« «	2,0	3 682	0,015
« «	«	« «	1,5	6 004	0,017
« «	4,5	« «	3,0	1 022	0,006
Среднее	-	« «	-	3 648	0,048
<i>Halamphora coffeiformis</i> *	0,5	ноябрь, 12°C	3,0	4 376	0,034
« «	«	« «	2,0	5 828	0,037
« «*	2,5	ноябрь, 12°C	8,5	1 467	0,006
« «	4,5	« «	2,5	1 408	0,005
Среднее	-	« «	-	3 270	0,021
<i>H. coffeiformis</i> *	0,5	декабрь, 9,2°C	3,5	8 664	0,019
« «*	«	« «	2,0	2 882	0,010
« «	2,5	« «	2,5	4 446	0,024
« «*	2,5	декабрь, 9,2°C	2,0	4 910	0,020
« «	«	« «	1,5	6 004	0,017
Среднее	-	« «	-	5 381	0,018
<i>Licmophora abbreviata</i>	0,5	ноябрь, 12°C	3,0	4 533	0,029
<i>L. abbreviata</i>	«	« «	2,0	5 180	0,033
« «	«	« «	0,5	7 952	0,022
« «	2,5	« «	8,5	1 101	0,004
« «	2,5	ноябрь, 12°C	1,0	1 451	0,004
« «	«	« «	2,0	8 144	0,035

Продолж. табл. 77

1	2	3	4	5	6
Среднее	-	« «	-	4 727	0,044
<i>L. abbreviata</i>	0,5	декабрь, 9,2°C	3,5	2 166	0,005
« «	«	« «	2,0	17 291	0,061
« «	«	« «	1,0	16 010	0,052
« «	2,5	« «	2,5	1 778	0,010
« «	«	« «	2,0	8 592	0,034
Среднее	-	« «	-	9 167	0,032
<i>Cylindrotheca closterium</i>	0,5	ноябрь, 12°C	3,0	6 876	0,054
« «	«	« «	2,0	1 295	0,008
« «	«	« «	0,5	6 627	0,018
« «	2,5	« «	8,5	2 201	0,009
« «	«	« «	1,0	9 451	0,024
« «	2,5	« «	2,0	7 809	0,033
« «	4,5	« «	2,5	3 519	0,014
Среднее	-	« «	-	5 397	0,046
<i>C. closterium</i>	0,5	декабрь, 9,2°C	3,5	7 220	0,016
« «	«	« «	2,0	21 134	0,074
« «	0,5	« «	1,0	21 614	0,074
« «	2,5	« «	2,5	3 557	0,020
« «	«	« «	1,5	9 606	0,027
« «	4,5	« «	4,0	3 743	0,015
« «	«	« «	3,0	5 624	0,032
« «	«	« «	1,0	2 499	0,004
Среднее	-	« «	-	9 375	0,024
<i>Striatella unipunctata</i> **	0,5	ноябрь, 12°C	3,0	625	0,005
<i>St. unipunctata</i> **	0,5	ноябрь, 12°C	2,0	8 418	0,054
« «	2,5	« «	2,0	2 231	0,009
Среднее	-	« «	-	3 758	0,023
<i>St. unipunctata</i> **	0,5	декабрь, 9,2°C	1,0	1 601	0,005

(*) – потенциально токсичный вид, (**) – вид-индикатор органического загрязнения среды.

Одни из них – прикрепленные, другие – свободноживущие, способные активно передвигаться по субстрату. Прикрепленные формы эврибионтных диатомовых родов *Licmophora*, *Tabularia*, *Cocconeis* относятся к инициальным организмам, одними из первых заселяющих поверхность разнообразных субстратов и обладающих высокими темпами роста. Они обладают высокой продуктивностью (их фотосинтез у поверхности воды составляет до $6,55 \text{ мг С} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{сут.}^{-1}$) и играют важную роль в морских прибрежных экосистемах (Бондарчук, 1980). Н. Танака (Tanaka, 1984) отмечал, что темпы деления одиночных и подвижных бентосных диатомовых водорослей выше, чем колониальных и прикрепленных видов к субстрату, и часто не зависят от обогащения среды биогенными элементами. Однако наши наблюдения показали, что в море в местах повышенного содержания биогенных элементов колониальные микроводоросли интенсивнее заселяют субстрат. Они активно обрастают поверхность конструкций, предназначенных для культивирования моллюсков и макроводорослей, составляя тем конкуренцию за субстрат, замедляя развитие и снижая товарные качества продуктов марикультуры.

Микроводоросли встречаются на кожных покровах китообразных, в том числе дельфинов, особенно в шрамах и различных повреждениях кожи, что делает животных уязвимыми для поселения грибков, вирусов, патогенных бактерий, а иногда способствует их гибели. Одноклеточные водоросли, в свою очередь, инфицируются морскими грибами и вирусами, и в результате представляют еще большую опасность для других гидробионтов (Рябушко, 2003б; Kumar, 1978b, 1983).

Облигатные виды-обрастатели *Licmophora* и *Tabularia* имеют своеобразные слизистые «ножки» мукополисахаридной природы, благодаря которым клетки не только оседают и закрепляются на субстрате, но и образуют колонии. Они встречаются на поверхности рыболовецких сетей, а в период массового развития представляют потенциальную, а иногда и существенную угрозу для икры рыб в местах нереста (рис. 95).



Рис. 95. Колонии диатомовых водорослей *Licmophora* и *Tabularia*, обрастающие поверхность икры тихоокеанской сельди, что приводит её к гибели (из: Рябушко, 2003б).

Среди бентосных диатомовых водорослей Чёрного моря, к числу склонных к миксотрофному типу питания, относятся некоторые массовые виды – *N. ramosissima*, *C. closterium*, *T. fasciculata*, *C. scutellum*, *S. unipunctata*, *L. abbreviata*, которые в период вспышки численности вызывают «цветение

воды» в прибрежной зоне моря.

Аутэкология некоторых массовых видов диатомовых водорослей

Остановимся более подробно на экологической характеристике некоторых массовых бентосных видов диатомовых водорослей Чёрного моря, и прежде всего, на представителях рода *Licmophora*, играющих существенную роль в разных экотопах моря. Ликмофоры являются инициальными, или пионерными видами, которые одними из первых появляются на искусственных субстратах в Чёрном море в зимне-весенний сезон, образуя колонии, которые к лету обычно распадаются на мелководье в результате штормов и водоросли порою встречаются в виде одиночных клеток в толще воды (Рябушко, 2003б). Адгезия (или прилипание) у ликмофор осуществляется с помощью слизистых образований, которые увеличивают поверхность прикрепления клеток к субстрату, что позволяет им улавливать детрит и растворённые питательные вещества. Кроме прикреплённых видов поселяются виды диатомовых водорослей, относящихся к свободноживущим подвижным формам, способным довольно активно передвигаться по субстрату. Поэтому для правильной трактовки экологических группировок водорослей и использования термина «обрастание», необходимо хорошо знать жизненные формы («экоморфы») донных диатомовых водорослей и сроки их развития в море.

Все виды *Licmophora* являются морскими литоральными и сублиторальными. Их природные популяции отмечены при солёности от 10 до 34 ‰, что свидетельствует об их эвригалинности. Клетки ликмофор продуцируют слизь из базальной поры внутри её стебля-ножки, встречаются повсеместно на различных глубинах и типах субстратов, а при высокой численности обрастают порою даже колонии других видов диатомовых водорослей *S. unipunctata*, *B. rutilans* и *P. delognei*. Один из массовых видов этого рода *L. abbreviata* достигает наивысшего развития в бентосе Чёрного моря при температуре воды до 10°C. Наибольшие значения численности её популяций (160,3 – 206,7) тыс. кл.·см⁻² и соответствующие ей значения биомассы (0,256 – 0,331 мг·см⁻²) зарегистрированы нами в апреле 1988 г. в эпилиитоне Карантинной бухты на глубине 0,3 м при температуре воды 9,0°C, а также в марте 1995 г. численность 128,8 тыс. кл.·см⁻² и биомасса 0,250 мг·см⁻² этого вида отмечена в эпизооне мидии Казачьей бухты на глубине 2,5 м при 7,7°C (табл. 78).

Табл. 78. Встречаемость, численность (*N*) и биомасса (*B*) *Licmophora abbreviata* в бентосе Чёрного моря

Дата	Субстрат, возраст мидии	Глубина, м	T, °C	<i>N</i> , 10 ³ кл.·см ⁻²	<i>B</i> , мг·см ⁻²
1	2	3	4	5	6
Батилиман					
26.03 по апрель 1987 г.	Коллектор из пенопласта	5,0	-	много, колонии	
26.03 по май 1987 г.	«-«	«	-	много, колонии, круп. и мелкие клетки	
Мыс Фиолент					
27.08.1987 г.	камни	0,5	-	редко, мало	
Мартынова бухта					
26.11	<i>Ulva rigida</i>	0,3	20,0	«	
26.11	<i>Cystosera barbata</i>	0,3	20,0	редко, мало	
«	<i>Ceramium rubrum</i>	«	«	«	
«	камни	«	«	«	
24.02.1988 г.	<i>Zostera marina</i>	1,5 - 2,0	6,0	«	
09.03	камни	0,2	8,0	«	
«	<i>C. barbata</i>	«	«	«	
01.04	<i>Punctaria latifolia</i>	«	9,0	много, колонии	
«	<i>U. rigida</i>	«	«	4,85	0,008
08.04	«	«	11,0	много, колонии	
«	<i>C. pedicellatum</i>	«	«	много, колонии	
«	камни	«	«	много, колонии	
30.05	мидия	0,3	21,0	много	
Карантинная бухта					
08.01	мидия	0,2	13,0	редко	
«	камни	«	«	1,25	0,002
08.02	<i>U. rigida</i>	«	6,6	1,83	0,003
«	камни	0,5	«	14,0	0,022
«	«	«	«	10,7	0,017
«	«	«	«	8,2	0,013
09.03	«	«	8,0	0,59	0,001
05.04	<i>Callithamnion corymbosum</i>	0,3	9,0	колонии, доминант	
«	камень-известняк	«	«	206,7	0,331
«	камень	«	«	160,3	0,256

Продолж. табл. 78

1	2	3	4	5	6
21.06	<i>Ceramium+ Ulva</i>	«	21,8	отдельные клетки, редко	
20.09	камни	0,5	19,8	1,20	0,002
27.01.1989 г.	мидия	«	5,7	22,14	0,035
Бухта Круглая					
09.01.1988 г.	<i>Laurencia coronopus</i>	0,5	13,0	мало	
«	<i>L. papilosa</i>	«	«	«	
27.02	камни	0,3	6,0	«	
«	песок, ракушечник	«	«	«	
«	<i>C. barbata</i> + <i>Sphacelaeria cirrhosa</i>	«	«	«	
29.03	<i>L. papillosa</i>	0,5	6,2	«	
20.07	камни	«	19,0	«	
«	<i>Ulva</i>	«	«	«	
21.08	камни	5,0	23,0	«	
«	«	10,0	«	«	
24.08	<i>L. coronopus</i>	0,5	24,0	мелкие клетки	
Казачья бухта					
15.09.1987 г.	грацилярия	5,0		редко	
17.11	«	«		«	
26.01.1988 г.	«	1 - 3	8,1	«	
24.02	грацилярия, ил	«	6,0	«	
02.03	«	5 - 7	8,0	«	
«	«	1 - 3	«	1,0	0,002
16.03	«	«	«	7,19	0,012
«	«	5 - 7	«	11,7	0,019
17.05	«	1 - 3	13,0	6,45	0,010
«	«	5 - 7	15,0	4,03	0,006
04.07	«	1 - 3	17,0	0,35	-
«	«	5 - 7	«	0,28	-
24.08	<i>C. barbata</i>	2,5	23,0	-	-
16.09	грацилярия	1 - 3	19,0	11,38	0,018
«	«	5 - 7	«	6,47	0,010
25.10	«	«	15,0	колонии	
02.12	«	1 - 3	11,0	0,29	-
«	«	5 - 7	«	0,28	-
26.04.1995 г.	мидия	0,5	16,0	*много, часто	
«	камни	«		Крупн. и средние	
12.05	<i>Ceramium rubrum</i>	«	17,5	*много, часто	
12.05	мидия	«	17,5	много, часто	
«	«	«	«	* колонии	
«	мидия – 1 год	«	«	6,54	0,074
«	мидия – 2 года	«	«	4,31	0,035
«	мидия – 3,5 года	«	«	4,94	0,047
05.06	мидия – 1,5 года	1,0	21,0	3,36	0,014
«	мидия – 2,5 года	2,5	«	2,84	0,007
«	мидия – 2,5 года	0,5	«	6,51	0,015
«	мидия – 3,0 года	«	«	9,80	0,023
«	<i>Cystoseira crinita</i>	«	«	* колонии	
«	<i>Ulva prolifera</i>	«	«	редко	
«	<i>Ectocarpus confervoides</i>	«	«	колонии	

Продолж. табл. 78

1	2	3	4	5	6
«	<i>Chaetomorpha linum</i>	«	«	КОЛОНИИ	
«	<i>Ulva rigida</i>	«	«	КОЛОНИИ	
«	камни	«	«	КОЛОНИИ	
05.06	<i>Ceramium rubrum</i>	0,5	21,0	КОЛОНИИ	
29.06	<i>Ch. linum</i>	«	22,8	КОЛОНИИ	
«	<i>U. prolifera</i>	«	«	МНОГО	
«	мидия – 3,5 года	2,5	«	1,10	0,002
«	мидия – 0,5 года	4,5	«	0,90	0,001
«	мидия – 1 год	«	«	3,65	0,006
«	мидия – 2,5 года	«	«	2,59	0,004
«	мидия – 9 лет	«	«	0,94	0,002
18.07	мидия	0,5	24,6	КОЛОНИИ	
27.07	мидия – 0,5 года	«	23,5	1,45	0,002
«	мидия – 8 лет	2,5	«	4,01	0,006
«	мидия – 1 год	4,5	«	0,86	0,001
01.08	мидия	2,0	24,0	КОЛОНИИ	
29.08	мидия – 1 год	0,5	23,5	2,37	0,038
«	мидия – 2 года	«	«	4,40	0,007
«	мидия – 5,5 лет	0,5	«	2,67	0,004
«	мидия – 2 года	2,5	«	4,22	0,43
«	мидия – 4,5 года	«	«	1,72	0,003
«	мидия – 10 лет	«	«	8,59	0,038
«	мидия – 3 года	4,5	«	0,64	0,001
29.08	<i>Z. marina</i>	4,5	23,5	мало	
«	<i>Gracilaria verrucosa</i>	«	«	«	
«	<i>C. crinita</i>	0,5	«	«	
27.09	мидия – 1 год	«	19,0	10,7	1,09
«	мидия – 2 года	«	«	2,0	0,003
«	мидия – 4 года	2,5	«	4,57	0,007
25.10	мидия – 1 год	0,5	15,0	67,8	0,11
«	мидия – 3 года	«	«	25,9	0,026
«	мидия – 6 лет	2,5	«	8,66	0,014
«	мидия – 7 лет	«	«	3,35	0,005
«	мидия – 8 лет	«	«	6,10	0,01
«	мидия – 3 года	4,5	«	16,2	0,026
«	«	«	«	11,3	0,018
«	мидия – 5 лет	«	«	17,4	0,028
«	<i>U. rigida</i>	0,5	«	мало	
«	«	4,5	«	«	
28.11	мидия – 2 года	0,5	12,0	5,18	0,008
«	мидия – 3 года	«	«	9,69	0,016
«	мидия – 1 год	2,5	«	1,45	0,002
«	мидия – 2 года	«	«	5,58	0,009
28.11	мидия – 8,5 лет	2,5	12,0	1,10	0,002
«	мидия – 1,5 года	4,5	«	2,42	0,004
«	мидия – 1,5 года	«	«	2,08	0,003
«	мидия – 2,5 года	«	«	0,70	0,001
26.12	мидия – 1 год	0,5	9,2	16,0	0,026
«	мидия – 2 года	0,5	«	17,3	0,028
«	мидия – 3,5 года	«	«	2,17	0,003

Продолж. табл. 78

1	2	3	4	5	6
«	мидия – 2 года	2,5	«	8,59	0,014
«	мидия – 2,5 года	«	«	1,78	0,003
29.01.1996 г.	мидия – 1 год	0,5	6,9	31,6	0,051
29.01	мидия – 2 года	«	«	20,8	0,033
«	мидия – 6 лет	«	«	35,6	0,082
«	мидия – 3,5 года	2,5	«	11,8	0,019
«	мидия – 2 года	«	«	51,8	0,083
«	мидия – 4 года	«	«	24,5	0,039
«	мидия – 3,5 года	4,5	«	13,4	0,021
«	мидия – 4 года	«	«	2,68	0,004
29.01	мидия – 5,5 лет	«	«	10,8	0,017
05.03	мидия – 1 год	0,5	6,8	81,3	0,13
«	мидия – 3,5 года	«	«	77,1	0,12
05.03	мидия – 5 лет	0,5	6,8	52,2	0,084
«	мидия – 1,5 года	2,5	«	28,1	0,045
«	мидия – 3 года	«	«	20,9	0,033
05.03	мидия – 7,5 лет	2,5	6,8	39,1	0,062
«	мидия – 1 год	4,5	«	16,0	0,026
«	мидия – 4 года	«	«	8,75	0,014
«	мидия – 6 лет	«	«	2,77	0,044
25.03	мидия – 2,5 года	0,5	7,7	104,0	0,170
«	мидия – 3 года	«	«	108,4	0,170
«	мидия – 1,5 года	2,5	«	49,5	0,079
«	мидия – 2 года	«	«	31,9	0,051
«	мидия – 3 года	«	«	128,8	0,250
«	мидия – 4 года	«	«	88,1	0,141
«	мидия – 1 год	4,5	«	15,0	0,024
«	мидия – 2 года	«	«	31,5	0,049
«	мидия – 7 лет	«	«	39,6	0,063
25.04	мидия – 1 год	0,5	10,5	35,9	0,057
«	«	«	«	15,2	0,024
«	мидия – 4 года	«	«	19,4	0,031
«	мидия – 1 год	2,5	«	6,64	0,011
25.04	мидия – 4 года	2,5	10,5	28,2	0,045
«	мидия – 7,5 лет	«	«	14,4	0,023
«	мидия – 3 года	«	«	5,23	0,008
«	мидия – 3,5 года	4,5	«	2,47	0,004
«	мидия – 8 лет	«	«	21,2	0,034
27.05	мидия – 2,5 года	0,5	18,7	1,55	0,002
«	мидия – 4 года	«	«	3,41	0,005
«	мидия – 6 лет	«	«	2,44	0,004
«	мидия – 3,5 года	2,5	«	1,66	0,003

Анализ собственных и литературных данных показал, что в природных условиях в Чёрном море вид достигает наибольшего развития в зимне-весенний сезон. В лабораторных условиях развитие *L. abbreviata* наблюдалось при следующих параметрах среды: температура воды 15 – 25°C, солёность 15 – 16,5 ‰, pH = 7,8 – 8,5, освещённость 3 000 – 20 000 лк (Ohgai et al., 1984; Takano, 1987).

Другой вид-обработатель *Licmophora flabellata* (см. гл. 5; табл. VIII, 11, XII, 2, 8, XIII, 7) также достигает наивысшего развития весной, а наибольшие значения чис-

ленности (50 – 70 тыс. кл.·см⁻²) и биомассы (0,343 – 0,478 мг·см⁻²) её популяции зарегистрированы нами в марте – апреле 1996 г. в эпизооне мидии Казачьей бухты на глубине 0,5 – 2,5 м в интервале температуры воды 7,7 – 10,5°C (табл. 79).

Иногда складываются такие экологические условия, когда вспышку численности дают крупноклеточные особи, такие как, например, *S. unipunctata*, образующая лентовидные колонии, легко распознаваемые в световом микроскопе по розеткам хлоропластов, похожим на цветок (см. гл. 5; табл. X, 1, 2; XIII, 5, 6). Сильный прогрев и высокая освещённость воды на мелководье, вероятно, отрицательно влияют на рост этой водоросли. По своим свойствам она отнесена к видам, имеющим длиннопериодный световой день, а уровень освещённости, при котором наблюдается насыщение скорости размножения клеток, находится в обратной зависимости от продолжительности фотопериода (Давидович, Чепурнов, 1993).

Табл. 79. Встречаемость, численность (*N*) и биомасса (*B*) *Licmophora flabellata* в бентосе Чёрного моря

Дата	Субстрат, возраст мидии	Глубина, м	T, °C	N, 10 ³ кл.·см ⁻²	B, мг·см ⁻²
1	2	3	4	5	6
Карантинная бухта					
08.02.1988	<i>Ulva rigida</i>	0,2	6,6	мало	
Мартынова бухта					
24.02	<i>Zostera marina</i>	1,5-2,0	6,0	0,67	0,005
24.02	<i>U. rigida</i>	1,5-2,0	6,0	мало	
Казачья бухта					
15.09.1987	грацилярия	6,0	19,0	мало	
26.01.1988	<i>Z. marina</i>	1-3	8,2	11,4	0,077
02.03	грацилярия	5-7	8,0	1,03	0,007
16.03	«	1-3	8,0	4,94	0,034
16.03	грацилярия	5-7	8,0	4,03	0,023
13.04	«	1-3	11,0	колонии	
«	«	5-7	11,0	3,54	0,024
17.05	«	«	15,0	колонии	
04.07	«	5-7	17,0	мало	
16.09	«	1-3	19,0	0,19	0,001
«	«	5-7	19,0	0,40	0,275
25.10	«	1-3	15,0	колонии	
«	«	5-7	11,0	0,56	0,004
27.01.1989	«	1-	5,7	колонии	
26.04.1995	мидия	0,5	16,0	5,6	0,04
12.05	«	«	17,5	*колонии	
«	камни	«	«	редко	
05.06	<i>Cystoseira crinita</i>	«	21,0	«	
«	<i>Ulva prolifera</i>	«	«	«	
«	<i>Ectocarpus confervoides</i>	«	«	колонии	
05.06	<i>Chaetomorpha linum</i>	«	21,0	колонии	
«	<i>Ulva rigida</i>	«	«	редко	
«	камни	«	«	колонии	
«	<i>Ceramium rubrum</i>	«	21,0	доминант	

Продолж. табл. 79

1	2	3	4	5	6
29.06	мидия	0,5	22,8	колонии	
«	мидия – 1,5 года	«	«	7,12	0,29
«	мидия – 2,5 года	«	«	1,82	0,012
27.07	мидия – 8 лет	2,5	23,5	0,67	0,005
«	мидия – 1 год	0,5	«	1,55	0,011
02.12	«	«	11,0	2,69	0,018
«	«	4,5	«	2,59	0,018
01.08	мидия	2,0	24,0	часто	
29.08	мидия – 4,5 года	2,5	23,5	1,29	0,009
«	мидия – 1 год	4,5	«	0,53	0,004
«	<i>Z. marina</i>	«	«	мало	
«	грацилярия	«	«	«	
«	<i>Cystoseira crinita</i>	0,5	«	«	
25.10	мидия – 1 год	«	15,0	7,97	0,054
«	м мидия – 1,5 года	«	«	2,82	0,019
«	мидия – 3 года	«	«	2,73	0,019
«	мидия – 6 лет	2,5	«	2,89	0,019
25.10	мидия – 7 лет	2,5	15,0	1,34	0,009
«	мидия – 8 лет	«	«	1,14	0,023
«	<i>Ulva rigida</i>	0,5	«	много	
25.10	<i>Sphacelaria cirrosa</i>	4,5	15,0	много	
28.11	мидия – 3 года	0,5	12,0	1,25	0,009
«	мидия – 2 года	2,5	«	3,35	0,023
«	мидия – 8,5 лет	«	«	1,10	0,005
26.12.1995	мидия – 3,5 года	0,5	9,2	1,44	0,01
«	мидия – 2,5 лет	2,5	«	1,78	0,012
29.01.1996	мидия – 1 год	0,5	6,9	11,6	0,079
«	мидия – 2 года	«	«	0,53	0,004
«	мидия – 6 лет	«	«	0,48	0,003
«	мидия – 2 года	2,5	«	5,67	0,038
29.01	мидия – 3,5 года	«	«	1,27	0,009
«	мидия – 4 года	2,5	6,9	2,88	0,020
05.03	мидия – 1 год	0,5	6,8	8,65	0,059
«	мидия – 3,5 года	«	«	11,6	0,079
«	мидия – 5 лет	«	«	3,44	0,023
«	мидия – 1,5 года	2,5	«	19,46	0,13
«	мидия – 3 года	«	«	2,73	0,019
05.03	мидия – 7,5 лет	2,5	6,8	11,9	0,081
«	мидия – 1 год	4,5	«	19,2	0,13
«	мидия – 6 лет	«	«	1,38	0,094
25.03	мидия – 1 год	0,5	7,7	60,4	0,410
25.03	мидия – 2,5 года	0,5	7,7	31,7	0,450
«	мидия – 3 года	«	«	22,83	0,160
«	мидия – 1,5 года	2,5	«	16,81	0,114
«	мидия – 2 года	«	«	13,21	0,090
«	мидия – 3 года	«	«	70,24	0,478
02.12	«	«	11,0	2,69	0,018
«	мидия – 4 года	«	«	38,3	0,261

1	2	3	4	5	6
«	мидия – 2 года	4,5	«	3,46	0,024
«	мидия – 7 лет	«	«	30,0	0,204
«	мидия – 2 года	«	«	2,77	0,014
25.04	мидия – 1 год	0,5	10,5	50,4	0,343
«	«	«	«	2,02	0,014
«	мидия – 4 года	2,5	«	13,5	0,092
«	мидия – 7,5 лет	«	«	8,62	0,059
27.05	мидия – 4 года	0,5	18,7	2,05	0,014
27.05	мидия – 6 лет	4,5	18,7	1,22	0,008
«	мидия – 3,5 года	2,5	«	4,15	0,038
«	мидия – 9 лет	«	«	3,11	0,021

(*) – вспышка численности вида.

З.С. Кучерова (1957) отнесла стриателлу к круглогодичным видам бентоса Чёрного моря. По данным Е.Б. Маккавеевой (1960), в эпифитоне *Cystoseira barbata* из Казачьей бухты численность *S. unipunctata* в августе 1955 г. при температуре воды 22,5°C достигала $11,9 \cdot 10^3$, в сентябре – $1,8 \cdot 10^3$ кл.·см⁻² ($t = 19,5^\circ\text{C}$), в октябре – $55,4 \cdot 10^3$ кл.·см⁻² ($t = 17,0^\circ\text{C}$). В бухтах г. Севастополя этот вид встречается круглогодично, но его численность варьирует в зависимости от сезона года, местообитания и типа субстрата (табл. 80). В Карантинной бухте на мелководье на каменистых грунтах у уреза воды численность вида в июне 1988 г. при $T = 20^\circ\text{C}$ составляла $2,7 \cdot 10^3$ кл.·см⁻², а в августе при $T = 24^\circ\text{C}$ была минимальной ($N = 80$ кл.·см⁻²).

В Каламитском заливе в августе 1988 г. при температуре воды 23°C на глубине от 1,5 до 12 м нами зарегистрировано «цветение» воды, вызванное обилием колоний *S. unipunctata*, что было обусловлено аварийным выбросом сточно-бытовых вод в районе городского пляжа, прилегающего к Сакскому озеру. В микроэпифитоне красных, бурых и зелёных водорослей-макрофитах на всех глубинах тогда преобладали диатомовые водоросли родов *Amphora*, *Cylindrotheca*, *Licmophora*, *Navicula*, *Nitzschia*, *Pleurosigma*, но они не были так обильны, как колонии стриателлы, обнаруженные во всех пробах, а наибольшего количества достигали в эпифитоне бурой водоросли *Feldmannia lebelii* на глубине 7 м и зелёной водоросли *Cladophora albida* на глубине от 2 до 10 м (Ryabushko, 1996).

В относительно чистых акваториях моря *S. unipunctata* встречалась реже. В мае и августе 1990 г. в открытой прибрежной части моря у мыса Песочный и в районе санаторного пляжа на выходе из бухты Круглая, не подверженной сильному антропогенному воздействию, массового развития этой водоросли также не отмечено. В эпифитоне 15 видов красных, бурых и зелёных водорослей стриателла встречалась в небольших количествах лишь на пяти видах: в эпифитоне красных водорослей *Laurencia papillosa* на глубине 10 м, её численность составляла всего 200 кл.·см⁻², *Phyllophora crispa* на 20 м – 280 кл.·см⁻², бурых водорослей на 5 м – *Cystoseira crinita* – 30 кл.·см⁻², *Stilophora rhizodes* – 110 кл.·см⁻² и зелёной водоросли *Ulva rigida* у уреза воды – 20 кл.·см⁻² (Ryabushko, 1996, 1997).

Табл. 80. Встречаемость, численность (N) и биомасса (B) *Striatella unipunctata* в бентосе Чёрного моря

Дата	Субстрат, возраст мидии	Глубина, м	$T, ^\circ\text{C}$	$N, 10^3$ кл.·см ⁻²	$B, \text{мг}\cdot\text{см}^{-2}$
1	2	3	4	5	6
Мартынова бухта					
24.02.1988 г.	<i>Zostera marina</i>	1,5-2,0	6,0	редко	
«	<i>Ulva rigida</i>	1,5-2,0	«	«	
24.08	<i>Laurencia coronopus</i>	0,5	24,0	«	
Карантинная бухта					
23.08	камни	0,5	«	0,08	редко
Казачья бухта					
21.01	грацилярия	4-5	8,2	редко	
26.01	<i>Z. marina</i>	1-3	«	«	
24.02	грацилярия, ил	-	6,0	«	
02.03	«	-	8,0	1,25	0,052
16.03	«	-	«	0,90	0,037
04.07	«	5-7	17,0	редко	
26.04.1995 г.	мидия	0,5	16	*много, часто	
«	камни	«	«	мало	
«	мидия	«	«	9,14	0,38
12.05	<i>U. rigida</i>	0,5	17,5	редко	
«	<i>Ceramium rubrum</i>	«	«	*много	
«	камни	«	«	«	
«	мидия – 1 год	«	«	1,78	0,074
«	мидия – 3,5 года	«	«	1,65	0,07
«	мидия – 2 года	«	«	0,8	0,036
5.06	мидия – 2,5 года	«	21,0	3,26	0,14
«	мидия – 3,0 года	0,5	21,0	1,51	0,063
«	<i>Cystoseira crinita</i>	«	21,0	*много	
«	<i>Ulva prolifera</i>	«	21,0	«	
«	<i>Sphacelaria cirrosa</i>	«	21,0	«	
«	<i>Ectocarpus confervoides</i>	«	21,0	* много колоний, доминант	
«	<i>Chaetomorpha linum</i>	«	21,0	колонии	
«	<i>U. rigida</i>	«	21,0	колонии	
«	<i>Ceramium rubrum</i>	«	21,0	колонии, субдоминант	
29.06	мидия	«	22,8	колонии	
«	мидия	«	22,8	0,91	0,038
29.06	«	2,5	«	1,65	0,068
«	<i>Ch. linum</i>	0,5	«	колонии	
«	<i>U. prolifera</i>	«	«	1,50	0,062
27.07	мидия – 1 год	2,5	23,5	0,96	0,040
«	мидия – 8 лет	«	«	0,33	0,014
«	мидия – 6 лет	«	«	0,26	0,011
01.08	мидия	2,0	24,0	колонии	
29.08	мидия – 1 год	0,5	23,5	1,22	0,050
«	мидия – 2 года	«	«	1,10	0,046
«	<i>C. crinita</i>	«	«	редко	

Продолж. табл. 80

1	2	3	«	5	6
27.09	мидия – 1 год	«	19,0	1,19	0,049
«	мидия – 2 года	«	«	1,20	0,050
«	мидия – 4 года	2,5	«	0,76	0,032
25.10	мидия – 1,5 года	0,5	15,0	7,74	0,052
«	мидия – 7 лет	2,5	«	1,0	0,042
«	<i>Sp. cirrosa</i>	0,5	«	редко	
«	«	4,5	«	«	
28.11	мидия – 2 года	0,5	12,0	«	0,093
«	мидия – 3 года	«	«	0,63	0,026
26.12	мидия – 1 год	«	9,2	1,60	0,066
29.01.1996 г.	мидия – 1 год	«	6,9	41,6	1,730
«	мидия – 6 лет	«	«	0,96	0,040
«	мидия – 2 года	2,5	«	2,43	0,100
05.03	мидия – 1 год	0,5	6,8	1,73	0,072
«	мидия – 5 лет	«	«	2,06	0,086
«	мидия – 1,5 года	2,5	«	4,32	0,180
«	мидия – 7,5 лет	«	«	3,40	0,141
25.03	мидия – 1 год	0,5	7,7	6,25	0,259
«	мидия – 3 года	0,5	7,7	1,14	0,047
«	мидия – 1,5 год	2,5	«	1,87	0,078
«	мидия – 3 года	«	«	3,50	0,150
«	мидия – 4 года	«	«	2,87	0,120
«	мидия – 1 год	4,5	«	2,07	0,086
«	мидия – 2 года	«	«	1,39	0,057
«	мидия – 7 лет	«	«	2,73	0,113
25.04	мидия – 1 год	2,5	10,5	6,64	0,276
«	мидия – 4 года	«	«	4,51	1,187
27.05	мидия – 2,5 года	0,5	18,7	4,64	0,192
«	мидия – 4 года	«	«	2,73	0,113
27.05	мидия – 6 лет	«	«	1,22	0,051
«	мидия – 2 года	2,5	«	2,89	0,120
«	мидия – 9 лет	«	«	1,56	0,064
«	мидия – 3,5 года	4,5	«	1,98	0,082
«	мидия – 7 лет	«	«	1,67	0,069

(*) – делящиеся клетки, вспышка численности.

Данные по годовой динамике численности и биомассы *S. unipunctata* в море отсутствуют, а в Каламитском заливе нами зарегистрирован только отклик этого вида на загрязнение сточно-бытовыми водами. Поэтому для сравнения данных из разных мест обитания этого вида в 1995 – 1996 гг. исследована его аутоэкология в Казачьей бухте, в местах повышенного содержания биогенных элементов, вблизи Океанариума и плантации, культивируемой мидии на разных субстратах на глубинах 0,5 – 4,5 м. Исследования показали, что с апреля по июнь 1995 г. на 0,5 м талломы различных видов водорослей-макрофитов *U. rigida*, *U. prolifera*, *Chaetomorpha linum*, *Sphacelaria cirrosa*, *Ectocarpus confervoides*, *Cystoseira crinita*, *Ceramium rubrum*, а также поверхность раковин мидии и мидийные коллектора обильно заселялись колониями *S. unipunctata*.

Сезонная динамика средних значений численности и биомассы *S. unipunctata* в течение года колебались соответственно от $0,16 \cdot 10^3$ до $5,08 \cdot 10^3$ кл.·см⁻² и от 0,007 до $0,21$ мг·см⁻² (рис. 96, 97).

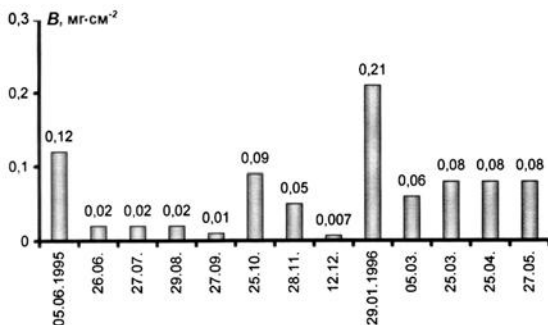
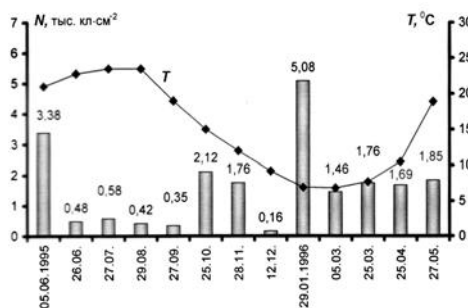


Рис. 96. Сезонная динамика численности *Striatella unipunctata* в микрофитобентосе Казачьей бухты; *T* – температура воды

Рис. 97. Сезонная динамика биомассы (*B*) *Striatella unipunctata* в микрофитобентосе Казачьей бухты

В Казачьей бухте максимальная численность стриателлы $41,6 \cdot 10^3$ кл.·см⁻² при биомассе $1,73$ мг·см⁻² зарегистрирована на раковинах годовалой мидии 29.01.1996 г. при температуре воды $6,9^\circ\text{C}$ на глубине 0,5 м. Весной и осенью количественные показатели стриателлы были сходными, а уже в летний период её популяция находилась в угнетённом состоянии. Максимальные значения численности вида достигали $9,14 \cdot 10^3$ кл.·см⁻² при биомассе $0,38$ мг·см⁻² в апреле при 16°C , а в октябре – $5,0 \cdot 10^3$ кл.·см⁻² и $0,18$ мг·см⁻² ($T = 12^\circ\text{C}$). В июне доля *S. unipunctata* составляла 3 % суммарного количества видов диатомовых, встреченных на поверхности мидии, а в июле-сентябре она снижалась. Минимальная численность $1,6 \cdot 10^3$ кл.·см⁻² отмечена в декабре 1995 г. на глубине 4,5 м при $T = 9,2^\circ\text{C}$, а в январе 1996 г. на глубине 2,5 м ($T = 6,9^\circ\text{C}$) зарегистрирован зимний максимум численности $15 \cdot 10^3$ кл.·см⁻² при биомассе $0,62$ мг·см⁻². Летом 2002 г. численность *S. unipunctata* ($N = 120$ кл.·см⁻²) в эпифитоне этого же вида цистозиры в севастопольских бухтах была невысокой (Рябушко, Торская, 2005). Скорее всего, необычную летнюю вспышку численности стриателлы в Каламитском заливе и достаточно высокую численность в Казачьей бухте можно объяснить откликом вида на антропогенное загрязнение, что даёт нам основание отнести *S. unipunctata* к видам-индикаторам эвтрофных вод Чёрного моря.

Таким образом, видовой состав микроводорослей в значительной степени зависит от абиотических факторов среды, в том числе содержания биогенных элементов в море. Водоросли, обладая широкой экологической пластичностью, могут менять способ питания в зависимости от условий среды. Некоторые диатомовые, в том числе виды родов *Cylindrotheca*, *Licmophora*, *Striatella* и другие, предпочитают воду, обогащённую органическим веществом. Они способны переходить от автотрофного к гетеротрофному или смешанному типу питания. Поэтому способность некоторых видов донных водорослей к потреблению органических соединений следует учитывать при выделении видов-индикаторов загрязнения вод. К таковым принадлежат некоторые гетеротрофные виды динофитовых и диатомовых водорослей, вызывающие «цветение» воды и «красные приливы» в море.

Потенциально опасные микроводоросли

В последнее время в пресных и морских водах увеличилось количество вредоносных водорослей для рыб, моллюсков и других организмов, а порою и для людей, употребляющих в пищу продукты аквакультуры, в том числе моллюски. Причём моллюски могут быть ядовитыми в любое время года и независимо от «красных приливов», но, вероятно, наибольшую опасность они представляют в период массового развития токсичных организмов, включая одноклеточные водоросли (Коновалова, 1992; Рябушко, 2003б; Red Tide ..., 1990; Burkholder, 1998; EURONAV ..., 1998; ГЕОНАВ, 2001; Potentially ..., 2001).

Видовой состав, интегральные показатели численности и биомассы популяций потенциально опасных микроводорослей планктона и бентоса морей могут существенно дополнить сведения о характере, степени и тенденциях изменения качества морской среды, пелагических и донных сообществ. Некоторые из них встречаются как в планктоне, так бентосе морей на разнообразных субстратах, в том числе на талломах водорослей-макрофитов (табл. 81). В прибрежной зоне румынского сектора Чёрного моря выделено 15 таксонов микроводорослей, которые отнесены к потенциально опасным видам-возбудителям «цветения» воды или «красных приливов» в море (Bodeanu, 1993). Среди них указаны динофлагелляты *Heterocapsa triquetra*, *Prorocentrum cordatum*, *P. scutellum*, *Scrippsiella trochoidea*, эвгленовая водоросль *Eutreptia lanowii*, диатомовые *Cerataulina pelagica*, *Cyclotella choctawhatcheeana* (= *C. caspia*), *Chaetoceros similis* f. *solitarius*, *Cylindrotheca closterium*, *Nitzschia tenuirostris*, *Pseudo-nitzschia delicatissima*, *Skeletonema costatum*, *Sk. subsalsum*, а также представители золотистых и гаптофитовых водорослей соответственно *Dinobryon balticum* и *E. huxleyi*.

Вдоль береговой полосы Чёрного моря повсеместно встречаются колонии цианобактерий родов *Lyngbya*, *Phormidium*, *Spirulina* и др., а также потенциально токсичные *Microcystis aeruginosa* и *Aphanizomenon flos-aquae*, характерные для более опреснённых акваторий северо-западной части моря. Последний вид в больших количествах отмечен нами в бентосе Филлофорного поля Зернова (табл. 82). Здесь в августе 1989 г. нами зарегистрирован «красный прилив» в море, вызванный массовым развитием гетеротрофной динофлагелляты *Noctiluca scintillans* (Balch, Нахо, 1984) (табл. 82; XVIII), когда вода в море окрашивалась в красный цвет (Рябушко, 1991б). Подобные явления в морях не редкость, в том числе и в Чёрном море. Так, в период увеличения эвтрофикации вод в северо-западной части Чёрного моря в июле 1986 г. при температуре воды 22 – 24°С и солёности 15 – 18 ‰ отмечена катастрофическая вспышка ноктилюки, численность которой достигала 6 897 млн кл·м⁻³ с биомассой 558,6 кг·м⁻³ (Зайцев и др. 1988). По данным Н.В. Морозовой-Водяницкой (1948), в 1938 г. в Севастопольской бухте на глубине 10 м *N. scintillans* достигала наибольшей численности 14 июля (72 тыс. кл·л⁻¹) и 3 декабря (22 100 кл·л⁻¹).

В последние годы с увеличением температуры воды в Чёрном море летом в донных сообществах вдоль побережья всё чаще встречаются потенциально токсичные динофлагелляты рода *Prorocentrum* Ehrenb.: *Prorocentrum lima*, *P. cordatum*, *P. minimum*, *P. vaginula*, *P. micans* и другие (табл. 81, 82), способные продуцировать омега-3 кислоту (Leighfield et al., 2002) и вызывать «красные приливы» в Чёрном море (Нестерова, 1979; Петрова-Караджова, 1985; Суханова, 1992).

Табл. 81. Потенциально опасные микроводоросли крымского побережья Чёрного моря (1987 – 2002 гг.)

Дата	Район	Глубина, м	T, °C	Субстрат	Виды водорослей	Встречаемость
03.07.1987	Мыс Айя	0,5	22,0	Камни	<i>Proocentrum lima</i>	единично
29.08.1995	Казачья бухта	«	23,5	Мидия	« «	«
«	« «	«	«	Цистозира	« «	«
«	« «	2,5	23,0	Мидия	<i>P. cordatum</i>	«
27.09	« «	0,5	19,0	«	« «	«
«	« «	0,5 – 2,5	«	«	<i>P. micans</i>	«
29.01.1996	« «	0,5	6,9	«	<i>P. lima</i>	«
27.05	« «	2,5	18,7	«	<i>P. micans</i>	«
01.06.1998	Бухта Тибенькова	0,5 – 2,5	18,0	Цистозира	<i>Noctiluca scintillans</i>	«цветение»
26.06	Казачья бухта	0,5	22,8	Полиэтилен	<i>P. cordatum</i>	единично
01.07	« «	«	«	«	« «	«
«	« «	«	«	«	<i>P. micans</i>	«
26.10. 2000	Бухта Карантинная	«	13,8	Галька	<i>Coelastrum microporum</i>	часто
15.05	« «	«	18,2	«	« «	«
28.06. 2001	Бухта Тибенькова	«	20,0	Лауренсия	<i>P. lima</i>	единично
«	« «	«	20,0	Кладофора	« «	«
08.10	Бухта Карантинная	«	20,3	Галька	<i>P. minimum</i>	«
08.08.2002	Бухта Стрелецкая	1,0	23,0	Цистозира	<i>P. lima</i>	«
12.08	Мыс Айя-Ласпи	2,0	22,0	«	« «	часто
21.08	Казачья бухта	1,0	23,0	«	« «	«
27.08	Бухта Мапошенко	1,5	20,0	«	<i>P. cordatum</i>	единично
28.08	Маяк-Фиолент	1,0	«	«	« «	«
«	« «	«	«	«	<i>P. compressum</i>	«
«	« «	«	«	«	<i>P. cordatum</i>	«
«	« «	«	«	«	<i>P. lima</i>	«
08.11	Р-н Троицкой балки	1,5	14,0	«	<i>P. micans</i>	«

Табл. 82. Вредоносные микроводоросли бентоса Филлофорного поля Зернова

Дата	Глубина, м	T, °C	Субстрат	Микроводоросли	Встречаемость
03.07. 1989	30,0	6,9	<i>Phyllophora cripsa</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	« «	« «	« «
«	41,0	6,7	<i>Ph. truncata</i>	« «	« «
«	«	«	Глинистый ил	« «	Единично
«	48,5	7,0	<i>Ph. truncata</i>	« «	Много
08.08	17,0	7,0	<i>Ph. cripsa</i>	« «	Единично
10.08	0,5	18,0	« «	<i>Noctiluca scintillans</i>	«красный прилив»
«	33,0	-	<i>Ph. truncata</i>	<i>P. cordatum</i>	Единично
13.08	25,0	-	Ракушечник	« «	«
04.09.1990	36,0	7,7	<i>Ph. truncatai</i>	<i>P. micans</i>	«
25.09	43,0	7,2	<i>Ph. cripsa</i>	« «	«
26.09	15,0	18,7	Гидроиды	« «	Много, часто
«	28,0	10,2	<i>Ph. truncata</i>	<i>P. micans</i>	Единично
«	30,0	7,8	« «	« «	«
04.10	45,0	7,3	Мидия, песок	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	Много, часто
«	46,5	6,6	<i>Ph. cripsa</i>	« «	« «
«	44,0	6,8	<i>Ph. truncata</i>	« «	« «
«	46,5	6,6	<i>Ph. truncata</i>	« «	« «
«	48,0	6,8	<i>Ph. truncata</i>	« «	« «

Чаще указанные виды динофлагеллят встречаются в фитопланктоне Чёрного моря, но иногда и в прибрежном микрофитобентосе. В бухтах Севастополя динофлагелляты отмечены зимой на поверхности камней, мидий, водорослей-макрофитов, но чаще летом при температуре воды 22 – 27°C. Летом в эпифитоне цистозиды количественные показатели динофлагеллят составляли: *P. cordatum* ($N = 2270$ кл.·см⁻²), *P. compressum* ($N = 590$ кл.·см⁻²), *P. lima* ($N = 300 - 840$ кл.·см⁻²; $B = 0,004 - 0,01$ мг·см⁻²) (Рябушко, Торская, 2006).

Опасны эти виды и для многих гидробионтов, живущих в море (Рябушко, 2003б). Ряд потенциально токсичных микроводорослей встречается на поверхности створок мидий, часто у сифона моллюска, а при фильтрации воды попадают в его желудок (Рябушко, Рябушко, 2001; Vershinin, Kamnev, 2000). Отмечено, что развитие некоторых гетеротрофных видов одноклеточных водорослей, особенно динофлагеллят, становится более интенсивным при увеличении органических, минеральных или витаминных добавок. Вид *P. micans* известен не только как возбудитель «цветения» воды и «красных приливов» в море, но и как продуцент сакситоксина, вызывающего у человека паралитическое моллюсковое отравление, иногда со смертельным исходом (Pinto, Silva, 1956; Lembeye, Campodonico, 1984; Faust, 1993).

Для сравнения приведу два примера. В 1999 и 2003 гг. в Азовском море отмечены случаи массовой гибели осетровых рыб, выбросы которых распространялись вдоль береговой полосы протяженностью 45 км (табл. XIX, рис. 1) (Мальцев, 2000; Мальцев, Ключников, 2004). Температура воды в море в это время достигала 24 – 25°C. Среди погибших рыб указаны также кефалевые, камбаловые, судак, бычки, барабуля, ставрида, пиленгас и даже азовские креветки. Особенно много рыбы

было сосредоточено в местах впадения в море пресных ручьев. Анализ данных, приведенных в цитируемых статьях, показал, что гибели рыбы предшествовали «цветение» воды и «красный прилив» в море, вызванные массовым развитием динофлагелляты *P. micans*, достигавшей численности $2\ 842$ млн кл. \cdot м⁻³ при биомассе 203 мг \cdot м⁻³, диатомовых водорослей *Pseudosolenia calcar-avis* ($N = 396$ млн кл. \cdot м⁻³ и $B = 39$ мг \cdot м⁻³) и *C. closterium* (59 млн кл. \cdot м⁻³ и 41 мг \cdot м⁻³). Эти виды относятся к индикаторам высокого содержания в воде органических веществ, превышавших норму в местах гибели рыбы в Азовском море в 3 – 4 раза. В фитопланктоне Казачьей бухты Чёрного моря *P. micans* доминировал по численности и биомассе при температуре воды от 19 до 23,5°C (Рябушко и др., 2000).

Аналогичный случай массовой гибели рыбы наблюдался и в бухте Св. Елены (Южная Африка) в 1994 г. (табл. XIX, рис. 2), одной из причин считается массовое развитие *P. micans* и диатомеи *Ceratium furca* (ГЕОНАВ..., 2001). Подобные случаи довольно часто регистрируются в различных регионах Мирового океана (EUONAB..., 1998; ГЕОНАВ..., 2001), в том числе в Чёрном и Азовском морях (Рябушко, 2003б).

Из потенциально токсичных диатомовых водорослей, относящихся к массовым видам Чёрного моря, встречается *Halamphora coffeiformis*. У этого вида обнаружена домоевая кислота (рис. 93), вызывающая амнезийное моллюсковое отравление (Maranda et al., 1990). В микрофитобентосе румынского сектора Чёрного моря в 1966 – 1970 гг. максимальная численность вида составляла $14,8 \cdot 10^3$ кл. \cdot см⁻² (Bodeanu, 1987–1988). В районе крымского побережья в эпизооне мидии численность его была на порядок меньше и варьировала от $1,4 \cdot 10^3$ до $8,7 \cdot 10^3$ кл. \cdot см⁻². Летом в эпифтоне цистозиры вид встречался реже и в меньших количествах: $N = 167 - 256$ кл. \cdot см⁻²; $B = 0,0008 - 0,002$ мг \cdot см⁻² (Рябушко, Торская, 2005).

Способность продуцировать нейротоксин – домоевую кислоту (рис. 98) – присуща и диатомовым водорослям рода *Pseudo-nitzschia* Н. Peragallo (Martin et al., 1990; Todd, 1993; Todd et al., 1993). Этот яд накапливается в тканях моллюсков, рыб, крабов во время «цветения» воды, вызванного этими водорослями.

В Чёрном море обитает шесть видов этого рода, которые являются потенциально токсичными, однако исследование токсинов у черноморских популяций этих видов ранее не проводилось. Поэтому в качестве примера подобных исследований представлен результат нашего изучения нового для крымского побережья Чёрного моря диатомовой водоросли – *Pseudo-nitzschia calliantha* Lundholm, Moestrup et Hasle. Таксономическая идентификация видов рода *Pseudo-nitzschia* все ещё недостаточно разработана, поскольку в настоящее время происходит накопление данных по морфологии видов этого рода из разных морей, изучаемых в ТЭМ и СЭМ, и с применением их генетических маркеров (Lundholm et al., 2003).

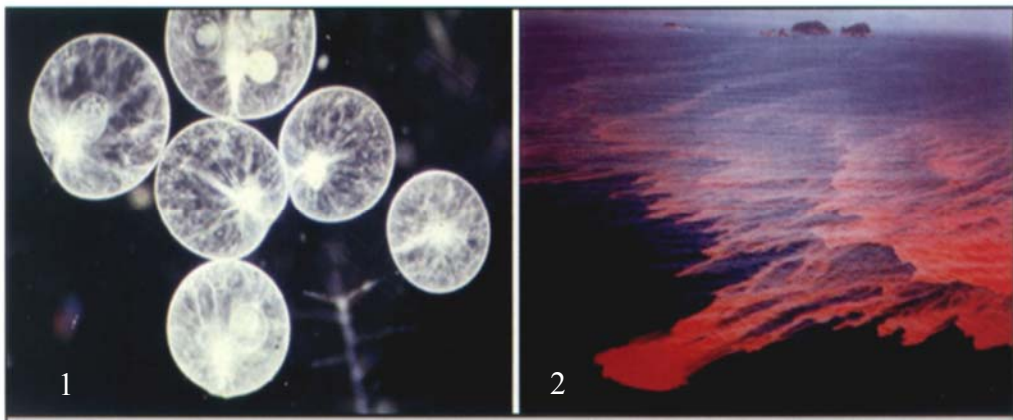


Табл. XVIII, рис. 1, 2. Клетки динофлагелляты *Noctiluca scintillans* (1) и «красный прилив» (2), вызванный массовым развитие ноктилюки в море (из: ГЕОНАВ ..., 2001)



Табл. XIX, рис. 1, 2. Гибель рыбы на побережье Азовского моря, 3 сентября 2003 г. (1 – из: Мальцев, Ключников, 2004) и в бухте Св. Елены (Южная Африка) в 1994 г. (2 – из: ГЕОНАВ ..., 2001)

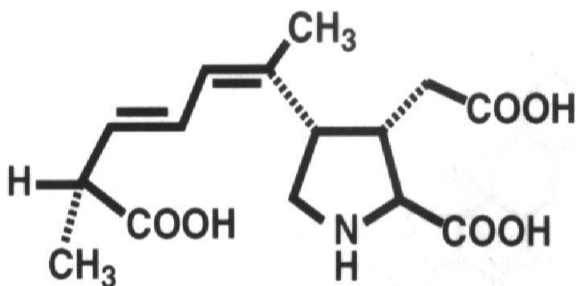


Рис. 98. Структура домоевой кислоты, продуцируемая диатомовыми водорослями (из: Todd, 1993)

Как показали исследования, в настоящее время видовая идентификация многих видов рода *Pseudo-nitzschia* только с помощью светового микроскопа, без изучения в СЭМ, и особенно в ТЭМ одновременно, практически невозможна (Рябушко и др., 2008; Lundholm et al., 2003; Besiktepe et al., 2008).

Черноморские виды этого рода в электронном микроскопе до сих пор практически не изучались, за исключением *Nitzschia delicatula*, которая была исследована в СЭМ и идентифицирована Г.И. Сёминой как *N. pseudodelicatissima* (Микаэлян и др., 1992), а позже эти виды стали синонимами *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima*. Затем этот вид всесторонне был исследован у берегов Крыма (Davidovich, Bates, 1998a, b). Нами также детально изучена ультраструктура, очищенных от органики, панцирей диатомеи из Севастопольской бухты, близкой к этому виду: пороидов мембраны, штрихов вальвокопулы, плотности штрихов на ободке створки, являющихся видоспецифическими признаками *P. calliantha* (рис. 99 – 103).



Рис. 99. Общий вид створки *P. calliantha* из Чёрного моря (СЭМ, увеличение x 950)

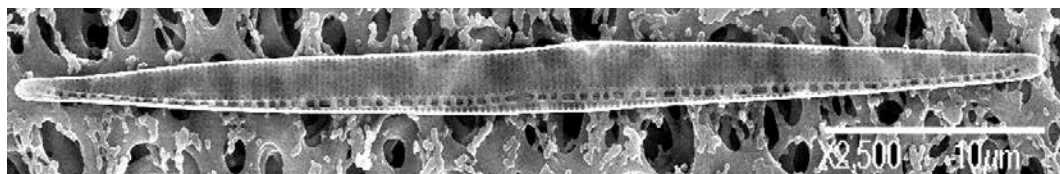


Рис. 100. Общий вид створки *P. calliantha* из Чёрного моря (СЭМ, увеличение x 2500)

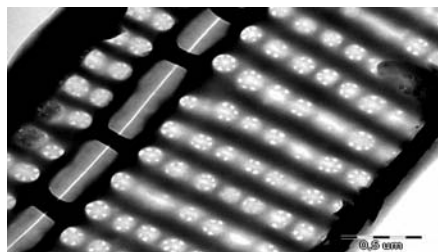


Рис. 101. Фрагмент центральной части створки *P. calliantha* (ТЭМ)

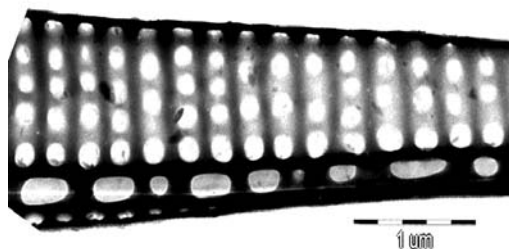


Рис. 102. Фрагмент мантии *P. calliantha* (ТЭМ)

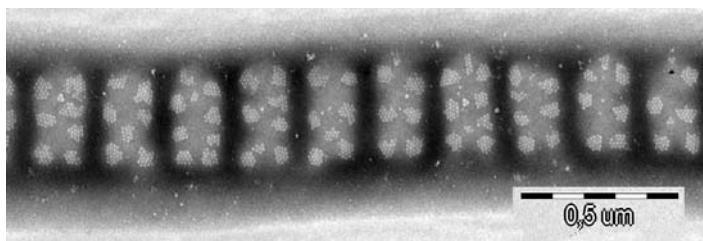


Рис. 103. ТЭМ. Штрихи вальвокопулы *P. calliantha*

Анализ общей формы створок, структуры штрихов вальвокопулы и фибул показал, что черноморский клон относится к виду *P. calliantha* (Рябушко и др., 2008; Besiktepe et al., 2008), причем ультраструктура пороида створки, похожая на «цветок», хорошо видна в ТЭМ (рис. 101, 102).

До настоящего времени отсутствовали сведения, подтверждающие наличие домоевой кислоты в черноморских популяциях видов рода *Pseudo-nitzschia*. Поэтому нами впервые проведено изучение не только морфологии, таксономии, экологии, но и токсичности вида *P. calliantha*, обнаруженного у берегов Крыма. Численность *P. calliantha* в фитопланктоне Севастопольской и Карантинной бухт имела низкие значения и составляла зимой (январь – февраль) $1,0 \cdot 10^3$ кл.·л⁻¹ при температуре воды в море 5,7 – 6,2°C, а в апреле варьировала от $0,29 \cdot 10^3$ ($t = 9,2^\circ\text{C}$) до $1,2 \cdot 10^3$ кл.·л⁻¹ ($t = 11,2^\circ\text{C}$), что можно объяснить интенсивным перемешиванием воды в море из-за частых штормов. Поскольку численность *P. calliantha* с января по июнь была низкой, обнаружить токсин в природных популяциях вида не представлялось возможным, поэтому проведено культивирование черноморского клона *P. calliantha* (рис. 99 – 103). Максимальной численности клеток культура *P. calliantha* достигала на 20-е сутки и в течение месяца возрастала от $35 \cdot 10^3$ до $250 \cdot 10^3$ кл.·мл⁻¹ (рис. 104). Содержание домоевой кислоты в 1 клетке *P. calliantha* при культивировании в питательной среде F/2 в среднем составляло $0,43$ нг·кл.⁻¹ ($0,08 - 1,3$ нг·кл.⁻¹), а в среде Гольдберга – $0,143$ нг·кл.⁻¹ ($0,107 - 0,183$ нг·кл.⁻¹).

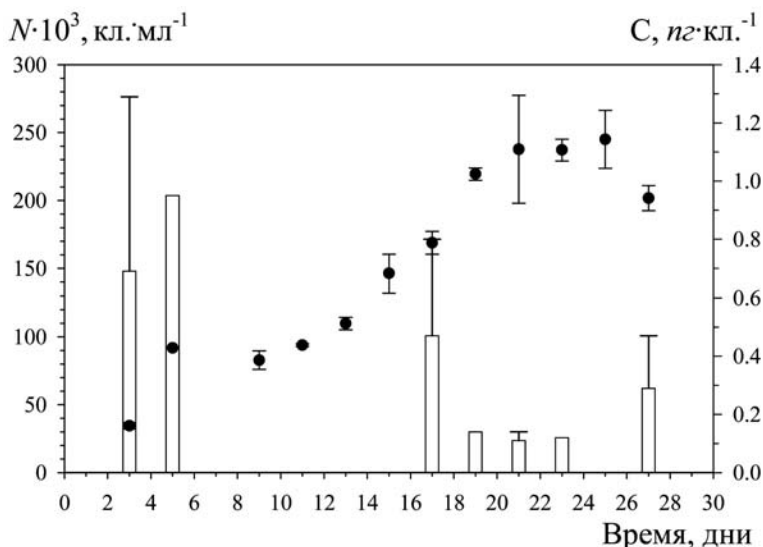


Рис. 104. Плотность клеток (N , точки) и концентрация домоевой кислоты (C , столбики) в культуре *P. calliantha*: среда F/2, освещенность $65 \text{ мкЕ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$, цикличность «день-ночь» (12:12 ч), температура $19 \pm 2^\circ\text{C}$.

Сравнение концентрации домоевой кислоты в водорослях рода *Pseudo-nitzschia* из разных географических регионов Мирового океана, культивируемых при сходных условиях на питательной среде F/2, показало, что содержание токсина в клетках *P. calliantha* из Чёрного моря имеет близкие значения (Besiktepe et al., 2008) с таковым у *P. seriata* из западной Шотландии (Fehling et al., 2004) и *P. turgidula* из Новой Зеландии (Rhodes et al., 1996), но на 1 – 2 порядка меньше, чем у *P. pungens* и *P. australis* из Новой Зеландии (табл. 83).

Табл. 83. Содержание домоевой кислоты (ДК) в клетках некоторых видов диатомовых водорослей рода *Pseudo-nitzschia* H. Peragallo

Диатомовые водоросли	Районы	Питательная среда	Содержание ДК, $\mu\text{г}$ на 100 кл.
<i>P. calliantha</i>	Чёрное море (Besiktepe et al., 2008)	F/2	43,0 ± 19,2
« «	« «	Гольдберга	14,3
<i>P. seriata</i>	Западная Шотландия (Fehling et al., 2004)	F/2	16,0
« «	« «	« «	23,0
<i>P. australis</i>	« «	« «	15,0
« «	« «	« «	168,0
« «	Новая Зеландия (Rhodes et al., 1996)	« «	2 000,0
<i>P. pungens</i> f. <i>pungens</i>	« «	« «	470,0
<i>P. turgidula</i>	« «	« «	33,0

Изучение микроводорослей охраняемых регионов Крыма

Одним из средств охраны микроводорослей являются акватории заповедников. В Крыму имеется ряд государственных заповедников и заказников, прилегающих к морю, в статус которых не входят аквальные комплексы морской биоты, включая макрофиты и микроводоросли. Изучение видового разнообразия микроводорослей (МВ) морских акваторий охраняемых регионов Крыма находится практически на начальном этапе. В связи с общей значимостью микроводорослей в качестве первичных продуцентов органического вещества в море, важной роли в функционировании морских экосистем, прикладного использования в народном хозяйстве, одним из важных мероприятий является охрана не только видов, но и их донных сообществ, которые особенно чувствительны к разрушению.

Бентосные микроводоросли заселяют различные типы грунтов и разнообразные виды живых биосубстратов (донную растительность, моллюсков, ракообразных, кожные покровы млекопитающих и донных рыб). Многие гидробионты питаются этими первичными продуцентами, являющиеся их первопищей. Кроме того, микроводоросли, особенно токсичные виды, могут оказывать негативное воздействие на обитателей моря, и поэтому нуждаются в изучении в местах обитания редких и ценных видов беспозвоночных и рыб охраняемых акваторий.

Поэтому в целях охраны и в связи с недостаточной изученностью видового разнообразия фитопланктона и микрофитобентоса прибрежных аквальных комплексов охраняемых объектов Украины на Чёрном и Азовском морях был изучен видовой состав и дан сравнительный анализ флор микроводорослей.

Первым этапом в изучении флоры МВ является проведение инвентаризации и критического пересмотра известных списков водорослей, которые пестрят старыми и новыми названиями одних и тех же видов (Рябушко, 2006; Рябушко, Бондаренко, 2011). Списки видов микрофитобентоса, дополненные экологическими сведениями о характере грунта, солёности, глубине и температурных условиях обитания, численности популяций массовых и редких видов, что увеличивает ценность информации, полученной в результате изучения и анализа флоры МВ. Следует заметить, что в ряде работ отсутствуют экологические и фитогеографические

сведения о флоре водорослей, характеризующих состояние локальных местообитаний в целом и их связь с флорой морей Мирового океана.

На примере 3-х разных по экологическим условиям заповедных регионов Крыма, находящихся на побережье Чёрного и Азовского морей, проведен сравнительный анализ видового разнообразия фитопланктона и микрофитобентоса:

- I. Фитопланктон и микрофитобентос заказника «Бухта Казачья» Чёрного моря.
- II. Фитопланктон и микрофитобентос Карадагского природного заповедника Чёрного моря.
- III. Микрофитобентос Казантипского природного заповедника Азовского моря.

Общезоологический заказник «Бухта Казачья» утверждён Указом Президента Украины от 9 декабря 1998 г. на базе Государственного океанариума, с целью охраны фаунистического комплекса прибрежной зоны Казачьей бухты Чёрного моря, представленного редкими и исчезающими видами животных, занесённых в Красную книгу Украины. К сожалению, заказник охватывает только зоологические объекты и не включает весь комплекс биоты, куда входят и донная растительность, фитопланктон и микрофитобентос.

Карадагский природный заповедник образован 9 августа 1979 г. по постановлению СМ УССР для охраны уникальной сухопутной флоры и фауны, а также обитателей прилегающей водной акватории. Расположен заповедник между Судакком и Феодосией.

Казантипский заповедник находится в северо-западной части Керченского п-ова на побережье Азовского моря, включает мыс Казантип. Образован 12 мая 1998 года по указу Президента Украины и включает в себя как территорию мыса Казантип, так и прибрежно-аквальный комплекс моря.

Исследования видового состава фитопланктона и микрофитобентоса заказника «Бухта Казачья» проведены в районе произрастания ценных агароносов красных водорослей грацилярий, в районе вольеров с млекопитающими океанариума и мидийной плантации (Рябушко и др., 2000; Рябушко, Рябушко, 2001; Рябушко, 2009). Всего обнаружено 215 видов и ввт (в т. ч. 200 видов), из них диатомовых – 160 видов и ввт, динофитовых – 36 видов, гаптофитовых – 8, зелёных – 3, криптофитовых и золотистых – по 2 вида, а также 5 видов цианобактерий (таб. 83). Впервые показана роль микрофитобентоса бухты, видовое разнообразие представлено 162 видами и ввт, в фитопланктоне найдено 85 видов и ввт, из них 32 вида общих для бентали и пелагиали моря.

Исследование фитопланктона в акватории Карадагского заповедника были начаты сотрудниками Карадагской биологической станции (Стройкина, 1950; Згуровская, 1979; Кустенко, 1989). Изучено также видовое разнообразие донных диатомовых водорослей каменистой литорали, составлен список видов и дана численность популяций, что является ценным для охраняемых акваторий (Рошин, 1992а, б; Чепурнов, 1988, 1989), а также составлен список микроводорослей Карадагского дельфинария (Рябушко, 2002). Всего здесь зарегистрировано 512 видов и ввт за счёт фитопланктона, который представлен более 290 видами (Сеничева, 2008).

Изучение видового состава, экологии макроводорослей и цианобактерий бентоса украинского сектора Азовского моря, в то числе акватории Казантипского заповедника начато сравнительно недавно сотрудниками Никитского ботаническо-

го сада (Садагурская, 2001; Белич и др., 2002; Садагурская и др., 2006). Затем были продолжены работы по изучению донных диатомовых и других групп микроводорослей (Бондаренко, 2005, 2012; Бондаренко, Рябушко, 2008, 2009, 2010). Всего в микрофитобентосе акватории заповедника обнаружено 172 таксона водорослей, включающих ведущие группы, наиболее изученные – это Bacillariophyta – 85 и Cyanoprokaryota – 84, а также наименее изученные – другие группы водорослей (табл. 84).

В настоящее время общее количество видов фитопланктона и микрофитобентоса указанных местообитаний составляет 578 видов и ввт.

Табл. 84. Количество видов микроводорослей, обнаруженных в трёх акваториях Крыма Чёрного и Азовского морей

Отдел водорослей	Заказник «Бухта Казачья», Чёрное море		Природные заповедники			
			Карадагский, Чёрное море		Казантипский, Азовское море	
	Количество видов и ввт	%	Количество видов и ввт	%	Количество видов и ввт	%
Cyanoprokaryota	5	1,0	84	16,0	84	48,0
Dinophyta	36	18,0	135	26,0	1	1
Cryptophyta	2	1,0	3	1,0	-	-
Chrysophyta	2	1,0	14	3,0	-	-
Haptophyta	8	4,0	26	5,0	1	1
Bacillariophyta	159	74,0	239	47,0	85	49,0
Chlorophyta	3	1,0	10	2,0	2	1,0
Euglenophyta	-	-	1	< 1	-	-
Всего:	215	100	512	100	172	100

Во всех районах преобладают диатомовые, а на втором месте – динофитовые водоросли, а в Казантипе на втором месте – цианобактерии. В целом по отношению видов микроводорослей к солёности воды преобладают морские и солоноватоводно-морские виды (табл. 85).

Сравнение данных флористического состава, экологических и фитогеографических элементов флоры диатомовых водорослей, наиболее изученных в трёх заповедных акваториях Крыма – Чёрного и Азовского морей, показало следующее. Всего в фитопланктоне и микрофитобентосе акваторий Казачьей бухты и Карадага и микрофитобентосе Казантипа зарегистрировано 273 вида и ввт Bacillariophyta, из них в Казачьей бухте – 145, Карадаге – 239 и Казантипе – 85 (табл. 86), в том числе отмечено 35 общих видов для указанных акваторий.

Анализ сходства видов по индексу Чекановского-Сёренсена (J) показал, что в Карадагском и Казантипском заповедниках зарегистрировано 248 видов диатомовых водорослей (239 и 85, соответственно), из них 74 общих вида, $J = 0,46$; в заказнике «Бухта Казачья» и Карадагском заповеднике обнаружено 262 видов и ввт (145 и 239, соответственно), из них 113 общих видов, $J = 0,58$; в заказнике «Бухта Казачья» и Казантипском заповеднике – 186 видов (145 и 85, соответственно), отмечено 34 общих вида, $J = 0,30$.

Табл. 85. Экологическая и фитогеографическая характеристики микроводорослей акваторий Чёрного и Азовского морей, прилегающих к заповедным территориям Крыма

Районы исследования	«Бухта Казачья»	КаПриЗ	Казантип
Отношение видов МВ к солёности воды, %			
Морские	65	67	37,0
Солоноватоводно-морские	25	15,3	19
Солоноватоводные	4	7,6	20
Пресноводно-солоноватоводные	5	3,9	10
Пресноводные	1	5,8	14
Итого:	100	100	100
Фитогеографические элементы флоры МВ, %			
Бореальные	28	44	43
Бореально-тропические	18	19	21
Аркто-бореальные	10	11	9
Аркто-бореально-тропические	22	11	12
Космополиты	22	15	15
Итого:	100	100	100

Табл. 86. Экологические и фитогеографические элементы флоры диатомовых водорослей планктона и бентоса акваторий Чёрного и Азовского морей, прилегающих к заповедным территориям Крыма

Заказник «Бухта Казачья»	Карадагский заповедник	Казантипский заповедник
Отношение видов МВ к солёности воды, %		
М – 86 (59 %)	М – 140 (58 %)	М – 31 (37 %)
СМ – 43 (30 %)	СМ – 52 (22 %)	СМ – 26 (31 %)
С – 10 (7 %)	С – 25 (10 %)	С – 12 (14 %)
ПС – 4 (3 %)	ПС – 12 (5%)	ПС – 8 (9 %)
П – 2 (1%)	П – 10 (4 %)	П – 8 (9 %)
Всего: 145 (100 %)	239 (100 %)	85 (100 %)
Отношение видов и ввт (%) к их местообитанию		
Бентосные – 104	Бентосные – 130	Бентосные – 64
Планктонные – 31	Планктонные – 80	Планктонные – 14
Бентопланктонные – 10	Бентопланктонные – 29	Бентопланктонные – 7
Всего: 145	239	85
Фитогеографические элементы флоры МВ, %		
Б – 37 (25%)	Б – 82 (35 %)	Б – 25 (29 %)
К – 46 (32%)	К – 63 (26 %)	К – 37 (44 %)
БТ – 30 (21%)	БТ – 60 (25 %)	БТ – 6 (7 %)
АБ – 11 (8 %)	АБ – 15 (6 %)	АБ – 9 (11 %)
АБТ – 21 (14 %)	АБТ – 19 (8 %)	АБТ – 8 (9 %)
Всего: 145 (100 %)	239 (100 %)	85 (100 %)

Следует отметить, что при исследовании флоры микроводорослей заповедных акваторий с учётом эколого-флористических и фитогеографических характеристик необходимо учитывать потенциально опасные и токсичные виды, их предельные концентрации в море. В трёх указанных акваториях отмечено 39 потенциально опасных видов, из них 28 токсичных. Наибольшее количество видов в соотношении опасных к токсичным принадлежит динофитовым водорослям (25/16), меньшее – диатомовым (7/5) и гаптофитовым – (5/1).

Кроме того, инвентаризационную работу по учёту видового разнообразия микроводорослей заповедных акваторий необходимо дополнить и количественными данными по численности популяций не только массовых, редких, но и токсичных видов водорослей Чёрного и Азовского морей.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Прежде всего, следует отметить, что монография не претендует на полноту освещения многих затронутых вопросов, а является лишь первым шагом в обобщении материалов, полученных автором, и анализа литературных источников. Некоторые вопросы не были решены из-за отсутствия достаточно надёжного материала при разработке темы, поэтому требуют дальнейшего изучения.

До настоящего времени сведения о численном составе микроводорослей бентоса Чёрного моря отсутствовали, поэтому инвентаризация списков видов по оригинальным и литературным данным показала, что микрофитобентос этого водоёма обладает высоким видовым разнообразием, насчитывая более 1000 видов, разновидностей и форм, принадлежащих к 8 отделам низших водорослей. Среди них ведущее место (более 800 видов и ввт) занимают диатомовые водоросли, играющие важную роль в разных экотопах моря. Во флоре микрофитобентоса Чёрного моря преобладают морские формы водорослей (48 %), а по фитогеографической принадлежности – бореальные виды (44 %) со значительным вкладом элементов тропической флоры и космополитных видов.

Для более полного представления о специфике видового разнообразия микрофитобентоса всего Чёрного моря были проведены оригинальные исследования донных микроводорослей региональных и локальных местообитаний. Так, в частности, для крымского побережья зарегистрировано 344 вида и ввт микроводорослей (в т. ч. 266 видов диатомовых), принадлежащих к 8 отделам водорослей; для кавказского побережья – 99 (в т. ч. 87 видов диатомовых), относящихся к 7 отделам, и в районе Филлофорного поля Зернова – 161 (в том числе 156 видов диатомовых), принадлежащих к 5 отделам водорослей. Установлено, что вдоль черноморского побережья в течение года доминирует 42 вида диатомовых, из них зимой – 17, весной – 20, летом – 22 и осенью – 21. Для всех исследованных регионов характерно преобладание морских и бореальных видов, но процентное соотношение всех экологических и фитогеографических групп различается в зависимости от местообитаний.

Следует также отметить, что из всех исследованных экотопов наибольшее количество видов микроводорослей (254 вида и ввт, в том числе 237 видов диатомовых) обнаружено в эпифитоне 46 видов водорослей-макрофитов и 2-х видов морских трав. Кроме того, показано, что в эпифитоне бурых, красных и зелёных водорослей соотношение численности донных диатомовых водорослей составляет соответственно 20:8:1 в зависимости от морфологических характеристик макрофита-базифита (от разветвлённых осевых структур макроводорослей, у которых площадь поверхности субстрата больше, до плоских талломов, у которых площадь поверхности меньше).

Экспериментальные и натурные исследования динамики популяций микроводорослей, обитающих в эпифитоне красной водоросли *Gracilaria verrucosa*, показали, что основными факторами, регулируемыми их состав и распределение, являются температура и освещённость воды, физиологическое состояние макрофита-базифита, а также жизненные циклы микроводорослей. Наиболее оптимальные условия при лабораторном культивировании для развития некоторых макрофитов

создаются при сочетании освещённости воды 6 000 и 9 000 лк, температуры 18 – 22°C, концентрациях азота – 2,1 и 0,3 мг·л⁻¹ и фосфора – 0,18 и 0,3 мг·л⁻¹.

В природных условиях наибольшие показатели численности (366 10³ кл·см⁻² и биомассы 0,82 мг·см⁻²) диатомовых водорослей в эпифитоне грацилярии зарегистрированы весной, так же как и в других экотопах моря. Летом при увеличении температуры воды в море эти показатели резко снижаются соответственно до 60 10³ кл·см⁻² и 0,05 мг·см⁻². Максимальная доля диатомовых от сырой массы грацилярии в море составляла 6,2 % и была приурочена к весеннему пику развития диатомовых. Величины их биомассы в эпифитоне естественных поселений грацилярии составляли около 1 % общей сырой массы макрофита-базифита.

В ходе исследований сезонной динамики видового состава донных диатомовых водорослей, доминирующих видов и их количественных характеристик были установлены общие тенденции, характерные для разных экотопов Чёрного моря. Отмечено, что микрофитобентос характеризуется весенним максимумом развития независимо от типа субстрата, что является общей закономерностью для морей умеренных широт. Зимне-весенний сезон характеризуется наибольшим видовым разнообразием за счёт интенсивного развития диатомового комплекса и более высокими показателями их численности, а в летне-осенний сезон значения численности диатомовых снижаются в 6 – 7 раз из-за высокой температуры воды и их выедания консументами.

До настоящего времени отсутствовали данные по первичной продукции микрофитобентоса Чёрного моря. Нашими исследованиями впервые установлены высокие продукционные показатели микрофитобентоса, биотический баланс которого положительный круглый год, превосходящий таковой фитопланктона в 4 – 40 раз.

Одновременное исследование микрофитобентоса и фитопланктона в прибрежье моря на мелководье показало, что в результате различного рода турбулентных явлений происходит подъём донных микроводорослей в толщу воды. В процессе седиментации фитопланктона в структуре сообществ микроводорослей происходит дифференциация видов по биотопам их обитания: индекс флористического сходства ($K_s = 0,38$) наибольший летом, когда фитопланктон опускается на дно, а наименьший ($K_s = 0,14$) весной за счёт массовой вегетации прикреплённых бентосных видов диатомовых. Поэтому 10 – 20 % бентосных и бентопланктонных видов регулярно встречается в фитопланктоне и столько же планктонных видов регистрируется в микрофитобентосе Чёрного моря.

Кроме того, как это показано для локальных акваторий Чёрного моря, обогащение прибрежных вод биогенными элементами антропогенного происхождения оказывает существенное влияние на увеличение видового разнообразия, количественные интегральные величины численности и биомассы, а также структурные характеристики микроводорослей обоих биотопов в 2 – 2,5 раза по сравнению с условно «чистыми» акваториями.

Несмотря на то, что большинство микроводорослей является ценным пищевым объектом для многих беспозвоночных, млекопитающих животных и рыб, роль вредоносных водорослей, среди которых встречаются виды, продуцирующие токсические вещества, опасные для гидробионтов и человека, не была затронута для Азово-Черноморского бассейна (Рябушко, 2003б, 2008б). Этой теме в монографии уделено соответствующее внимание. Многие страны мира включились

в программу НАВ по проблеме изучения вредоносных микроскопических водорослей в Мировом океане и их последствий для биоты и человека. В результате поиска и инвентаризации таких видов в Чёрном и Азовском морях выявлено их достаточно высокое видовое разнообразие. В частности, в Чёрном море отмечено более 70 видов вредоносных водорослей, из них 50 % встречается в донных сообществах. Для того чтобы ответить на вопрос, действительно ли в Чёрном море некоторые виды диатомовых водорослей рода *Pseudo-nitzschia* являются токсичными, в ходе исследования было доказано, что вид *P. calliantha*, впервые обнаруженный в прибрежье Крыма, действительно продуцирует домовую кислоту. При культивировании черноморского клона концентрация токсина в клетках составляла от 0,08 до 1,3 $ng \cdot кл.^{-1}$.

Вместе с тем, несмотря на многочисленные работы, имеющие отношение к теме исследования, полученные данные не исчерпывают всех проблем, касающихся таксономического статуса отдельных видов диатомовых и других менее изученных групп микроводорослей; по-прежнему довольно слабо разработаны вопросы фитогеографии, биоиндикационных возможностей бентосных микроводорослей. Недостаточно исследованы количественные характеристики, в том числе микрофитобентоса рыхлых грунтов, не оценена его продуктивность в море для того, чтобы сравнить с уже имеющимися сведениями, полученными для микрофитобентоса твёрдых грунтов Чёрного моря. Всё ещё слабо охвачена исследованием область трофических взаимоотношений продуцент-консумент, т. е. должным образом не показана роль донных микроводорослей в питании многих видов гидробионтов Чёрного моря. Данная тема особенно актуальна в связи проблемой токсичных водорослей, что связано и с безопасностью людей, питающихся свежевывловленными морепродуктами.

Хочется надеяться, что эстафета научных будней в исследовании систематики, флористики, фитогеографии и экологии донных микроводорослей, открытий и ориентиров на будущее, полученная нами от предшественников, будет подхвачена будущими специалистами, вооружёнными уже более современными методами исследования и более оснащённым техническим оборудованием, которые позволят углубить знания и сформулировать дальнейшие задачи изучения морского микрофитобентоса.

СЛОВАРЬ НЕОБХОДИМЫХ

ТЕРМИНОВ И ПОНЯТИЙ.....

Аберрация – в морфологии и физиологии всякое отклонение в строении и функциях от типичного образца. Обычно употребляется для обозначения индивидуальных отклонений от нормы.

Ацидофильные организмы – организмы, нормально развивающиеся только на кислом субстрате.

Аутэкология, экология видов – наука об изучении приспособляемости отдельных видов растений и животных к условиям обитания.

Бентос – организмы, жизнь которых связана с дном; или совокупность организмов, всю жизнь или большую её часть обитающих на дне океанических и континентальных водоёмов, в его грунте и на грунте; бентос – скопления организмов, живущих или проводящих весь или почти весь жизненный цикл, связанный с осадками (Round, 1971). А.А. Еленкин, В.С. Порецкий, В.С. Шешукова-Порецкая, А.И. Прошкина-Лавренко относят к бентосу водоросли, развивающиеся на разнообразных субстратах (макрофиты, камни, корабли и т.д.).

Базифит – растительный субстрат для прикрепления других организмов.

Биогенные вещества в природных водах – неорганические вещества, появление которых в природных водах связано главным образом с распадом организмов растений и животных.

Биоиндикатор, индикаторный вид – особь или биотическое сообщество.

Биоиндикация – свойство организмов реагировать на изменение физических, химических и экологических характеристик среды обитания, что выражается в особенностях их роста, развития и численности.

Биомасса – выраженное в единицах массы количество живого вещества тех или иных организмов (популяций, сообществ), отнесённое к единице площади или объёма ($\text{г}\cdot\text{м}^{-2}$, $\text{г}\cdot\text{м}^{-3}$).

Бионт – отдельный организм, приспособленный к обитанию в определённых условия биотопа. Различаются *ценобионты*, гидробионты и другие.

Биполярность – распространение вида и др. таксона в умеренных широтах северного и южного полушарий при отсутствии их представителей в тропических и субтропических поясах.

Биотоп – однородный в экологическом отношении участок, соответствующий отдельным частям биоценоза или экосистемы, являющийся местом обитания того или иного вида животных или растений. Выделяются различные микротопы, являющиеся местом обитания микропопуляций.

Биоценоз = сообщество – устойчивые системы совместно существующих на некоторых участках суши и водоёма популяций автотрофных и гетеротрофных организмов. Термин предложен Ф. Мёбиусом в 1877 г., имеет широкое применение и не сводится только к приведенному определению.

Вид доминантный – вид, преобладающий или доминирующий, господствующий в составе сообщества; вид преобладающий как второстепенный, называется субдоминантом.

Вид пионерный, вид инициальный – вид первым заселяющий чистую поверхность, ранее не заселённую другими организмами (например, экспериментальный субстрат на первых сроках заселения).

Гетеротроф – живой организм, не способный самостоятельно синтезировать органическое вещество (ОВ) из неорганического, а питающийся готовым ОВ. К гетеротрофам относятся животные, большинство бактерий и грибов, бесхлорофильные наземные растения и водоросли. В последнее время растёт список гетеротрофных микроводорослей, в т. ч. диатомовых.

Инвазия – включение в сообщество новых для него видов.

Ингредиенты – постоянные, но не доминирующие компоненты сообщества.

Индифференты – виды, сохраняющиеся в данном биотопе при широком диапазоне изменений состава сообщества.

Инициальные виды, пионерные виды – растения, играющие роль зачинателей сукцессий.

Комплексы – растительный покров с регулярным чередованием ценоэкосистем (фитоценоз и микрорельеф). Термин используется при характеристике сезонных сообществ диатомовых водорослей микрофитобентоса.

Кондоминанты – содоминирующие в фитоценозе виды растений; важная группа эдификаторов.

Консорция – совокупность разных видов животных, растений и микроорганизмов в биогеоценозе, тесно связанных в своей жизнедеятельности с организмом, являющимся ядром, материальной базой и основой формирования консорции.

Консумент – организм, питающийся органическими веществами, синтезированными автотрофами, непосредственно либо через другие организмы. К консорции относятся все животные, часть микроорганизмов, паразитические и сапрофитные растения.

Константность – постоянная встречаемость вида в различных частях биоценоза, обусловленная равномерным размещением его особей. Виды растений с встречаемостью 80 – 100 % называются константными.

Местообитание – среда жизни фитоценоза, сообщества. Слагается из комплекса абиотических и биотических факторов среды.

Микрослой – специфичный придонный слой осадка.

Микротоп – очень небольшая часть биоценотической среды в разных её биогоризонтах, являющаяся местом обитания микропопуляций.

Микробентос (менее 0,5 мм) – бактерии и другие одноклеточные организмы.

Микрофитоперифитон – растения искусственных субстратов, или комплекс микроорганизмов (бактерии, диатомовые, простейшие и др.), обитающие в *перифитоне* плотных, неживых искусственных и естественных предметов в море (Горбенко, 1977). А.К. Редфильд и Л.У. Хатчинс (1957) вводят понятие сообщества обрастаний, которые ассоциируются с термином *перифитон*. Термин *Aufwuchs* («наросты») А. Селиго (1905) относится только к микроскопическим организмам, обитающим на плотном субстрате, а *Bewuschs* (обрастание) Е. Гентшель (*Hentschel*, 1916) – к микро- и макроорганизмам. Уиллер предложил использовать термин *Aufwuchs* – для живого субстрата, а *Bewuschs* – для мертвого субстрата.

Мортмасса – опад мертвой растительности и животных на дно водоёма; мертвые организмы (отмершие органы, ткани растений и животных).

Ниша – однородная в экологическом отношении часть биоценотической среды или свободной территории, занимаемая особью или группой особей одного или нескольких видов, принадлежащих к одной экобиоморфе, т. е. место ценопопуляции в сообществе.

Облигатный – термин, определяющий состояние или условие, обязательное для данного организма; либо обязательный, постоянно встречающийся вид в сообществе.

Перифитон – организмы, обрастающие предметы как неподвижные, так и подвижные, введенные в воду человеком (Бенинг, 1924). Сообщества на камнях, корягах, находящихся на дне водоема, А.Л. Бенинг относил к бентосу. В.М. Рылов (1923) отмечал, что приуроченность к твёрдому субстрату – черта, свойственная донному населению, бентосу. Поэтому здесь встречаются прикрепленные и ползающие организмы, у которых есть ряд приспособлений, способствующих жизни на субстрате. С.А. Зернов (1949) разделил тип водных биоценозов на 2 класса: бентос и планктон. Он считал, что выделять биоценозы сидячих и бродячих организмов нет оснований, что организмы перифитона можно рассматривать как «жизненную форму» бентали и аналогично «жизненную форму» пелагиали.

С.К. Карзинкин (1926 – 1927) считал перифитон такой же самостоятельной единицей, как планктон и бентос. Но кроме обрастаний предметов, введенных в воду человеком, к перифитону он относил водные растения, камни и т. д. Он считал, что комплексы организмов, развивающиеся на живом и мертвом субстратах, имеют много общих черт, обусловленных плотностью субстрата. Таким образом, по Карзинкину, перифитон – более широкое понятие: биоценоз, вызывающий обрастание всех живых и неживых предметов в воде. По С.Н. Дуплакову (1933), способность прикрепляться – характерная черта всех сообществ перифитона. Сообщества бентоса, обитая в рыхлом субстрате, слагаются из неприкрепленных форм. Перифитон – специфический придонный слой воды 1,0 – 1,5 см по Г.С. Карзинкину, и 10 см по Н.С. Дуплакову, отделяющий бентос от перифитона, на что обращала внимание К.С. Владимирова (1978).

Мы согласны с Дуплаковым относительно трактовки бентоса, к которому он относит сообщества организмов, обитающих непосредственно на дне. Однако считаем, что искусственные субстраты, находящиеся в толще воды, также следует отнести к перифитону, как экотопу подобно «эпилитону», «эпифитону» и т. д. и рассматривать его как часть бентоса. Ещё перифитон определяют как сообщество, развивающееся на плотном субстрате, находящемся в толще воды (Iserentant, 1987). Можно выделить фито- зоо-бактериперифитон, эпифитный, эпилитный. Например, эпифитный фитоперифитон. С.К. Владимирова (1978) считала, что сообщество перифитона является одной из многочисленных экологических группировок бентали, постоянно связанной с тем или иным субстратом.

Однако термин «обрастание», на наш взгляд, не должен полностью отождествляться с термином «перифитон», поскольку второй является шире, чем первый. Из микроводорослей в перифитоне встречаются не только облигатные виды-обрастатели, но и виды свободноживущие (вагильный бентос). Подобная картина наблюдается на различных видах субстрата на дне морей, что подтверждает нашу точку зрения в рассмотрении перифитона, или микрофитоперифитона, как части бентоса, или микрофитобентоса.

А.И. Прошкина-Лавренко (1963а) бентосные виды диатомовых водорослей отнесла к видам-обрастателям. Это в основном эпибентосные, прикрепленные формы диатомей, которые можно встретить в эпифитоне, эпилитоне, эпипелоне, эпизооне, но, как правило, они редки в таких экотопах моря как эндопелон и эпипсаммон, хотя иногда там встречаются, но это не основное их местообитание. Изучение видового состава микроводорослей и их жизненных форм в разных экотопах моря показало, что среди них имеются как прикрепленные, так и свободноживущие формы, способные передвигаться по субстрату, либо временно парить в толще воды в поисках подходящего субстрата.

Популяция – группа особей какого-либо вида организмов (животных, растения, бактерии), в которой организмы могут обмениваться генетической информацией, занимающая определенное пространство и обладающая многими характерными признаками: плотностью, рождаемостью, смертностью, распределением организмов по возрастам, биотическим потенциалом, характером размещения организмов в пределах территории, типом роста и т. д. (Сытник и др., 1994). Впервые этот термин был введен в биологическую литературу генетиками в специальном и более узком значении (Скворцов, 1982). Позднее он стал широко употребляться для обозначения совокупности особей одного вида и как носитель относительно обособленного генофонда.

Растительность – совокупность фитоценозов, а также сопутствующих им группировок растений, населяющих Землю в целом или её регионы и местности.

Сапрофиты – организмы, принадлежащие к сапрофитным растениям, использующим с помощью выделяемых ферментов для своей жизнедеятельности (питания) *мортмассу* растений и животных. О. Рихтер (Richter, 1906) в своей работе «Zur Physiologie der diatomeen» писал о сапробности диатомей. Об этом указывала в своей статье М.С. Киреева (1929), которая при исследовании диатомовых водорослей оз. Гилли на зарослях *Ceratophyllum* и *Myriophyllum*, а также в слизи *Suaenophyceae* отмечала большое количество диатомей, особенно вспышку численности видов рода *Nitzschia*. Она также высказала предположение о склонности диатомей к сапробному образу жизни (см. *гетеротроф*).

Суточные (циркадные), годовые ритмы – смены активности и продуцирования популяций, их флюктуации, сезонные феноритмы и аспекты, колебания интенсивности процессов обмена и пр.

Фация – термин применен в XIX в. швейцарским геологом А. Гресли и характеризует изменение литологического состава горных пород в пределах одного стратиграфического горизонта, например, на современном морском дне. Этот термин широко применяется для обозначения особенностей современного осадконакопления, а также для тех или иных признаков самих грунтов (БСЭ, 1977).

Фитобентос – растения, обитающие на дне водоёмов, а также предметах и организмах, находящихся на дне.

Фитомасса – суммарная масса растительных организмов, отдельных растений или их групп в любом природном сообществе, которая выражается в тех же единицах, что и биомасса (г м^{-2} , г м^{-3}).

Фитопланктон – микроскопические водоросли, обитающие в толще пресных и морских вод, пассивно парящие или передвигающиеся под влиянием движения воды и течений.

Фитоценология. По образному выражению Б.М. Миркина (1985), «Фитоценология – служанка экологии». Она не только автотрофный блок экосистемы, накопитель первичной продукции, которая далее растекается по трофическим цепям и питает бесхлорофильные организмы. Фитоценология – это индикатор местообитания, который позволяет, исходя из своего состава, прогнозировать и количество различных абиотических ресурсов, и характер гетеротрофных компонентов сообщества, чаще всего связаны ни друг с другом, а именно с местообитаниями и автотрофами и потому составляют не сообщества, а всего лишь таксоценозы. Изучая динамику фитоценоза, мы тем самым изучаем динамику экосистемы, исследуя распределение фитоценозов в пространстве – пространственные закономерности экосистемы».

Флора – для водных экосистем это список видов растений в пределах данного пространства.

Ценобионты – индивидуумы или особи как члены ценопопуляции, или биоценоза. Могут быть лабильными, т. е. свободно передвигающимися, и стабильными – прикрепленными к субстрату. Особенности последних обусловлены, в частности, принадлежностью к той или иной *биоморфе* и *экоморфе*. Могут иметь свои *эдасферы* и индивидуальные *консорции*.

Ценопопуляция, популяция ценоценозическая – популяция, находящаяся в границах биоценоза как устойчивой ценоэкосистемы. В соответствии с этим обладает стабильностью своих флуктуаций (численности, возрастного и полового состава), биотрофических и медиопативных связей с биотой и биоценоценозической средой, непрерывном участии в общем процессе биоценоценозического отбора и авторегуляции ценоэкосистемы.

Ценотоп, фитоценотоп – местообитание биоценоза, физическая среда, в условиях которой находится сообщество, т.е. окружающая его среда и абиотическая часть биоценоценозической среды.

Эдификаторы – растения, слагающие основу биоценозов, сообществ и играющие основную роль в создании биоценоценозической среды.

Эдасфера, фитосфера – пространство, окружающее отдельный организм, на которое он оказывает влияние в процессе своей жизнедеятельности.

Экологическая ниша – позиция *ценопопуляции* в пределах конкретного сообщества, т. е. весь набор факторов, которые контролируют её стабильность в сообществе.

Экологический спектр экоморф – состав *экоморф* растений какой-либо территории, типа биоценоза, формации и пр., выраженный в процентах.

Экоморфа – целостная система взаимообусловленных эколого-морфологических адаптаций, определяющая общую конструкцию тела организма в соответствии с конкретным направлением эволюции вида в условиях конкретного биотопа.

Экосистема – сообщество и среда, рассматриваемые совместно как функциональная система, образующая единое целое и характеризующаяся, присущими ей потоком энергии и круговоротом вещества.

Экотип – группа особей какого-либо вида, приспособленных к условиям определенного местообитания и отличающихся от других особей того же вида наследственно закреплёнными морфологическими и физиологическими особенностями.

Экотоп – местообитание, внешние условия жизни, термин близок к биотопу.

Эктон – 1) участок, расположенный на стыке четко различающихся местообитаний; 2) зона перехода между местообитаниями разного типа.

Эпифиты – растение, поселяющееся на других растениях, но не паразитирующее на них.

Эпийкия, эпойкия – форма сожительства организмов, при которой более мелкие живут на поверхности более крупных, или форма комменсализма, обитание комменсала на поверхности тела др. организма без причинения ему вреда.

HAB (Harmful Algal Blooms) – опасные или вредоносные водорослевые «цветения»; в русско-язычной литературе переводится как «цветение» воды, вызываемое некоторыми микроскопическими организмами, в том числе микроводорослями.

Bloom – термин означает «цветение» воды, который является не совсем точным названием, поскольку, с одной стороны, наблюдается эффект изменения цвета воды, связанный с массовым развитием микроорганизмов, с другой стороны, может быть обычным интенсивным размножением или пиком развития отдельных видов микроводорослей.

Red-tide – английский термин переводится как «красный прилив», хотя это не совсем точный его перевод, но в настоящее время он является общепринятым и широко используется в англо- и русско-язычной научной литературе. Явление «красного прилива» связано с массовым развитием какого-либо доминирующего организма, сопровождающееся «цветением» воды, вызванным другими организмами. При этом вода окрашивается в соответствующий цвет того организма, который способствует её окрашиванию. Некоторые виды динофитовых и диатомовых водорослей формируют буровато-красную воду, поэтому термин «красный прилив» вполне отражает суть явления. Встречаются окрашенные воды, имеющие цвета: красный, бурый, буро-красный, жёлтый, коричневый, молочно-белый, известен даже «чёрный прилив» (Картер, 1977).

Алеев М.Ю., Рябушко В.И., Рябушко Л.И., Торская А.В. Биоиндикация состояния прибрежной зоны Чёрного моря с помощью анализа продукционных показателей микрофитобентоса: тез. докл. междунар. конф. памяти д.б.н., проф. Б.А. Флерова (2.04.1937–18.01.2005) [«Современные проблемы водной токсикологии»], (Борок, 20-24 сент. 2005). – Борок, 2005. – С. 7–8.

Алеев Ю.Г. Жизненная форма как система адаптаций // Успехи соврем. биологии. – 1980. – Т. 90, вып. 3. – С. 462–477.

Алеев Ю.Г. Экоморфология. – Киев: Наук. думка, 1986. – 424 с.

Александров Б.Г. Гидробиологические основы управления состоянием прибрежных экосистем Чёрного моря: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.18 – гидробиология. – Севастополь, 2002. – 36 с.

Алексеенко Н.Ф. Обрастания диатомеями камней побережья Чёрного моря близ Севастополя // Докл. АН СССР. – 1931. – Сер. А, № 1. – С. 8–12.

Алфимов Н.Н. О роли диатомовых и перидиниевых водорослей в самоочищении морских вод // Ботан. журн. – 1959. – Т. XLIV. – С. 868–872.

Андреева Н.А., Смирнова Л.Л., Хомич Т.В. Оценка состояния морской среды в прибрежных вольерах с дельфинами (*Tursiopsis truncatus ponticus* Varabasch, 1940) // Экология моря. – 2002. – Вып. 62. – С. 73–75.

Барина С.С., Медведева Л.А. Метод Ватанабе в оценке органического загрязнения вод // Альгология. – 1998. – Т. 8, № 4. – С. 428–448.

Барина С.С., Медведева Л.А., Анисимова О.В. Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды. – Тель-Авив, 2006. – 498 с.

Бегун А.А., Рябушко Л.И. Отклик микроводорослей планктона и перифитона на загрязнение морских вод: материалы междунар. науч. конф. (Биробиджан, 6-9 окт. 2008). – Биробиджан, 2008а. – С. 101–102.

Бегун А.А., Рябушко Л.И. Диатомовые водоросли эпифитона морского льна *Phyllospadix iwatensis* Makino в бухте Лазурная Японского моря: материалы междунар. науч. конф. и VII Школы по морской биологии [«Современные проблемы альгологии»], (Ростов-на-Дону, 9-13 июня 2008). – Ростов-на-Дону, 2008б. – С. 44–46.

Бегун А.А., Рябушко Л.И. Особенности количественного развития микроводорослей перифитона бухты Золотой Рог (Японское море) в условиях антропогенного пресса: материалы межрег. научно-практ. конф. [«Регионы нового освоения: экологические проблемы, пути решения»], (Хабаровск, 10-12 окт. 2008). – Хабаровск: ДВО РАН, 2008в. – Кн. 2. – С. 294–296.

Бегун А.А., Рябушко Л.И., Звягинцев А.Ю. Состав и количественные характеристики микроводорослей перифитона экспериментальных пластин из разных по степени трофности акваторий залива Петра Великого (Японское море) // Альгология. – 2009. – Т. 19, № 3. – С. 257–272.

Бегун А.А., Рябушко Л.И., Звягинцев А.Ю. Bacillariophyta перифитона экспериментальных пластин в бухте Золотой Рог (российское побережье Японского моря) в условиях антропогенного загрязнения // Альгология. – 2010а. – Т. 20, № 4. – С. 449–470.

Бегун А.А., Рябушко Л.И., Звягинцев А.Ю. Влияние поверхности субстрата и времени его экспозиции в море на количественное развитие диатомовых водорослей перифитона // Изв. ТИНРО. – 2010б. – Т. 163. – С. 240–263.

Белич Т.В., Садогурская С.А., Садогурский С.Е. Организация мониторинга морского фитобентоса Казантипского природного заповедника // Наук. вісн. Чернівецького унів-ту. Серія: Біологія. – 2002. – Вип. 144. – С. 24–31.

Белогорская Е.В. Некоторые данные о распределении и количественном развитии фитопланктона в Чёрном море // Тр. СБС. – 1959. – Т. XII. – С. 71–101.

Беляев Б.Н. Освещенность водной толщи северо-западного шельфа Чёрного моря в районах Каркинитского залива и филлофорного поля Зернова // Экология моря. – 1993. – Вып. 43. – С. 75–90.

Беляева Т.В. Диатомовые в поверхностном слое осадков Японского моря // Тр. ИОАН СССР. – 1961. – Т. 46. – С. 247–267.

Белякова Р.Н. Синезелёные водоросли в обрастаниях естественных субстратов залива Восток Японского моря // Обрастания в Японском и Охотском морях. – Владивосток, 1975. – С. 92–107.

Белякова Р.Н. Синезелёные водоросли в обрастаниях экспериментальных пластин бухты витязь (Японское море) // Организмы обрастания дальневосточных морей. – Владивосток, 1981. – С. 42–50.

Белякова Р.Н. Синезелёные водоросли литорали острова Кинг-Джордж (Антарктика) // Новости систематики низших растений. – Л., 1985. – Т. 22. – С. 26–30.

Белякова Р.Н. Морские сине-зелёные водоросли Дальневосточного морского заповедника // Новости систематики низших растений. – Л., 1987. – Т. 24. – С. 3–8.

Белякова Р.Н. Видовой состав морских сине-зелёных водорослей островов юго-западной части Тихого океана // Новости систематики низших растений. – Л., 1987. – Т. 24. – С. 8–13.

Белякова Р.Н. Синезелёные водоросли северо-западного побережья Берингова моря // Новости систематики низших растений. – Л., 1988. – Т. 25. – С. 12–27.

Белякова Р.Н. Флора *Cyanophyta* бентоса дальневосточных морей СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05 – ботаника. – Л., 1989. – 18 с.

Бенинг А.Л. К изучению придонной жизни реки Волги // Монографии Волжской биол. ст. – Саратов.: Б.и., 1924. – 398 с.

Биркун А.А. мл., Гольдин Е.Б. Микроскопические водоросли в патологии китообразных // Микробиол. журн. – 1997. – Т. 59, № 2. – С. 96–107.

Биология культивируемых мидий / В.Н. Иванов, В.И. Холодов, М.И. Сеничева и др. – К.: Наук. думка, 1989. – 100 с.

Бирюлина М.Г. Запасы трепанга в зал. Петра Великого // Вопросы гидробиологии некоторых районов Тихого океана. – Владивосток, 1982. – С. 22–32.

Бобкова А.Н. Сезонная динамика биохимического состава черноморской взвеси // Экология моря. – 1991. – Вып. 39. – С. 15–19.

Бобкова А.Н. Материал седиментационных ловушек как биологическая система // Гидробиол. журн. – 2000. – Т. 36, № 5. – С. 98–104.

Бодяну Н. Микрофитобентос // Основы биологической продуктивности Чёрного моря. – К.: Наук. думка, 1979. – С. 109–122.

Бондаренко А.В. Видовое и эколого-географическое разнообразие бентосных диатомовых водорослей крымского побережья Азовского моря: материалы науч.-практич. конф. [«Биоразнообразие и устойчивое развитие»], (Симферополь, 20-22 мая 2010 г.). – Симферополь, 2010. – С. 19–21.

Бондаренко А.В. Микрофитобентос трех районов украинского сектора Азовского моря // Морской экологический журнал, 2012. – Т. XI, № 3. – С. 25–32.

Бондаренко А.В., Рябушко Л.И. Диатомовые водоросли бентоса крымского побережья Азовского моря: материалы междунар. науч. конф. [«Современные проблемы альгологии»] и VII Школы по морской биологии, (Ростов–на-Дону, 9-13 июня 2008 г.). – Ростов-на-Дону, 2008. – С. 61–63.

Бондаренко А.В., Рябушко Л.И. Диатомовые водоросли бентоса акватории Казантипского заповедника и Сивашского залива Азовского моря: материалы XI междунар. науч. конф., посвященной 110-летию со дня рождения В. С. Шешуковой-Порецкой (27 сент.-2 окт. 2009), [«Диатомовые водоросли как биоиндикаторы современного состояния окружающей среды и их роль в палеоэкологии и биостратиграфии (морфология, систематика, флористика, экология, палеогеография, биостратиграфия)»]. – Минск: Право и экономика, 2009. – С. 35–36.

Бондаренко А.В., Рябушко Л.И. Видовой состав и сезонная динамика количественных характеристик диатомовых водорослей бентоса прибрежной части Казантипского заповедника (Азовское море): сб. науч. тр. [«Системы контроля и окружающей среды – 2010»]. Вып. 13. – Севастополь: МГИ НАНУ, 2010. – С. 231–237.

Бондарчук Л.Л. Бентосные диатомеи Кандалашского залива Белого моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.18 – гидробиология. – М., 1970. – 21 с.

Бондарчук Л.Л. Особенности распределения эпифитных диатомей на макрофитах Белого моря: тез. докл. Всесоюз. совещ. по морской альгологии-макрофитобентосу. – М., 1974. – С. 22–23.

Бондарчук Л.Л. Некоторые материалы по диатомовым обрастаниям Охотского моря // Экология донного населения шельфовой зоны. – М., 1979. – С. 6–8.

Бондарчук Л.Л. О механизме движения диатомовых водорослей // Экология дон. населения шельф. зоны. – М., 1979. – С. 9–18.

Бондарчук Л.Л. Некоторые данные по фотосинтезу бентосных диатомей Белого моря // Донная флора и продукция краевых морей СССР. – М.: ИОАН СССР, 1980. – С. 108–118.

Бондарчук Л.Л., Возжинская В.В., Кейлис-Борок И.В. Эпифитные синузии объектов марикультуры Белого моря // Экология фауны и флоры прибрежных зон океана. – М.: ИОАН СССР, 1985. – С. 100–103.

Бондарчук Л.Л., Зернова В.В., Кольцова Т.И. Диатомовые водоросли некоторых районов Арктического шельфа // Экология фауны и флоры прибрежных зон океана. – М.: ИОАН СССР, 1985. – С. 74–93.

Бондарчук Л.Л., Кузнецов Л.Л. Сезонная динамика диатомовой флоры верхней сублиторали Баренцева моря // Новости систематики низших растений. – Л., 1988. – Т. 25. – С. 27–31.

Бондарчук Л.Л., Кулаковский Э.Е., Морозова Т.В. Количественное распределение диатомовых водорослей на раковинах беломорских мидий в условиях марикультуры (по материалам осенних работ в 1985 и 1986 гг.) // Биология объектов

марикультуры: Экология и культивирование беспозвоночных и водорослей. – М., 1987. – С. 92–97.

Борисюк М.В. К изучению Bacillariophyta перифитона Азовского моря // Учёные записки Таврического национального ун-та. Серия: биология. – Симферополь, 2001. – Т. 14, № 1. – С. 37–40

Борисюк М.В. Видовой состав фитоперифитона Таганрогского залива Азовского моря // Альгология. – 2002. – Т. 12, № 4. – С. 408–420.

Бурковский И.В. Сезонная и первичная сукцессия у морских псаммофильных инфузорий // Зоол. журн. – 1979. – Т. 58, вып. 4. – С. 469–476.

Бурковский И.В., Эпштейн В.С., Молибога И.Н. Пищевая специализация и трофическая структура сообщества морских псаммофильных инфузорий // Зоол. журн. – 1980. – Т. 59, вып. 3. – С. 325–334.

Бухтиярова Л.Н. Bacillariophyta в биомониторинге речных экосистем. Современное состояние и перспективы использования // Альгология. – 1999. – Т. 9, № 3. – С. 89–103.

Бухтиярова Л.Н. К ревизии рода *Achnanthes* Bory S. Lato (Bacillariophyta). 1. Роды *Achnanthes* Bory S. Str. и *Achnanthidium* Kützing S. Str. // Альгология. – 2007. – Т. 17, № 1. – С. 112–122.

Бухтиярова Л.М., Вассер С.П. Діатомові водорості (Bacillariophyta) континентальних водойм України. – К.: Інститут ботаніки ім М.Г. Холодного НАН України, 1999. – 80 с.

Вершинин А.О., Моручков А.А. Потенциально-токсичные водоросли в прибрежном фитопланктоне северо-восточной части Чёрного моря // Экология моря. – 2003. – Вып. 64. – С. 45–50.

Вехов В.Н. Зостера морская (*Zostera marina* L.) Белого моря. – МГУ, 1992. – 144 с.

Вильбасте С.А. Экологические факторы, определяющие распространение микрофитобентоса в мелководных морских бухтах Западной Эстонии: тез. докл. 2-й республ. экол. конф. [«Проблемы современной экологии. Экологические аспекты охраны окружающей среды в Эстонии»], (Тарту, 8-10 апреля 1982 г.). – Тарту, 1982. – С. 109.

Вильбасте С.А. Сезонная динамика развития микроскопических бентосных водорослей в мелководных бухтах северо-восточной части Балтийского моря // Ботан. журн. – 1990. – Т. 75, № 4. – С. 516–521.

Витченко Т.В. Структурно-продукционные характеристики морского микрофитобентоса литоральной зоны Восточного Мурмана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.18 – гидробиология. – М., 2005. – 25 с.

Владимирова К.С. Фітомікробентос Східного Сиваша // Біологічне обґрунтування розвитку кефального господарства Східного Сиваша і Молочного лиману. – К., 1960а. – С. 31–40. – (Праці Ін-ту гідробіол. АН УРСР. – № 35).

Владимирова К.С. Фітомікробентос Молочного лиману // Біологічне обґрунтування розвитку кефального господарства Східного Сиваша і Молочного лиману. – К., 1960б. – С. 131–137. – (Праці Ін-ту гідробіол. АН УРСР. – № 35).

Владимирова К.С. Фитомикробентос Днепра, его водохранилищ и Днепровско-Бугского лимана. – К.: Наук. думка, 1978. – 230 с.

Водоросли. Справочник / [С.П. Вассер, Н.В. Кондратьева, Н.П. Масюк и др.]. – К.: Наук. думка, 1989. – 608 с.

Возжинская В.Б. Микрофиты черноморской цистозеры // Тр. ИО АН СССР. – 1957. – Т. 23, № 1. – С. 168–184.

Воловик С.П., Коржакова И.Г., Афанасьев Д.Ф., Федяева В.В., Громов В.В. Флора водных и прибрежно-водных экосистем Азово-Черноморского бассейна. – Краснодар: Просвещение-Юг, 2008. – 275 с.

Воронихин Н.Н. О распределении водорослей в Чёрном море у Севастополя (Предварительное сообщение) // Ботан. журн. – 1908–1909; Тр. СПб. общ. естеств. – 1908–1909, Т. XXXVII, вып. 3. – С. – 181–198.

Воронков М.Г., Кузнецов И.Г. Кремний в живой природе. – Новосибирск: Наука, Сибирское отд., 1984. – 156 с.

Гаевская А.В. Паразиты, болезни и вредители мидий (*Mytilus*, Mytilidae). IV. Вирусы (Viruses). – Севастополь: ЭКОСИ–Гидрофизика, 2007. – 96 с.

Гаевская А.В. Паразиты, болезни и вредители мидий (*Mytilus*, Mytilidae). VIII. Губки (Porifera). – Севастополь: ЭКОСИ–Гидрофизика, 2009. – 101 с.

Гаевская Н.С. Питание и пищевые связи животных, обитающих среди донной растительности и в береговых выбросах Чёрного моря. Сообщение 1. Питание брюхоногого моллюска *Rissoia splendida* Eichw. // Тр. ИО АН СССР. – 1954. – Т. VIII, вып. 1. – С. 269–290.

Гаевская Н.С. Питание и пищевые связи животных, обитающих среди донной растительности и в береговых выбросах Чёрного моря. Сообщение II. Питание брюхоногого моллюска *Cerithium reticulatum* (Da Costa) // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1956. – Т. LXI, вып. 5. – С. 31–46.

Гаевская Н.С. Основные задачи изучения кормовой базы и питания рыб в аспекте главнейших проблем биологических основ рыбного хозяйства // Трофология водных животных. Итоги и задачи. – М.: Наука, 1973. – С. 18–47.

Гайл Г.И. Определитель фитопланктона Японского моря // Изв. ТИНРО. – 1950. – Т. 33. – С. 3–177.

Георгиева Л.В. Фитопланктон // Планктон Чёрного моря. – К.: Наук. думка, 1993. – С. 31–55.

Георгиева Л.В., Сеничкина Л.Г. Фитопланктон Чёрного моря: современное состояние и перспективы исследований // Экология моря. – 1996. – Вып. 45. – С. 6–13.

Геккель Э. Красота форм в природе. – С.-Петербург: Просвещение, 1907. – 100 табл.

Герасименко Л.М., Венецкая С.Л., Дубинин А.В., Орлеанский В.К., Заварзин Г.А. Альгобактериальные сообщества гиперсолёных лагун Сиваша (Крым) // Альгология. – 1992. – Т. 2, № 2. – С. 88–94.

Герасименко Л.М., Некрасова В.К., Орлеанский В.К. и др. Первичная продукция галофильных цианобактериальных сообществ // Микробиология. – 1989. – 58, № 3. – С. 507–514.

Герасимюк В.П. Діатомові водорості бентосу Хаджибейського та Куяльницького лиманів (північно-західне Причорномор'я): Автореф. дис. ... канд. біол. наук: 03.00.05 – ботаника. – К., 1992. – 18 с.

Герасимюк В.П. Микрофитобентос прибрежних и внутренних вод острова Галиндез (Архипелаг Аргентинские острова, Антарктика): материалы X междунар. науч. конф. [«Морфология, клеточная биология, экология, флористика и история

развития диатомовых водорослей»], (Минск, 9-14 сент. 2007 г.). – Минск, 2007. – С. 63–64.

Герасимюк В.П. Водоросли прибрежных вод и внутренних водоёмов острова Галиндез (Архипелаг Аргентинские острова, Антарктика) // Альгология. – 2008. – Т. 18, № 1. – С. – 58–71.

Герасимюк В.П., Гусяков Н.Е. Эколого-флористический анализ диатомовых водорослей бентоса Хаджибейского лимана (Чёрное море) // Альгология. – 1992. – Т. 2, № 3. – С. 49–53.

Герасимюк В.П., Ковтун О.А. Микроскопические водоросли Тилигульского лимана (Чёрное море, Украина) // Альгология. – 2007. – Т. 17, № 1. – С. 42–52.

Герасимюк В.П., Тарасова О.О. Водорості псамону Одеських пляжів // Вісник Одеського державного ун-ту. – 2000. – Т. 5. – Вып. 1. Биология. – С. 121–128.

Горбенко Ю.А. Экология морских микроорганизмов перифитона. – К.: Наук. думка, 1977. – 252 с.

Горбенко Ю.А., З.С. Кучерова Взаимоотношения диатомовых водорослей и палочковидных бактерий в первичной плёнке обрастаний в море // Тр. СБС. – 1964. – Т. XV. – С. 485–492.

Горюнова С.В., Дёмина Н.В. Водоросли - продуценты токсических веществ. – М.: Наука, 1974. – 256 с.

Гребенникова Т.А. Диатомовые водоросли в современных осадках южной части Японского моря // Современное осадконакопление и четвертичный морфолитогенез Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1982. – С. 90–99.

Грезе И.И. Питание бокоплава *Dexamine spinosa* (Mont.) в Чёрном море // Тр. СБС. – 1963. – Т. XVI. – С. 224–240.

Грезе И.И. Питание амфипод Чёрного моря // Трофология водных животных. Итоги и задачи. – М.: Наука, 1973. – С. 183–205.

Губанов В.И., Рябинин А.И. Современный гидрохимический режим Эгейского моря. – М.: Гидрометеиздат, 1988. – 174 с.

Губанов В.И., Рябинин А.И., Салтыкова Л.В. Взвешенное вещество // Гидрометеорология и гидрохимия морей. Современное состояние загрязнения вод Чёрного моря. IV, вып. 3. – Севастополь, 1996. – С. 186–187.

Гусяков Н.Е. Диатомовые водоросли обрастаний Одесского побережья Чёрного моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05 – ботаника. – Одесса, 1978. – 22 с.

Гусяков Н.Е. Диатомовые водоросли обрастаний твёрдого субстрата прибрежья Одесского залива Чёрного моря // Укр. бот. журн. – 1981. – Т.37, № 3. – С. 36–39.

Гусяков Н.Е. Диатомові водорості бентосу Чорного моря та суміжних водойм: Автореф. дис. ... д-ра біол. наук: 03.00.05 – ботаника. – К., 2002. – 36 с.

Гусяков Н.Е., Герасимюк В.П. Диатомовые обрастания мидий в условиях Одесского залива Чёрного моря: тез. докл. 4-й Всес. конф. [«Проблемы науч. исслед. в обл. изучения и освоения Мирового океана»], (Владивосток, 25-28 окт. 1983). – Владивосток, 1983. Секц. 13. – С. 32–33.

Гусяков Н.Е., Загордонцев О.А., Герасимюк В.П. Атлас диатомовых водорослей бентоса северо-западной части Чёрного моря и прилегающих водоёмов. – К.: Наук. думка, 1992. – 112 с.

Гусяков Н.Е., Ковтун О.О. Водоросли мезофитопсамону Чорного моря // Вісник Одеського державного ун-ту. – 2000. – Т. 5, вып. 1. Біологія. – С. 129–134.

Гусяков Н.Е., Маслов И.И. Диатомовые водоросли бентоса акватории заповедника «Мыс Мартьян» (Чёрное море) // Бюл. Никитинского ботан. сада. – 1987. – № 64. – С. 5–9.

Гусяков Н.Е., Неврова Е.Л. Состав диатомовых водорослей на твёрдых субстратах в районе Севастопольской бухты / Деп. в ВИНТИ, 29.04.87, № 3019-В87. – Севастополь, 1987. – 15 с.

Гутник А.А. Некоторые особенности развития черноморской цистозеры (*Cystoseira barbata* и *C. crinita*) // Ботан. журн. – 1973. – Т. 58, № 1. – С. 20–32.

Давидович Н.А. Соотношение объёма воды и максимальной численности клеток в культурах восьми видов бентосных диатомовых водорослей / Ред. Гидробиол. журн. Деп. ВИНТИ 05.01.90, № 76-В90. – К., 1990. – 12 с.

Давидович Н.А. Периодические компоненты динамики численности бентосных диатомовых водорослей верхней сублиторали Чёрного моря в районе Карадага // Экология моря. – 1992. – Вып. 40. – С. 27–32.

Давидович Н.А. Факторы, определяющие размер инициальных клеток у диатомовых водорослей // Физиол. растений. – 1994. – Т. 41, № 2. – С. 250–255.

Давидович Н.А., Чепурнов В.А. Интенсивность аукоспорообразования у двух видов *Bacillariophyta* в зависимости от освещённости и продолжительности фотопериода // Альгология. – 1993. – 3, № 3. – С. 34–41.

Декенбах К.Н. О водорослях Балаклавской бухты. Предварительное сообщение // Scripta Bot. – 1902. – Vol. IV, №1. – P. 12–16.

Диатомовый анализ. Определитель ископаемых и современных диатомовых водорослей. Кн. 2. – Л.: Госгеолиздат, 1949. – 238 с.

Диатомовый анализ. Определитель ископаемых и современных диатомовых водорослей. Кн. 3. – Л.: Госиздат, 1950. – 398 с.

Диатомовые водоросли СССР: Ископаемые и современные. – Т. I. – Л.: Наука, 1974. – 238 с.

Долгопольская М.А. Экспериментальное изучение процесса обрастания в море // Тр. Севастоп. биол. ст. – 1954. – Т. 8. – С. 157–173.

Дуплаков С.Н. Материалы к изучению перифитона // Тр. Лимнолог. ст. – Косино, 1933. – Вып. 16.

Еленкин А.А. Морские перидинеи и диатомовые Камчатки // Тр. Камчат. экспед. Ф.П. Рябушинского. Ботан. отд. М. – 1914. – Вып. 2. – С. 403–408.

Забелина М.М. Диатомовые водоросли и кремневые жгутиковые илов залива Петра Великого Японского моря // Диатомовый сборник ЛГУ. – 1953. – С. 180–185.

Завалко С.Е. Влияние антропогенного эвтрофирования на продукционные параметры и эпифитирование природной популяции *Cystoseira crinita* (Desf.) Vory // Природная среда и проблемы изучения, освоения и охраны биологических ресурсов морей СССР и Мирового океана. – Л., 1984. – С. 93–94.

Завалко С.Е. Эпифитирование морских макрофитов как адаптация к эвтрофированию и подвижности воды // Биол. моря. – 1988. – № 6. – С. 36–42.

Заика В.Е. Некоторые данные о первичной продукции донных сообществ // Первичная и вторичн. продукция морских организмов. – К.: Наук. думка, 1982. – С.157–162.

Заика В.Е. Первичная и вторичная продукция морских организмов. – К.: Наук. думка, 1982. – 196 с.

Заика В.Е. Сравнительная продуктивность гидробионтов. – К.: Наук. думка, 1983. – 206 с.

Заика В.Е., Павловская Т.В. Питание морских инфузорий одноклеточными водорослями // Биология моря. – 1970. – Вып. 19. – С. 82–95.

Зайцев Ю.П. Новое в биологии северо-западного шельфа Чёрного моря: тез. докл. I съезда советск. океанологов. Вып. 1. – М., 1977. – С. 23–24.

Зайцев Ю.П., Полищук Л.Н., Настенко Е.В., Трофанчук Г.М. Сверхвысокие концентрации ночесветки *Noctiluca miliaris* Surigaу в нейстали Чёрного моря // Докл. АН УССР. Сер. Б. – 1988. – № 10. – С. 67–69.

Зайцев Ю.П., Александров Б.Г., Миничева Г.Г. и др. Северо-западная часть Чёрного моря: биология и экология – К.: Наук. думка, 2006. – 701 с.

Звягинцев А.Ю. Морское обрастание в северо-западной части Тихого океана. – Владивосток: Дальнаука, 2005. – 432 с.

Згуровская Л.Н. Видовой состав и распределение планктонных водорослей в донных илах Чёрного моря // Океанология. – 1978. – Т. 18, вып. 4. – С. 716–721.

Згуровская Л.Н. Сравнение таксономического состава диатомовых водорослей в планктоне и донных осадках у берегов Кара-Дага // Океанология. – 1979. – Т. 19, вып. 6. – С. 1087–1093.

Зернов С.А. Отчет по командировке в северо-западной части Чёрного моря для изучения фауны и собирания коллекции для зоологического музея Императорской академии наук (за 1907 г.) // Ежегодник зоол. музея Имп. АН. – 1908. – Т. 13, №2. – С. 0154–0166.

Зернов С.А. Фация филофоры (Algae Rhodophyceae) – филофорное поле в северо-западной части Чёрного моря: Зоологическая экскурсия на пароходе «Федя» 11–14 апр. 1909 // Ежегодник зоол. музея Имп. АН. – 1909. – Т. 14, № 3/4. – С. 181–191.

Зинова Е.С. Водоросли Чёрного моря окрестностей Новороссийской бухты и их использование // Тр. СБС. – 1935. – Т. 4. – С. 1–136.

Зинова А.Д. К вопросу о фитогеографическом (зональном) районировании прибрежной полосы Мирового океана: материалы конф. по совместным исследованиям фауны и флоры. – Л.: ЗИН АН СССР, 1962. – С. 1–11.

Зинова А.Д., Калугина А.А. К систематике видов рода *Cystoseira* Ag. в Чёрном море // Новости систематики низших растений. – 1974. – Т. 11. – С. 116–125.

Зинченко В.Л. Анализ диатомовых обрастаний малых полосатиков в Антарктике в связи с их миграциями: тез. докл. IX Всесоюз. совещ. по изучению, охране и рациональному использованию морских млекопитающих (Архангельск, сент. 1986). – Архангельск, 1986. – С. 157–158.

Зинченко В.Л., Михалев Ю.А. Скорость обрастания малых полосатиков диатомовыми водорослями: тез. докл. IX Всесоюз. совещ. по изучению, охране и рациональному использованию морских млекопитающих (Архангельск, сент. 1986). – Архангельск, 1986. – С. 164–165.

Золотарев В.Н. Склерохронология морских двустворчатых моллюсков. – К.: Наук. думка, 1989. – 112 с.

Иванов А.И. Методика ботанических исследований // Ботан. журн. – 1956. – Т. 41, № 11. – С. 1617–1619.

Иванов А.И. Изменения фитопланктона Восточного Сиваша и Молочного лимана // Тр. науч. сессии биофака Одесского ун-та. Ч. 2. – 1959. – С. 91.

Иванов О.И. Фитопланктон Східного Сиваша // Біологічне обґрунтування розвитку кефального господарства Східного Сиваша і Молочного лиману. – К., 1960а. – С. 19–30. – (Праці Ін-ту гідробіол. АН УРСР. – № 35).

Иванов О.И. Фитопланктон Молочного лиману // Біологічне обґрунтування розвитку кефального господарства Східного Сиваша і Молочного лиману. – 1960б. – С. 123–130. – (Праці Ін-ту гідробіол. АН УРСР. – № 35).

Ивашин М.В. Обрастание финвалов диатомовыми водорослями в Антарктике // Тр. ВНИРО. – 1958. – Т. 33. – С. 186–198.

Калугина-Гутник А.А. Биология и продуктивность массовых видов фитобентоса Чёрного моря // Биологическая продуктивность южных морей. – К.: Наук. думка, 1974. – С. 29–42.

Калугина-Гутник А.А. Фитобентос Чёрного моря. – К.: Наук. думка, 1975. – 248.

Калугина-Гутник А.А. Возможности культивирования *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. в Чёрном море // Растительные ресурсы. – 1978. – Вып. 2. – С. 273–278.

Калугина-Гутник А.А., Евстигнеева И.К. Пространственная структура ценопопуляций *Phyllophora nervosa* на Филлофорном поле Зернова летом 1989 г. // Экология моря. – 1993а. – Вып. 44. – С. 64–70.

Калугина-Гутник А.А., Евстигнеева И.К. Морфобиологическая продукционная характеристика слоевищ *Phyllophora nervosa* и *Ph. brodiaei* на Филлофорном поле Зернова в 1986 и 1989 гг. // Экология моря. – 1993б. – Вып. 44. – С. 70–79.

Калугина-Гутник А.А., Евстигнеева И.К., Миронова Н.В. Состояние ценопопуляций *Cystoseira crinita* Borgу и *C. barbata* (Good. et Wood.) Ag. (Phaeophyta) у мыса Омега Севастопольской бухты (Чёрное море) // Альгология. – 1992. – Т. 2, № 4. – С. 73–79.

Калугина-Гутник А.А., Иванова И.К. Динамика спороношения *Ulva rigida* Ag. и *Enteromorpha linza* L. в Севастопольской бухте // Биология моря. – 1979. – Вып. 51. – С. 5–8.

Калугина-Гутник А.А., Лачко О.А. Состав, распределение и запасы водорослей в районе Филлофорного поля Зернова // Распределение бентоса и биология донных животных в южных морях. – К.: Наук. думка, 1966. – С. 112–131.

Калугина-Гутник А.А., Миронова Н.В. Внутривидовая структура *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. в Чёрном море // Новости систематики низших растений. – 1985. – Т. 22. – С. 54–59.

Калугина-Гутник А.А., Куфтаркова Е.А., Миронова Н.В. Условия произрастания *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. и запасы макрофитов в бухте Казачья (Чёрное море) // Растительные ресурсы. – 1987. – Вып. 4. – С. 520–531.

Каменир К.М. *Phyllophora nervosa* (D.C.) Grev. и *Ph. brodiaei* (Turn.) J. Ag. в северо-западной части Чёрного моря // Промысловые водоросли и их использование. – М., 1981. – С. 87–97.

Каменский Л.Ф. Состояние зарослей анфельции в бухтах Троица, Андреева и заливе Славянском // Изв. ТИНРО. – 1972. – Т. 81. – С. 259–261.

Караева Н.И. Бентические диатомовые водоросли западного побережья Каспийского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05 – ботаника. – Баку, 1961. – 20 с.

Караева Н.И. Диатомовые водоросли бентоса Каспийского моря. – Баку: Элм, 1972. – 258 с.

Караева Н.И. Диатомовые водоросли бентоса Каспийского моря: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.05 – ботаника. – Баку, 1975. – 43 с.

Караева Н.И., Бухтиярова Л.Н. Дополнения к флоре Bacillariophyta Каспийского моря // Альгология. – 2010. – Т. 20, № 4. – С. 471–481.

Карзинкин Г.С. Попытка практического разрешения понятия биоценоз // Русск. зоол. журн. – 1926 – 1927. – Т. 7, вып. 4.

Картер С. Королевство приливов. – Л.: Гидрометеиздат, 1977. – 112 с.

Катуков А.В. Филлофорное поле как индикатор состояния экосистемы // Системный анализ и моделирование процессов на шельфе Чёрного моря. – Севастополь, 1983. – С. 140–147.

Кашина В.А. Диатомовые обрастания экспериментальных пластин Тауйской губы Охотской моря (Предварительное сообщение) // Диатомовые обрастания в Японском и Охотском морях. – Владивосток, 1975. – С. 180–183.

Киселев И.А. Методы исследования планктона // Жизнь пресных вод СССР. – Т. IV. – 1956. – С. 183–265.

Киреева М.С. Эпифитные диатомовые озера Гилли // Тр. Севанской озёрной ст. – 1929. – Т. II, вып. 3. – С. 5–30.

Кляшторин Л.Б. Диатомовые обрастания китов дальневосточных морей // Тр. ИО АН СССР. – 1962. – Т. 58. – С. 314–321.

Ковалева Г.В. Микроводоросли бентоса, перифитона и планктона прибрежной части Азовского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05 – ботаника. – Санкт-Петербург, 2006. – 19 с.

Ковалева Г.В. Систематический список микроводорослей бентоса и планктона прибрежной части Азовского моря и прилегающих водоемов: материалы междунар. науч. конф. и VII Школы по морской биологии [«Современные проблемы альгологии»], (Ростов–на-Дону, 9-13 июня 2008 г.). – Ростов-на-Дону, 2008. – С. 174–192.

Ковалева Т.М. Сезонные изменения фитопланктона в неритической зоне Чёрного моря в районе Севастополя // Биология моря. – 1969. – Вып. 17. – С. 18–31.

Ковалевская Р.А. Сезонная смена эпифитов цистозиры толстоногой *Cystoseira crassipes* (Turn.) Ag. (Phaeophyta, Fucales) // Изв. ТИНРО. – 1982. – Т. 106. – С. 154–158.

Ковальчук Ю.Л. Диатомовые обрастания на антропогенных субстратах // Биоповреждения. Обрастание и защита от него: климатические, биохимические и экотоксикологические факторы. – М., 1996. – С. 40–48.

Ковардаков С.А., Празукин А.В., Фирсов Ю.К., Попов А.Е. Комплексная адаптация цистозир к градиентным условиям. – К.: Наук. думка, 1985. – 215 с.

Ковтун О.А. Эколого-географическая характеристика диатомовых водорослей микрофитобентоса Тилигульского лимана (северо-западное Причерноморье): материалы междунар. науч. конф. и VII Школы по морской биологии [«Современные проблемы альгологии»], (Ростов–на-Дону, 9-13 июня 2008 г.). – Ростов-на-Дону, 2008. – С. 192–194.

Ковтун О.А. Эколого-биологическая, морфологическая и таксономическая характеристика Тилигульского лимана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 – экология. – Одесса, 2009. – 24 с.

Кольбе Р.В. К технике изготовления препаратов диатомовых водорослей // Журн. микробиол. – 1916. – Т. 3, № 1–2. – С. 69–76.

Комаров А.В., Шимкус К.М. Деградация экосистемы российского Причерноморья и экологический прогноз. Гл. 18 // Техногенное загрязнение и процессы естественного самоочищения Прикавказской зоны Чёрного моря. – М.: Недра, 1996. – С. 459–484.

Кондратьева Н.В., Рябушко Л.И. Чёрное и Азовское моря. Гл. 6. Выбор мест отбора альгологических проб. С. 211–227 // Основы альгосозологии. – К., 2008. – 480 с.

Кондратьева Т.М. Суточные изменения фитопланктона в Севастопольской бухте // Тр. СБС. – 1958. – Т. 10. – С. 8–26.

Кондратьева Т.М., Серебров Л.И. О нахождении крупных частиц взвешенного органического вещества («морского снега» в водах Чёрного моря // Экспедиционные исследования в Средиземном и Чёрном морях в ноябре – декабре 1971 г. – К.: Наук. думка, 1975. – С. 134–144.

Коновалова Г.В. Видовой состав фитопланктона залива Восток // Гидробиол. исследования заливов и бухт Приморья. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. – С. 93–98.

Коновалова Г.В. «Красные приливы» в морях (некоторые итоги изучения) // Альгология. – 1992. – Т. 2, № 3. – С. 18–25

Коновалова Г.В. Динофлагелляты дальневосточных морей России и сопредельных акваторий Тихого океана. – Владивосток: Дальнаука, 1998. – 298 с.

Короткевич О.С. Диатомовая флора литорали Баренцева моря // Тр. ММБИ. – 1960. – Вып. 1. – С. 68–338.

Косинская Е.К. Определитель морских синезелёных водорослей. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. – 278 с.

Крайнюкова А.Н. Состояние и перспективы применения методов биотестирования для оценки загрязнения водной среды: тез. докл. 2 Всесоюз. школы по экологии и химии вод, водной среды (Ереван, 11-14 мая 1988 г.). – М., 1988. – С. 108–124.

Куваева С.Б. Диатомовые обрастания в Чёрном море // Тр. ИОАН СССР. – 1962. – Т. 58. – С. 328–331.

Кузнецов А.П. Экология донных сообществ Мирового океана. – М., 1980. – 243 с.

Кузнецов А.П. Трофическая структура морского донного населения как система экологической организации // Первичная и вторичная продукция морских организмов. – К.: Наук. думка, 1982. – С. 169–180, 196.

Кузнецов Л.Л. Хлорофиллы и первичная продукция микроводорослей, связанных со льдом Амурского залива Японского моря // Биол. моря. – 1980. – № 5. – С. 72–74.

Кузнецов Л.Л. Роль микрофитобентоса в формировании продукции прибрежных вод Восточного Мурмана (на примере губы Дальнезеленецкой): Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.18 – гидробиология. – М., 1988. – 20 с.

Кузнецов Л.Л. Функциональные характеристики криофлоры в морях Европейского бассейна Арктики // Жизнь и среда полярных морей. – Л.: Наука, 1989. – С. 89–92.

Кузнецов Л.Л. Продукция микрофитобентоса в прибрежной зоне Баренцева моря // Продукционно-деструкционные процессы пелагиали побережья Баренцева моря. – Апатиты: Изд. КНЦ АН СССР, 1991а. – С. 55–62.

Кузнецов Л.Л. Сезонная динамика продукционных характеристик фитопланктона и микрофитобентоса в побережье Баренцева моря // Исследования фитопланктона в системе мониторинга Балтийского моря и других морей СССР. – М.: Гидрометеиздат, 1991б. – С. 232–241.

Кузнецов Л.Л. Продукция фитоценозов и трансформация биогенных веществ в экосистеме Баренцева моря: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.18 – гидробиология. – М., 2002. – 40 с.

Кузнецов Л.Л., Макаревич П.Р., Макаров М.В. Структурно-продукционные показатели морских фитоценозов // Среда обитания и экосистемы Земли Франца-Иосифа (архипелаг и шельф). – Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. – 1994. – С. 89–94. 1989. – Т. 25, № 1. – С. 104–106.

Кузнецов Л.Л., Шошина Е.В. Фитоценозы Баренцева моря. Физиологические и структурные характеристики. – Апатиты: Кольский научн. центр, ММБИ РАН, 2003. – 308 с.

Курейшевич А.В., Козицкая В.Н. Влияние светового и температурного режимов на содержание хлорофилла *a* в биомассе водорослей // Альгология. – 1992. – Т. 2, № 3. – С. 37–41.

Курилов А.В. Сезонная изменчивость структурно-функциональных характеристик сообщества планктонных инфузорий Одесского залива // Экология моря. – 2001. – С. 18–21.

Кустенко Н.Г. Фитопланктон // Природа Карадага / под ред. Морозовой А.Л. и Вронского А.А. – К.: Наук. думка, 1989. – С. 158–163.

Кустенко Н.Г. Влияние стрессовых факторов среды на размножение диатомовых водорослей. – К.: Наук. думка, 1991. – 153 с.

Куфтаркова Е.А., Ковригина Н.П., Бобко Н.И. Оценка гидрохимических условий бухты Ласпи – района культивирования мидий // Экология моря. – 1990. – Вып. 36. – С. 1–7.

Кучерова З.С. Видовой состав и сезонная смена диатомовых морских обрастаний // Тр. СБС. – 1957. – Т. 9. – С. 22–29.

Кучерова З.С. Диатомовые обрастания некоторых моллюсков и крабов // Тр. СБС. – 1960. – Т. 13. – С. 39–48.

Кучерова З.С. Вертикальное распределение диатомовых обрастаний в Севастопольской бухте // Тр. СБС. – 1961. – Т. 14. – С. 64–78.

Кучерова З.С. Динамика диатомовых обрастаний на черноморских макрофитах // Биология моря. – 1969. – Вып. 18. – С. 114–122.

Кучерова З.С. Диатомовые водоросли и их роль в ценозе обрастания Чёрного моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.18 «гидробиология». – Севастополь, 1973. – 15 с.

Кучерова З.С. Динамика численности и биомассы диатомовых водорослей в ценозе обрастаний // Биология моря. – 1975. – Вып. 35. – С. 67–73.

Кучерова З.С., Горбенко Ю.А. Влияние бактериальной пленки на оседание диатомовых водорослей // Тр. СБС. – 1963. – Т. 16. – С. 443–446.

Лакин Г.Ф. Биометрия. – М.: Высшая школа, 1980. – 293 с.

Ластивка Т.В. Видовой состав динофитовых (Dinophyta) в планктоне Азовского моря // Ботан. журн. – 1998а. – № 1. – С. 1–4.

Ластивка Т.В. Видовой состав фитопланктона Азовского моря. Общая характеристика: сб. научн. тр. (1996–1997 гг.) [«Основные проблемы рыбного хозяйства водоемов Азово-Черноморского бассейна»]. – Ростов-на-Дону, 1998б. – С. 78–89.

Лебедь А.А. Микробиологическая характеристика воды и донных осадков Филлофорного поля Зернова // Экология моря. – 1989. – Вып. 31. – С. 13–16.

Левин В.С., Харламенко В.И., Рябушко Л.И. Распределение бактерий и диатомовых водорослей в поверхностной пленке осадков в бухте Витязь Японского моря // Экосистемные исследования: прибрежные сообщества залива Петра Великого. – Владивосток: АН СССР, 1991. – С. 31–39.

Левич А.П. Структура экологических сообществ // Биол. науки. – 1977, № 10. – С. 63–74.

Левченко Е.В., Бегун А.А. Диатомовые водоросли эпифитона на макрофитах бухты Соболя (Уссурийский залив, Японское море) // Известия ТИНРО. – 2008. – Т. 154. – С. 248 – 258.

Ли Р.И., Рябушко Л.И. Сезонная динамика видового и количественного распределения диатомовых водорослей каменистых грунтов Карантинной бухты (Чёрное море): материалы XI междунауч. конф., посвященной 110-летию со дня рождения В.С. Шешуковой-Порецкой [«Диатомовые водоросли как биоиндикаторы современного состояния окружающей среды и их роль в палеоэкологии и биостратиграфии (морфология, систематика, флористика, экология, палеогеография, биостратиграфия)»], (Минск, 27 сент. - 2 окт. 2009). – Минск: Право и экономика, 2009. – С. 72.

Ли Р.И., Рябушко Л.И. Сезонная динамика видового состава и количественных характеристик диатомовых водорослей эпифитона Карантинной бухты в зависимости от температуры воды в Чёрном море: сб. науч. тр. [«Системы контроля и окружающей среды – 2010»]. Вып. 14. – Севастополь: МГИ НАНУ, 2010. – С. 215–221.

Ли Р.И., Рябушко Л.И. Качественные и количественные характеристики диатомовых водорослей эпифитона Карантинной бухты (Чёрное море): материалы XIII з'їзду Українського ботан. товариства (Львів, 19-23 вересня 2011 р.). – Львів, 2011. – С. 299.

Ли Р.И., Рябушко Л.И. Сравнительный анализ диатомовых водорослей эпифитона Карантинной бухты Чёрного моря (Украина) за двухгодичный период изучения: тез. докл. [«Актуальные проблемы современной альгологии»], (Киев, 23-25 мая 2012) // Альгология. – 2012, Suppl. – С. 166–167.

Лили Дж. Человек и дельфин. – М.: Мир, 1965. – 160 с.

Липницкая Г.П., Третьяк Е.Л. К изучению микрофитоперифитона шельфа Азовского моря // Альгология. – 1999. – Т. 9, № 2. – С. 74–75.

Лисицын А.П., Богданов Ю.А. Взвешенный аморфный кремнезём в водах Тихого океана // Океанол. ис-я. – 1968. – № 18. – С. 5–41.

Лоция Чёрного моря. – Л.: Мин. обороны СССР, Гл. управ. навигации и океанографии, 1976. – 512 с.

Лохова Д.С. Видовой состав и эколого-географические характеристики диатомовых водорослей перифитона стеклянных пластин при разных сроках их экспозиции (Карантинная бухта, Чёрное море) // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2012. – Вып. 7 (26). – С. 33–38.

Лохова Д.С., Рябушко Л.И. Диатомовые водоросли перифитона стеклянных пластин при разных сроках их экспозиции в Карантинной бухте Черного моря (Украина) в зимне-весенний сезон: тез. докл. [«Актуальные проблемы современной альгологии»], (Киев, 23-25 мая 2012) // Альгология. – 2012, Suppl. – С. 174–175.

Лысенко В.Н. Продукция макрофитобентоса сообщества *Zostera marina* L. в северо-западной части Японского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.18 – гидробиология. – Владивосток, 1985. – 20 с.

Лукашов Ю.Ф., Шендеров В.Н. Гидрохимическая структура вод и её изменчивость. Гл. 8 // Техногенное загрязнение и процессы естественного самоочищения Прикавказской зоны Чёрного моря. – М.: Недра, 1996. – С. 227–264.

Луцик Н.В. Сезонные изменения содержания АТФ, хлорофилла «а» и органического углерода в мягких грунтах залива Восток Японского моря // Биол. моря. – 1981. – № 1. – С. 38–42.

Лялюк Н.М., Липницкая Г.П. Фитонейстон литорали Азовского моря как показатель степени сапробности акватории // Вопросы биоиндикации и экологии. – Запорожье: ВПК "Запоріжжя" – РИО "Издатель", 1997. – С. 121–124.

Лялюк Н.М. К изучению фитонейстона шельфовой зоны Азовского моря // Альгология. – 1998. – Т. 8, № 2. – С. 140–145.

Лялюк Н.М. Фітонейстон літоралі Азовського моря та перспективи його використання у біомоніторингу: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. 03.00.05 – ботаника. – Донецьк, 2000. – 15 с.

Лях А.М. Оценка морфометрических характеристик диатомовых водорослей с использованием трёхмерных геометрических моделей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. 03.00.17 – гидробиология. – Севастополь, 2010. – 21 с.

Макаров А.А., Садчиков А.П., Максимов В.Н. Продукция водорослей разных размерных групп и прижизненное выделение РОВ фитопланктонным сообществом // Гидробиол. журн. – 1991. – Т. 27, № 1. – С. 3–7.

Макарова И.В. О принципах видовой и внутривидовой систематики у диатомовых водорослей // Ботан. журн. – 1974а. – Т. 59, № 2. – С. 283–295.

Макарова И.В. О жизненных формах у морских диатомовых водорослей // Новости систематики низших растений. – 1974б. – Т. 11. – С. 3–19.

Макарова И.В., Пичкилы Л.О. К некоторым вопросам методики вычисления биомассы фитопланктона // Ботан. журн. – 1970. – Т. 55, № 10. – С. 1488–1494.

Маккавеева Е.Б. К экологии и сезонным изменениям диатомовых обрастаний на цистозире // Тр. СБС. – 1960. – Т. 13. – С. 27–38.

Маккавеева Е.Б. Зарослевые биоценозы Средиземного моря // Тр. СБС. – 1963. – Т. XVI. – С. 201–210.

Маккавеева Е.Б. Динамика популяций массовых видов биоценоза зостеры // Биология моря. – 1976. – Вып. 36. – С. 25–39.

Маккавеева Е.Б. Беспозвоночные зарослей макрофитов Чёрного моря. – К.: Наук. думка, 1979. – 227 с.

- Макрушин А.В. Биологический анализ качества вод. – Л., 1974. – 60 с.
- Мальцев В.Н. К проблеме массового отравления азовскими осетровыми: материалы республ. конф. [«Экология регионов и здоровье населения: теория и практика»], (Симферополь, 22-24 ноября 2000 г.). – Симферополь, 2000. – 131–134.
- Мальцев В.Н., Ключников А.В. О массовой гибели рыбы у крымского побережья Азовского моря // Ветеринарна медицина. – Харків, 2004. – С. 457–463.
- Матвиенко А.М. Отдел золотистые водоросли (Chrysophyta) // Жизнь растений. Т. 3. – М.: Просвещение, 1977. – С. 100–110.
- Международная альгологическая база данных (МАБД): <http://www.algaebase.org>.
- Мейер К.И. Сиваш и его флора // Изв. Российск. гидрол. ин-та. – 1925. – № 15.
- Мельников И.А. Криобиологические наблюдения в Центральном Арктическом бассейне (метод и некоторые результаты) // Океанология. – 1979. – Т. 19, № 1. – С. 150–155.
- Мельников И.А. Об особенностях биологической продуктивности вдоль кромки арктических льдов: тез. докл. Всесоюзн. конф. [«Природная среда и проблемы изучения, освоения и охраны биол. ресурсов морей СССР и Мирового океана»], (Ленинград, май 1984 г.). – Л., 1984. – С. 14–15.
- Мельников И.А. Экосистемы морского льда и верхнего слоя океана в условиях глобальных изменений в Арктике // Биология моря. – 2005. – Т. 31, № 1. – С. 3–10.
- Мельников И.А., Бондарчук Л.Л. К экологии массовых скоплений колониальных диатомовых водорослей под арктическим дрейфующим льдом // Океанология. – 1987. – Т. 27, № 2. – С. 317–321.
- Мережковский К.С. Диатомовые водоросли (Diatomaceae) Белого моря // Тр. СПб об-ва естествоисп. – 1878. – Т. 9. – С. 425–466.
- Мережковский К.С. Заметка о диатомовых водорослях Геническа (Азовское море) // Зап. Новорос. об-ва естествоиспытателей. – 1902. – Т. 24, № 2. – С. 33–72.
- Мережковский К.С. Список диатомовых Чёрного моря // Ботан. записки. – Санкт-Петербург, 1903. – Т. 19. – С. 50–88.
- Методы гидрохимических исследований океана / Под ред. О.К. Бордовского, В.Н. Иванкова. – М.: Наука, 1978. – 271 с.
- Методы химического анализа в гидробиологических исследованиях. Владивосток, 1979. – 127 с.
- Микаэлян А.С., Нестерова Д.А., Георгиева Л.В. Зимнее «цветение» *Nitzschia delicatula* в открытых водах Чёрного моря: материалы 21-го рейса НИС «Витязь» [«Зимнее состояние экосистемы открытой части Чёрного моря»], (Москва, 9 февр.- 8 апр. 1991) – М.: ИО РАН, 1992. – С. 58–72.
- Миличакова Н.А. Сравнительная характеристика структуры популяций видов zostеры в чистых и смешанных фитоценозах морских трав бухты Казачья // Экология моря. – 1989. – Вып. 31. – С. 26–29.
- Миничева Г.Г. Показатели поверхности водорослей в структурно-функциональной оценке макрофитобентоса (на примере северо-западной части Чёрного моря): Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.18. – гидробиология. – Севастополь, 1989. – 19 с.

Миничева Г.Г., Гусяков Н.Е., Ковтун О.А. Особенности формирования морского микро- и макроперифитона на твёрдых субстратах различного типа // Гидробиол. журн. – 1998. – № 34, № 3. – С. 61–67.

Миничева Г.Г. Современная морфофункциональная трансформация сообществ макрофитов Филлофорного поля Зернова // Альгология. – 2007. – 17, № 2. – С. 171–190.

Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. – М.: Наука, 1985. – 137 с.

Миронов Г.Н. Фильтрационная работа и питание мидий Чёрного моря // Тр. Севаст. биол. ст. – 1948. – Т. 6. – С. 338–352.

Миронов О.Г. Диатомовые водоросли у берегов Феодосии // Ботан. журн. – 1961. – Т. 46, № 6. – С. 892–896.

Миронов О.Г. К вопросу о загрязнении вод Чёрного моря нефтепродуктами / Динамика вод и вопросы гидрохимии Чёрного моря. – К.: Наук. думка, 1967. – С. 127–132.

Миронов О.Г. Нефтяное загрязнение и жизнь моря. – К.: Наук. думка, 1973. – 88 с.

Миронов О.Г. Бактериальная флора донных осадков // Основы биологической продуктивности Чёрного моря. – К.: Наук. думка, 1979. – С. 199–207.

Миронов О.Г. Состав органических компонентов ливневых стоков в районе г. Севастополя // Оценка расположения на суше источников загрязнения морей, омывающих СНГ. – Севастополь, 1992. – С. 62–66.

Миронов О.Г., Кирюхина Л.Н., Алёмов С.В. Экологическая характеристика бухты Казачьей (Чёрное море) // Экология моря. – 2002. – Вып. 61. – С. 85–89.

Миронов О.Г., Кирюхина Л.Н., Алёмов С.В. Санитарно-биологические аспекты экологии севастопольских бухт НАН Украины, ИнБЮМ. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – 185 с.

Миронова Н.В. Количественная характеристика *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Parenf. в районе Севастополя // Биология моря. – 1979. – Вып. 51. – С. 9–12.

Миронова Н.В. Состояние донных фитоценозов в бухте Казачья в районе расположения экспериментальной установки по выращиванию грацилярии: тез. докл. III Всесоюз. конф. по морской биологии. Ч. 1. (Севастополь, 18–20 окт. 1988). – К., 1988. – С. 187.

Миронова Н.В. Морфо-биологическая характеристика и распространение *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Parenf. в Чёрном море // Экология моря. – 2000. – Вып. 50. – С. 48–52.

Миронова Н.В. Морфо-биологическая характеристика и распространение *Gracilaria dura* (Ag.) J. Ag. в Чёрном море // Экология моря. – 2000. – Вып. 51. – С. 63–67.

Михайлов В.И. О морфологической изменчивости двух видов *Nitzschia* Hass., обрастающих колонии планктонных синезелёных водорослей // Ботан. журн. – 1975. – Т. 60, № 3. – С. 364–367.

Михайлова Т.В., Петров А.Н., Повчун А.С. Расчёт площади поверхности раковин некоторых видов черноморских двустворчатых моллюсков // ИнБЮМ АН УССР. Деп. ВИНТИ 20.11.87, № 8730. В87. – Севастополь, 1987 – 6 с.

- Михайловская З.Н. Фитопланктон Новороссийской бухты и его вертикальное распределение // Тр. Новорос. биол. ст. – 1937. – Т. 2, вып. 1. – С. 37–52.
- Морозова-Водяницкая Н.В. Некоторые результаты количественных исследований фитопланктона в Чёрном море // Тр. Новорос. биол. ст. – 1940. – Т. 2, вып. 3. – С. 273–319.
- Морозова-Водяницкая Н.В. Фитопланктон Чёрного моря. Ч. 1. Фитопланктон в районе Севастополя и общий обзор фитопланктона Чёрного моря // Тр. СБС АН СССР. – 1948а. – Т. VI. – С. 39–172.
- Морозова-Водяницкая Н.В. Филлофорное поле Зернова и причины его возникновения // Памяти академика С.А. Зернова. – М.; Л., 1948б. – С. 216–226.
- Морозова-Водяницкая Н.В. Фитопланктон Чёрного моря. Часть II // Тр. СБС АН СССР. – 1954. – Т. VIII. – С. 11–99.
- Морозова-Водяницкая Н.В., Белогорская Е.В. О значении кокколитофорид и особенно понтосферы в планктоне Чёрного моря // Тр. СБС АН СССР. – 1957. – Т. IX. – С. 14–21.
- Морозова-Водяницкая Н.В., Ланская Л.А. Темп и условия деления морских диатомовых водорослей в культурах // Тр. СБС АН СССР. – 1959. – Т. 12. – С. 30–70.
- Неврова Е.Л. Диатомовые водоросли каменистых грунтов Чёрного моря у Карадага (Крым) // Биол. н. – 1991. – № 5(329). – С. 79–86.
- Неврова Е.Л. Состав, распределение и динамика развития донных диатомовых водорослей в некоторых районах Чёрного моря: Автореф. дис. ...канд. биол. наук: 03.00.17 – гидробиология. – Севастополь, 1992а. – 19 с.
- Неврова Е.Л. Диатомовые обрастания макрофитов у Карадага (Крым) // Экология моря. – 1992б. – Вып. 41. – С. 45–49.
- Неврова Е.Л. Суточные ритмы деления клеток у донных диатомовых водорослей в культурах // Альгология. – 1994. – Т. 4, № 4. – С. 10–16.
- Неврова Е.Л. Донные диатомовые водоросли на мелководье у Севастополя (Чёрное море) // Альгология. – 1998. – Т. 8, № 3. – С. 278–285.
- Неврова Е.Л. Антропогенное влияние на микрофитобентос Севастопольской бухты // Акватория и берега Севастополя: экосистемные процессы и услуги обществу. – Севастополь: Аквавита, 1999. – С. 168–175.
- Неврова Е.Л., Гусяков Н.Е. Сезонная динамика бентосных диатомовых водорослей на твёрдых субстратах Севастопольской бухты // Экология моря. – 1988. – Вып. 30. – С. 25–28.
- Неврова Е.Л., Лях А.М. Новые и редкие для Чёрного моря виды донных диатомовых (Bacillariophyta) и определение их биомассы с помощью трехмерного моделирования // Экология моря. – 2006. – Вып. 72. – С. 30–37.
- Неврова Е.Л., Петров А.Н. Сравнительный анализ таксономического разнообразия диатомовых бентоса в различных регионах Чёрного моря // Морской экологический журн. – 2007. – Т. 4, № 4. – С. 43–54.
- Нестерова Д.А. Развитие перидинеи *Exuviaella cordata* Ostf. и явление «красного прилива» в северо-западной части Чёрного моря // Биология моря. – 1979. – № 5. – С. 24–29.
- Нестерова Д.А. О массовом развитии *Cerataulina bergonii* Perag. в северо-западной части Чёрного моря // Гидробиол. журн. – 1981. – Т. 17, № 6. – С. 22–26.
- Нестерова Д.А. «Цветение» воды в северо-западной части Чёрного моря (обзор) // Альгология. – 2001. – Т. 11, № 4. – С. 502–513.

Нестерова Д.А., Василенко Л.С. Размерная характеристика массовых видов фитопланктона западной части Чёрного моря // Гидробиол. журн. – 1986. – Т. 22, № 3. – С. 16–21.

Николаев В.А. Диатомовые водоросли бентоса залива Посъет Японского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05 – ботаника. – Л., 1970а. – 17 с.

Николаев В.А. Основные черты состава и распределения диатомовых водорослей бентоса залива Посъет Японского моря. – Л.: БИН АН СССР, 1970б. – 20 с. (препринт).

Николаев В.А. Сообщества диатомовых водорослей бентоса бухты Троицкой Японского моря // Ботан. журн. – 1970в. – Т. 55, № 6. – С. 859–864.

Николаев В.А. Вертикальное распределение бентосных диатомовых водорослей в заливе Посъета // Прибрежные сообщества дальневосточных морей. – 1976. – № 6. – С. 94–98.

Николаев В.А. Поездка на остров Кинг-Джордж (Антарктика) // Ботан. журн. – 1975. – Т. 60, № 7. – С. 1031–1043.

Николаев В.А. Диатомовые водоросли сем. *Biddulphiaceae* Kütz. из Антарктиды // Новости систематики низших растений. – 1983. Т. 20. – С. 30–34.

Николаев В.А. К морфологии видов рода *Hyalodiscus* Ehr. (Bacillariophyta) из Антарктики // Новости систематики низших растений. – 1984а. – Т. 21. – С. 32–35.

Николаев В.А. Виды семейства *Hemidiscaceae* (Hendey) Simonsen из Антарктики // Новости систематики низших растений. – 1984б. – Т. 21. – С. 35–38.

Николаев В.А., Дмитраш Ж.А. Диатомовые водоросли в некоторых пробах прибрежного льда Антарктики // Вестн. ЛГУ. – 1985, № 14. – С. 90–93.

Овчинников И.М., Титов В.Б., Кривошея В.Г. и др. Структура и состояние экосистемы Прикавказской зоны Чёрного моря. Гл. 6 // Техногенное загрязнение и процессы естественного самоочищения Прикавказской зоны Чёрного моря. – М.: Недра, 1996. – С. 133–202.

Одум Ю. Экология – М.: Мир, 1986. – Т. 2. – 376 с.

Окологдов Ю.Б. Динофлагеллаты (*Dinophyceae*) морей евразийской Арктики: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. 03.00.05 – ботаника. – Санкт-Петербург, 2000. – 50 с.

Окологдов Ю.Б. Потенциально вредные и токсичные динофлагеллаты (*Dinophyceae*) в морях евразийской Арктики // Ботан. журн. – 1999. – Т. 11, № 11. – С. 1–16.

Оксиюк О.П., Юрченко В.В. О весе диатомовых водорослей // Гидробиол. журн. – 1971. – Т. 7, № 3. – С. 116–119.

Ольштынская А.П. Диатомовая флора донных осадков Чёрного моря // Геол. журн. – 1996. – № 1 - 2. – С. 193–198.

Ольштынская А.П. Кайнозойский этап развития диатомовой флоры Украины (биостратиграфия, эволюция, палеоэкология): Автореф. дис. ... д-ра геол. наук. 04.00.09 – геология. – К., 1999. – 35 с.

Орлова Т.Ю. Видовой состав и динамика плотности планктонных диатомей бухты Витязь // Гидробиол. исследования заливов и бухт Приморья. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. – С. 109–114.

Основы биологической продуктивности Чёрного моря / Под ред. В.Н. Грезе. К.: Наук. думка, 1979. – 391 с.

Особенности структуры и функционирования прибрежных экосистем

Южно-Китайского моря (на примере планктонных сообществ залива Нячанг). – М. – Ханой: ГЕОС, 2006. – 280 с.

Остроумов А.А. Отчет об участии в научной поездке по Азовскому морю на транспорте «Казбек» летом 1891 г. Са. – Спб.: Б.и., 1892. – 19 с. – (Приложение к Т. 69 Записок Импер. Акад. наук. – № 6).

Паутова Л.А. Видовой состав фитопланктона пролива Старка (залив Петра Великого) // Гидробиол. исследования заливов и бухт Приморья. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. – С. 99–103.

Павловская Т.В. Питание и размножение массовых видов инфузорий Чёрного моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.18 – гидробиология. – Севастополь, 1971. – 24 с.

Паймеева Л.Г. Обрастания зостеры Японского моря // Изв. ТИНРО. – 1975. – Т. 98. – С. 193–198.

Пархоменко А.В., Ковальчук Ю.В. Исследования гидрохимического режима Филлофорного поля Зернова в летний период // Экология моря. – 1993. – Вып. 43. – С. 69–75.

Парталы Е.М. Экология гидроида *Garveia franciscana* (Tongue) в Азовском море. – Мариуполь: «Новый мир», 2006. – 184 с.

Перес Ж.-М. Жизнь в океане. – Л.: Гидромет., 1969. – 288 с.

Перестенко Л.П. Водоросли залива Петра Великого. – Л.: Наука, 1980. – С. 70–71.

Перестенко Л.П. Морская биогеография. – М.: Наука, 1982. – С. 99–114.

Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. – М.: Наука, 1982. – 287 с.

Петипа Т.С. Питание веслоногого рачка *Acartia clausi* Giesbr. и *A. latisetosa* Krütz. в Чёрном море // Тр. СБС АН СССР. – 1959. – Т. 12. – С. 130–152.

Петипа Т.С. Избирательная способность в питании у *Calanus helgolandicus* (Claus) // Исследования планктона Чёрного и Азовского морей. – К.: Наук. думка, 1965. – С. 102–110.

Петков С. Материалы за водорасловата флора на българското черноморско крайбрежие // Списание Бълг. АН. – 1919. – № 17. – С. 25–134.

Петковъ С. Морски водоросли от българското Бломорско крайбръжие // Списание на Българск. Акад. на науките и изкуст. 1943. – Т. XVIII.

Петров Ю.Е. Сине-зелёные и диатомовые водоросли литорали Большого Соловецкого острова (Белое море) // Новости систематики низших растений. – 1967. – С. 15–20.

Петрова В.И. Количествени промени и «цъфтеж» на *Rhizosolenia calcar avis* Schultze в Черно море пред българския бряг през 1954–56 гг. // Тр. НИИ рибов. и рибол. (Варна). – 1960. – Т. 11. – С. 73–83.

Петрова-Караджова В.И. Диатомовые водоросли морских обрастаний // Изв. Ин-та риб. ресурси. – Варна. – 1977. – Т. 15. – С. 55–65.

Петрова-Караджова В.И. Червеният прилив от *Prorocentrum micans* Ehr. и *Exuviaella cordata* Ostf. във Варненския залив и по крайбрежието презноември 1984 г. // Хидробиология. – 1985. – Т. 26. – С. 70–74.

Петрова-Караджова В.И., Темнискова-Топалова Д. Динамика численности бентосных Bacillariophyta болгарского шельфа Чёрного моря // Альгология. – 1994. – Т. 4, № 4. – С. 36–40.

Пицък Г.К. О количественном развитии и горизонтальном распределении фитопланктона в западной половине Чёрного моря (предварительное сообщение) // Тр. АзЧерНИРО. – 1950. – Вып. 14. – С. 215–245.

Пицък Г.К. О качественном составе фитопланктона Азовского моря // Тр. Севастоп. биол. ст. – 1963. – Т. 14. – С. 71–89.

Планктон Чёрного моря. – К.: Наук. думка, 1993. – 276 с.

Плант-Куни М.-Р. Микрофитобентос рыхлых субстратов, хлорофилла и певичная продукция // Первичная и вторичн. продукция морских организмов. – К.: Наук. думка, 1982. – С. 133–151.

Плант-Куни М.-Р., Бодуа А. Пищевые взаимоотношения микрофитов (планктона и бентоса) и двустворчатых моллюсков // Экология моря. – 1989. – Вып. 33. – С. 70–78.

Погребняк И.И. Фитобентос и кормовые ресурсы Тузловской группы лиманов Измайловской области // Материалы по гидробиологии и рыболовству лиманов северо-западного Причерноморья. – Одесса, 1952. – С. 69–84.

Погребняк И.И. Значення фітобентосу в живленні кефалі і бичків з деяких лиманів північно-західного Причорномор'я // Наукові зап. Одеської біологічної ст. – К., 1960а. – Вип.2. – С. 104–106.

Погребняк И.И. К изучению микрофитобентоса Григорьевского лимана // Науч. ежегодник Одесского госун-та. – 1960б. – Т. 2. – С. 7–9.

Погребняк И.И. О микрофитобентосе некоторых причерноморских лиманов и его значение в питании кефали: тр. ихтиологической конф. по изучению морских лиманов северо-западной части Чёрного моря. – Кишинев, 1960в. – С. 89–91.

Погребняк И.И. Донная растительность лиманов северо-западного Причерноморья и сопредельных им акваторий Чёрного моря: Автореф. дис. ... док. биол. наук: 03.00.05 – ботаника. – Одесса, 1965. – 31 с.

Поликарпов Г.Г., Жерко Н.В. Экологические аспекты изучения загрязнения Чёрного моря хлороорганическими ксенобиотиками // Экология моря. – 1996. – Вып. 45. – С. 92–100.

Порецкий В.С. Диатомовые плавучих льдов Печорского моря // Изв. Гос. географ. о-ва. – 1939. – № 10. – С. 1536–1552.

Празукин А.В., Хайлов К.М. Пространственная организация полога диатомового обрастания на экспериментальных конструкциях в сравнении с другими фитосистемами // Гидробиол. журн. – 1998. – Т. 34, № 5. – С. 38–48.

Пропп М.В. Метаболизм прибрежных морских экосистем: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.18 – гидробиология. – Севастополь, 1982. – 26 с.

Пропп М.В., Пропп Л.Н. Гидрохимические основы процесса первичного продуцирования в прибрежном районе Японского моря // Биол. моря. – 1981. – С. 29–38.

Пропп М.В., Пропп Л.Н. Поровые воды и преобразование биогенных элементов в морских сублиторальных песках // Биол. моря. – 2001. – Т. 27, № 1. – С. 48–55.

Прошкина-Лавренко А.И. Гидробиологическое районирование Сиваша на основании изучения его альгофлоры // Тр. Сивашской конф. АН УССР. – 1938.

Прошкина-Лавренко А.И. Новые роды и виды водорослей из соленых водоемов СССР. I. // Бот. матер. отд. спор. раст. БИН АН СССР – 1945. – Т. V. – Вып. 10 – 12. – С. 142–154.

Прошкина-Лавренко А.И. Водоросли Молочного лимана // Бот. матер. отд. спор. раст. БИН АН СССР – 1950. – Т. VI. – Вып. 7 – 12. – С. 134–147.

Прошкина-Лавренко А.И. Диатомовые водоросли – показатели солёности воды // Диатомовый сборник ЛГУ. – Л., 1953. – С. 186–205.

Прошкина-Лавренко А.И. Диатомовые водоросли планктона Чёрного моря. – М.; Л.: АН СССР, 1955. – 222 с.

Прошкина-Лавренко А.И. Современные и ископаемые силикофлагелляты и эбриидеи Черноморского бассейна // Тр. БИН АН СССР. Споровые растения. Сер. 11. – 1959. – Вып. 12. – С. 142–175.

Прошкина-Лавренко А.И. Об изменчивости некоторых черноморских диатомовых водорослей // Ботан. журн. – 1961. – Т. 46, № 12. – С. 1794–1797.

Прошкина-Лавренко А.И. Новые диатомовые из Азовского моря и залива Сиваш // Бот. мат. отд. спор. раст. БИН АН СССР – 1962а. – Т. 15, № 1. – С. 22–28.

Прошкина-Лавренко А.И. Новые диатомовые из Азовского моря и залива Сиваш // Бот. мат. отд. спор. раст. БИН АН СССР – 1962б. – Т. XV, № 1. – С. 28–32.

Прошкина-Лавренко А.И. Диатомовые водоросли бентоса Чёрного моря. – М.; Л.: Наука, 1963а. – 243 с.

Прошкина-Лавренко А.И. Новые диатомовые водоросли из бентоса Чёрного моря // Ботан. материалы отдела споровых растений БИН АН СССР. – 1963б. – XVI. – С. 36 – 45.

Прошкина-Лавренко А.И. Диатомовые водоросли планктона Азовского моря. – М.; Л.: АН СССР, 1963в. – 190 с.

Прошкина-Лавренко А.И. О флоре диатомовых водорослей Чёрного моря // Проблемы морской биологии. К столетию Института биологии южных морей. К.: Наук. думка, 1971. – С. 41–48.

Прошкина-Лавренко А.И., Алфимов Н.Н. Об использовании диатомовых водорослей при оценке санитарного состояния морских вод // Ботан. журн. – 1954. – Т. 39, № 1. – С. 108–112.

Разнообразие водорослей Украины // Альгология. – 2001. – (Supl.). – 130 с.

Резниченко О.Г. Фауна зарослей цистозиры // Тр. ИО АН СССР. – 1957. – Т. 23. – С. 185–194.

Рейнгард Л.В. Фитопланктон Чёрного моря, Керченского пролива, Босфора и Мраморного моря (предварительное сообщение) // Тр. об-ва испытателей природы при Харьковском ун-те. – 1909. – № 43. – С. 295–323.

Рейнгард Л.В. Фитопланктон Чёрного моря, Керченского пролива, Босфора и Мраморного моря // Тр. об-ва испытателей природы при Харьковском ун-те. – 1910. – № 44. – 43 с.

Риклефс Р. Основы общей экологии. – М.: Изд. «Мир», 1979. – 424 с.

Ричиути Э.Р. Опасные обитатели моря. – Л.: Гидрометеиздат, 1979. – 175 с.

Роцин А.М. Влияние условий освещения на вегетативное размножение клеток и половое воспроизведение двух видов центрических диатомовых водорослей // Физиология растений. – 1976. – Т. 23, вып. 4. – С. 715–719.

Роцин А.М. Скорость размножения и уменьшения размеров клеток некоторых видов бентосных диатомовых водорослей // Биол. науки. – 1982. – № 9. – С. 71–75.

Роцин А.М. Жизненные циклы бентосной диатомовой водоросли *Achnanthes longipes* Ag. // Биол. науки. – 1984. – № 11. – С. 71–78.

Рошин А. М. Условия образования аукоспор в культуре и природной популяции диатомовой водоросли *Licmophora ehrenbergii* // Деп. в ВИНТИ АН СССР. М., 1986. – № 1090-В. – 13 с.

Рошин А.М. Аукоспоробразование бентосной диатомовой водоросли *Surirella ovalis* Breb. // Биол. науки. – 1989. – № 10. – С. 74–77.

Рошин А.М. Жизненные циклы диатомовых водорослей. – К.: Наук. думка, 1994. – 170 с.

Рошин А.М., Давидович Н.А., Чепурнов В.А. Видовой состав и динамика численности бентосных диатомовых водорослей на верхней каменистой сублиторали // Карадаг, госзаповедник АН Украины: Летопись природы, 1988. – Симферополь, 1992а. – Т. 5. – Гл. 5. Флора и растительность. – С. 31–37.

Рошин А.М., Чепурнов В.А. Вегетативное укрупнение клеток в жизненных циклах *Achnanthes longipes* Ag. (Bacillariophyta) // Альгология. – 1992. – Т. 2, № 3. – С. 26–32.

Рошин А.М., Чепурнов В.А., Кустенко Н.Г. Диатомовые водоросли. Водоросли, грибы, мохообразные Карадагского заповедника // Флора и фауна заповедников СССР. – М., 1992б. – С. 7–18.

Руководство по методам химического анализа морских вод / Под ред. С.Г. Орадовского. – Л.: Гидрометеиздат, 1977. – 207 с.

Рылов В.М. Краткое руководство к исследованию пресноводного планктона. – Волжская биол. ст. – Саратов, 1926. – 80 с.

Рябушко В.И., Алеев М.Ю., Радченко В.Н., Рябушко Л.И., Чубчикова И.Н. Применение некоторых биоиндикаторов для оценки состояния импактных морских экосистем: сб. научн. тр. вып. 2 (7) [«Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа»]. – НАН Украины, МГИ, ОФ ИнБЮМ. – Севастополь, 2003. – С. 144–154.

Рябушко В.И., Алеев М.Ю., Рябушко Л.И., Торская А.В. Продукционные характеристики микрофитобентоса твёрдых грунтов прибрежной зоны Чёрного моря: тез. докл. [«Актуальные проблемы современной альгологии»], (Харьков, 20-23 апреля 2005). – Харьков, 2005. – С. 137–138.

Рябушко В.И., Алеев М.Ю., Рябушко Л.И., Ли Р.И. Биопродукционный потенциал микрофитобентоса Чёрного моря: материалы междунар. науч. конф. и VII Школы по морской биологии [«Современные проблемы альгологии»], (Ростов-на-Дону, 9-13 июня 2008). – Ростов-на-Дону, 2008. – С. 305–307.

Рябушко В.И., Алеев М.Ю., Рябушко Л.И., Ли Р.И. Микрофитобентос Чёрного моря: продуктивность сообщества микрофитобентоса твёрдых грунтов прибрежной зоны Чёрного моря и её адаптационный потенциал в условиях переменных факторов внешней среды. Гл. 3.2. С. 50–59 // Микроводоросли Чёрного моря: проблемы биоразнообразия, сохранения и биотехнологического использования. – НАН Украины, ИнБЮМ. – Севастополь: ЭКОСИ–Гидрофизика, 2008. – 454 с.

Рябушко В.И., Тарасов В.Г., Чербаджи И.И., Рябушко Л.И. Дыхание плоских морских ежей в сообществе подвижных сестонофагов // Биол. моря. – 1981. – № 5. – С. 60–65.

Рябушко Л.И. Донные диатомовые водоросли залива Восток (Японское море): тез. докл. 2-й Всесоюз. конф. по мор. биологии [«Биология шельфовых зон Мирового океана»], (Владивосток, сент. 1982). – Владивосток, 1982. – Ч. 1. – С. 61–62.

Рябушко Л.И. Пеннатные диатомовые водоросли верхней сублиторали залива Восток // Гидробиол. исследования заливов и бухт Приморья. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. – С. 104–108.

Рябушко Л.И. Диатомовые водоросли верхней сублиторали северо-западной части Японского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.18 – гидробиология. – Севастополь, 1986. – 24 с.

Рябушко Л.И. Диатомовые водоросли верхней сублиторали северо-западной части Японского моря: Дис. ... канд. биол. наук: 03.00.18 – гидробиология. – Севастополь, 1986. – 266 с.

Рябушко Л.И. Диатомовые обрастания мидии, культивируемой в Японском море: тез. докл. III Всесоюз. конф. по морской биологии (Севастополь, окт. 1988): – К.: Наук. думка, 1988а. – С. 189–190.

Рябушко Л.И. Сезонные изменения таксономического состава диатомовых водорослей эпифитов *Gracilaria verrucosa* из Чёрного моря: тез. докл. III Всесоюз. конф. по морской биологии (Севастополь, окт. 1988). – К.: Наук. думка, 1988б. – С. 191–192.

Рябушко Л.И. Видовой состав, сезонная динамика плотности и биомассы диатомовых водорослей твёрдых грунтов верхней сублиторали залива Восток Японского моря // Биол. моря. – 1990а. – № 5. – С. 3–11.

Рябушко Л.И. Трофические отношения некоторых видов беспозвоночных животных бентоса Японского моря с диатомовыми водорослями: тез. докл. V Всесоюз. конф. по промысловым беспозвоночным (Минск-Нарочь, 9-13 окт. 1990). – М., 1990б. – С. 22–23.

Рябушко Л.И. Диатомовые водоросли – эпифиты *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Parenf. из Чёрного моря // Альгология. – 1991а. – Т. 1, № 3. – С. 53–60.

Рябушко Л.И. Микрофитобентос Филлофорного поля Зернова / АН Украины. ИнБЮМ им. А.О. Ковалевского // Деп. в ВИНТИ, 2.07.91, № 2981-В91. – Севастополь, 1991б. – 28 с.

Рябушко Л.И. Микроводоросли обрастаний черноморских дельфинов-афалин / АН Украины. ИнБЮМ им. А.О. Ковалевского // Деп. в ВИНТИ, 9.03.92, №747-В92. – Севастополь, 1992. – 14 с.

Рябушко Л.И. Структура сообществ диатомовых водорослей эпифитона *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Parenf. из Чёрного моря // Альгология. – 1993а. – Т. 3, № 3. – С. 42–49.

Рябушко Л.И. Роль диатомовых водорослей в оценке качества среды в системе биологических прудов и сточных вод Коктебеля (Крым): V междунар. школа диатомологов [«Диатомовые водоросли – индикаторы изменений окружающей среды и климата»], (Иркутск, 16–20 марта 1993). – Иркутск, 1993б. – С. 54–56.

Рябушко Л.И. Новые сведения о бентосных диатомовых водорослях из Японского моря // Новости систематики низших растений. – 1993в. – Т. 29. – С. 17–21.

Рябушко Л.И. Диатомовые водоросли сублиторали восточной части Средиземного моря: сб. тр. науч. конф. [«Актуальные вопросы экологии Азово-Черноморского региона и Средиземноморья»]. – Симферополь, 1993д. – С. 208–212.

Рябушко Л.И. Диатомовые водоросли микрофитобентоса твёрдых грунтов прибрежных районов Севастопольской бухты (Чёрное море) // Альгология. – 1994а. – Т. 4, № 2. – С. 15–21.

Рябушко Л.И. Диатомовые водоросли обрастаний донной растительности у мыса Омега Чёрного моря // Альгология. – 1994б. – Т. 4, № 1. – С. 62–71.

Рябушко Л.И. Негативное влияние некоторых видов пениатных диатомовых водорослей на жизнедеятельность морских гидробионтов: доп. XI з'їзду Українського ботан. товариства (Харків, 25-27 вересня 2001). – Харьков, 2001. – С. 337–338.

Рябушко Л.И. Микроводоросли кожных покровов черноморских дельфинов-афалин и мест их обитания // Морські біотехнічні системи. – Зб. наук. статей. Вип. 2. – Севастополь, 2002. – С. 188–203.

Рябушко Л.И. Атлас токсичных микроводорослей Чёрного и Азовского морей. – НИЦ Вооруженных Сил Украины «Государственный океанариум». – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003а. – 140 с.

Рябушко Л.И. Потенциально опасные микроводоросли Азово-Черноморского бассейна. – НАНУ, Институт биологии южных морей НАН Украины, Океанологический центр НАНУ, Операционный Центр Международного института океана в Украине. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003б. – 288 с.

Рябушко Л.И. Методологические аспекты изучения биоразнообразия потенциально опасных микроводорослей как индикаторов состояния морских экосистем // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун.-ту. Сер. біологія. – Спец. вип. – Гідроecологія. – 2005а – № 4(27). – С. 201–203.

Рябушко Л.И. Стратегия исследования потенциально опасных морских одноклеточных водорослей: тез. докл. III междунар. конф. [«Актуальные проблемы современной альгологии»], (Харьков, 20-23 апреля 2005). – Харьков, 2005б – С. 138.

Рябушко Л.И. Микроводоросли бентоса украинского сектора Антарктики // Системы контроля окружающей среды. Средства и мониторинг. – Севастополь: НАНУ, МГИ НАН Украины, 2005в. – С. 297–301.

Рябушко Л.И. Микрофитобентос Крымского побережья Чёрного моря (Украина) // Альгология. – 1999. – Т. 9, № 2. – С. 127.

Рябушко Л.И. Микроводоросли бентоса Чёрного моря (Чек-лист, синонимика, комментарий). – ИнБЮМ НАН Украины. – Севастополь: НПЦ ЭКОСИ-Гидрофизика, 2006а. – 143 с.

Рябушко Л.И. Диатомовые водоросли бентоса Антарктики: материалы XII з'їзду Українського ботан. товариства (Одеса, 15–18 трав. 2006 р.). – Одеса, 2006б – С. 254.

Рябушко Л.И. Микрофитобентос Чёрного моря: характеристика микрофитобентоса. Глава 3.1. С. 29–50, 130–156 // Микроводоросли Чёрного моря: проблемы сохранения биоразнообразия и биотехнологического использования. – НАН Украины, ИнБЮМ. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2008а – 454 с.

Рябушко Л.И. Микроводоросли – продуценты токсинов, опасных для объектов рыбного промысла и аквакультуры в Азово-Черноморском бассейне // Рибне господарство України. – 2008б – № 2/3. – С. 50–55.

Рябушко Л.И. Современное состояние изученности микрофитобентоса Чёрного моря: материалы междунар. науч. конф. [«Современные проблемы альгологии» и VII Школы по морской биологии], (Ростов-на-Дону, 9-13 июня 2008). – Ростов-на-Дону, 2008в – С. 307–310.

Рябушко Л.И. Микрофитобентос Чёрного моря: Автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.00.17. – гидробиология. – Севастополь, 2009. – 44 с.

Рябушко Л.И. Микрофитобентос Чёрного моря: Дис. ... докт. биол. наук: 03.00.17. – гидробиология. – Севастополь, 2009. – 376 с.

Рябушко Л.И., Алеев М.Ю., Рябушко В.И. Биоразнообразие и продуктивность микрофитобентоса Чёрного моря: Междунар. науч. конф. [«Проблемы биол. океанографии XXI века, посвященная 135-летию Ин-та биол. южных морей»], (Севастополь, 19–21 сент. 2006). – Севастополь, 2006. – С. 80.

Рябушко Л.И. Бабич И.И., Рябушко В.И., Смирнова Л.Л. Структура фитопланктонного сообщества бухты Казачья Чёрного моря (Украина) // Альгология. – 1999. – Т. 9, № 2. – С. 128.

Рябушко Л.И., Бабич И.И., Рябушко В.И., Смирнова Л.Л. Фитопланктон бухты Казачья Чёрного моря // Альгология. – 2000. – Т. 10, № 2. – С. 181–192.

Рябушко Л.И., Бабич И.И., Рябушко В.И., Смирнова Л.Л. Седиментация фитопланктона в бухте Казачья Чёрного моря (Украина) // Альгология. – 2004. – Т. 14, № 1. – С. 48–61.

Рябушко Л.И., Бесиктепе С., Едигер Д., Илмаз Д., Зенгинер А., Рябушко В.И., Ли Р.И. Токсичная диатомовая водоросль *Pseudo-nitzschia calliantha* Lundholm, Moestrup et Hasle из Чёрного моря: морфология, таксономия, экология // Морской экологический журн. – 2008. – Т. VII, № 3. – С. 51–60.

Рябушко Л. И., Бондаренко А.В. Микроводоросли планктона и бентоса Азовского моря (Чек-лист, синонимика, комментарий). – ИнБЮМ НАН Украины. – Севастополь: ЭКОСИ–Гидрофизика, 2011. – 211 с.

Рябушко Л.И., Буянкина С.К. Диатомовые обрастания ламинарии японской, культивируемой в Приморье: тез. докл. 2-й Всесоюз. конф. по морской биологии [«Биология шельфовых зон Мирового океана»], (Владивосток, сент. 1982). – Владивосток, 1982. – Ч. 3. – С. 91–92.

Рябушко Л.И., Гольдін Е.Б., Плебаньскій В.С. Діатомові обрастання чорноморських дельфінів-афалін: доп. IX З'їзд Українського ботан. товариства. – К.: Наук. думка, 1992. – С. 402–403.

Рябушко Л.И., Завалко С.Е. Микрофитообрастания искусственных и природных субстратов в Чёрном море // Ботан. журн. – 1992. – Т. 77, № 5. – С. 33–39.

Рябушко Л.И., Козинцев А.Ф. Распределение диатомовых водорослей на раковинах мидий *Mytilus galloprovincialis* Lam. из Чёрного моря в зависимости от возраста моллюсков // Альгология. – 2003. – Т. 13, № 1. – С. 48–54.

Рябушко Л.И., Ли Р.И. *Chrysamoeba radians* G.A. Klebs 1893 (Chrysophyta) в микрофитобентосе прибрежных вод Крымского побережья Чёрного моря // Альгология. – 2008. – Т. 18, № 3. – С. 299–305.

Рябушко Л.И., Миронова Н.В., Беляев Б.Н. Диатомовые водоросли эпифитона черноморской грацилярии в условиях её экспериментального выращивания // Альгология. – 2003а – Т.13, № 2. – С. 148–157.

Рябушко Л.И., Рябушко В.И. Структура сообщества диатомовых водорослей твёрдых грунтов верхней сублиторали залива Восток Японского моря // Биол. моря. – 1991а – № 3. – С.14–21.

Рябушко Л.И., Рябушко В.И. Диатомовые водоросли как компонент обрастания раковин культивируемых моллюсков в заливе Петра Великого //

Биологические исследования бентоса и обрастания в Японском море. – Владивосток: ДВО РАН, 1991б – С. 105–110.

Рябушко Л.И., Рябушко В.И. Сообщества диатомовых водорослей на раковинах моллюсков рода *Mytilus* L. // Альгология. – 1998. – Т. 8, № 3. – С. 254–259.

Рябушко Л.И., Рябушко В.И. Микрофитобентос бухты Казачья Чёрного моря (Украина) // Альгология. – 2001. – Т. 11, № 1. – С. 70–82.

Рябушко Л.И., Поспелова Н.В., Бондаренко А.В., Ли Р.И., Лохова Д.С. Видовое разнообразие микроводорослей заповедников Крыма: фитопланктон и микрофитобентос Чёрного и Азовского морей: Вторая междунар. науч.-практ. конф. [«Биоразнообразие и устойчивое развитие»], к 200-летию Никитского ботанического сада, (Симферополь, 12 – 15 сент. 2012 г.). – Симферополь, 2012. – С. 118–121.

Рябушко Л.И., Тарасов В.Г. Качественный состав диатомовых водорослей микрофитобентоса бухты Кратерной // Биол. моря. – 1989. – № 3. – С. 83–88.

Рябушко Л.И., Торская А.В. Аутоэкология потенциально опасных микроводорослей бентоса прибрежных акваторий Чёрного моря: тез. докл. III междунар. конф. [«Актуальные проблемы современной альгологии»], (Харьков, 20-23 апреля 2005). – Харьков, 2005. – С. 139–140.

Рябушко Л.И., Торская А.В. Динофитовые водоросли в бентосе Чёрного моря: материалы XII з'їзду Українського ботан. товариства (Одеса, 15–18 трав. 2006). – Одеса, 2006. – С. 255.

Рябушко Л.И., Чубчикова И.Н. Первая находка золотистой водоросли рода *Chrysamoeba* Klebs из Чёрного моря // Экология моря. – 2002. – Вып. 62. – С. 18.

Рябушко Л.И., Фирсов Ю.К., Лохова Д.С. Видовой состав и количественная оценка микроводорослей перифитона стеклянных пластин (Крым, Чёрное море): материалы XIII з'їзду Українського ботан. товариства (Львів, 19-23 вересня 2011 р.). – Львів, 2011. – С. 322.

Рябушко Л.И., Фирсов Ю.К., Лохова Д.С., Ерѐмин О.Ю. Состав, количественные и продукционные характеристики фитоперифитона стеклянных пластин при разных сроках экспозиции в Чёрном море // Альгология. – 2013. – Т. 23, № 1. – С. 65–81.

Рябушко Л.И., Фирсов Ю.К., Торская А.В., Рябушко В.И. Методологические аспекты исследования микроводорослей эпифитона бурой водоросли *Cystoseira barbata* (Good. et Wood.) Ag. в зависимости от её возраста как биомаркера состояния окружающей среды: тез. докл. междунар. школы [«Современные методы эколого-геохимической оценки состояния и изменений окружающей среды»]. – Новороссийск, 2003б. – С. 75–76.

Рябушко Л.И., Фирсов Ю.К., Торская А.В., Тоичкин А.М. Методические аспекты исследования микроэпифитов *Cystoseira barbata* (Stackhouse) C. Ag. в зависимости от её возраста для биоиндикации состояния прибрежных экосистем Чёрного моря: сб. науч. тр. [«Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа»]. – Севастополь, 2005. – Вып. 12. – С. 540–553.

Сабинин Д.А., Шапова Т.Ф. Темп роста, возраст и продукция *Cystoseira barbata* в Чёрном море // Тр. ИОАН СССР. – 1954. – Т. 8. – С. 119–146.

Сабурова М.А. Пространственное распределение микрофитобентоса песчано-илистой литорали Белого моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.18 – гидробиология. – М., 1995. – 21 с.

Сабурова М.А., Поликарпов И.Г. Изучение функционирования микрофитобентоса литоральных морских донных отложений // Чтения памяти Н.В. Тимофеева-Ресовского. – Севастополь, 2000. – С. 190–215.

Сабурова М.А., Бурковский И.В., Поликарпов И.Г. Пространственное распределение организмов микрофитобентоса на песчаной литорали Белого моря // Успехи современной биологии. – 1991. – Т. 111, № 6. – С. 882–889.

Садогурская С.А. Предварительные данные о видовом разнообразии Суанophyta супралиторали южного берега Крыма // Экология моря. – 2000. – Вып. 52. – С. 48–51.

Садогурская С.А. Флора Суанophyta супралиторали Казантипского природного заповедника (Азовское море) // Тр. Никит. ботан. сада. – 2001. – Т. 120. – С. 124–131.

Садагурська С.О. Суанophyta морської кам'янистої супраліторалі Криму: Автореф. дис... канд. біол. наук: 03.00.05 – ботаніка». – К., 2005. – 21 с.

Садогурская С.А. Новые для Украины таксоны Суанophyta (Суаноросауота) // Альгология. – 2007. – Т. 17, № 2. – С. 254–261.

Садагурська С.О., Маслов І.І. До вивчення фітобентосу Прибережного аквального комплексу біля мису Плака (Чорне море), // Науковий вісник УжНУ. Серія: Біологія. – 2001. – Вип. № 10. – С. 123–126.

Садогурская С.А., Садогурский С.Е., Белич Т.В. Аннотированный список фитобентоса Казантипского природного заповедника // Тр. Никитского ботан. сада – Национального научного центра. – 2006. – Т. 126. – С. 190–208.

Сапожников В.В. Гидрохимические основы биологической продуктивности Мирового океана. Химия морей и океанов. – М.: Наука, 1995. – С. 61–74.

Сапожников Ф.В. Микрофитобентос мягких грунтов района Архипо-Осиповка и Инала (Северо-кавказское побережье Чёрного моря) // Экология моря. – 2001. – Вып. 58. – С. 13–17.

Сапожников Ф.В. Вертикальная зональность и структура сообществ микрофитобентоса побережья Северного Кавказа // Комплексные исследования северо-восточной части Чёрного моря. – М.: Наука, 2002. – С. 309–312.

Сапожников Ф.В. Колониальные диатомеи – спутники моллюсков-фильтраторов // Экология моря. – 2003. – Вып. 64. – С. 13–17.

Саут Р., Уиттик А. Основы альгологии. – М.: Мир, 1990. 595 с.

Свиренко Е.Г. К вопросу о питании черноморских баянусов // Тр. ВГБО. 1960. – Т. X. – С. 224–226.

Сёмина Г.И. Факторы, влияющие на вертикальное распределение фитопланктона в море // Тр. ВГБО АН СССР. – М., 1957. – Т. VIII. – С. 119–129.

Сёмина Г.И. Размеры клеток фитопланктона на разрезе по 144° з.д. в Тихом океане // Океанология. – 1969. – Т. IX, вып. 3. – С. 479–487.

Сёмина Г.И. Фитопланктон Тихого океана. – М.: Наука, 1974. – 239 с.

Сёмина Г.И., Жузе А.П. Диатомовые водоросли в биоценозах и танатоценозах западной части Берингова моря // Тр. ИО АН СССР. – 1959. – Т. XXX. – С. 52–67.

Сеничева М.И. Видовое разнообразие, сезонная и межгодовая изменчивость микроводорослей в планктоне у берегов Крыма // Микроводоросли Чёрного моря: проблемы сохранения биоразнообразия и биотехнологического использования: НАН Украины, Институт биологии южных морей. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2008. – С. 5 – 18.

Сеничкина Л.Г. К методике вычисления объёмов клеток фитопланктона // Гидробиол. журн. – 1978. – 14, № 5. – С. 102–106.

Силифонова Ж.П. Экосистемы акваторий черноморских портов Новороссийска и Туапсе. – СПб.: Наука, 2012. – 228 с.

Смирнова Л.Л., Андреева Н.А. Трансформация азота в донных осадках прибрежных вольеров с морскими млекопитающими // Вісник Одеського нац. у-ту. – 2001. – Т. 6, вип. 4. – С. 275–278.

Смирнова Л.Л., Андреева Н.А., Аннинская И.Н., Остапчук А.В. Трансформация микрофлорой азотсодержащих веществ в донных отложениях // Агроекологічний журн. – 2004. – № 4. – С. 16–19.

Смирнова Л.Л., Башинский Е.П., Николаенко Т.В. Изучение зоогигиенических параметров морской воды при бассейновом содержании морских млекопитающих / Экология, физиология и ветеринария морских млекопитающих // Научн. исслед. центр «Государственный океанариум» Мин. обороны Украины и НАН Украины. – Севастополь, 1997. – С. 198–203.

Смирнова Л.Л., Николаенко Т.В., Андреева Н.А., Башинский Е.П. Химико-микробиологические характеристики прибрежных морских вод с повышенным содержанием органического вещества // Экология моря. – 1999а. – Вып. 49. – С. 89–93.

Смирнова Л.Л., Рябушко В.И., Рябушко Л.И., Бабич И.И. Влияние концентрации биогенных элементов на сообщества микроводорослей прибрежного мелководья Чёрного моря // Альгология. – 1999б. – Т. 9, № 3. – С. 32–42.

Сорокин Ю.И. К методике концентрирования проб фитопланктона // Гидробиол. журн. – 1979. – № 15. – С. 71–76.

Сорокин Ю.И. Продукционная характеристика микрофлоры перифитона и фитопланктона коралловых биоценозов атолла Маджуро (Маршалловы острова). – 1973. – Т. 13, вып. 3. – С. 487–492.

Сорокин Ю.И., Вшивцев В.С., Домников В.С. Биологическая структура вод, её изменчивость и состояние гидробионтов // Техногенное загрязнение и процессы естественного самоочищения Прикавказской зоны Чёрного моря. – М.: Недра, 1996. – С. 266–312.

Станиславская Е.В. Флористический состав водорослей перифитона разнотипных озер Латгальской возвышенности // Актуальные проблемы современной альгологии: тез. докл. I Всесоюз. конф. (Черкассы, 23-25 сент. 1987 г.). – К.: Наук. думка, 1987. – С. 78–79.

Старынин Д.А., Горленко В.М., Иванов М.В. и др. Альгобактериальные маты бухты Кратерной // Биол. моря. – 1989. – № 3. – С. 70–77.

Стоник И.В. Фитопланктон Амурского залива (Японское море) в условиях эвтрофирования): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток, 1999. – 26 с.

Стрельникова Н.И. Принципы и методы фитогеографии применительно к диатомовым водорослям: тез. докл. Шестой школы по диатомовым водорослям

(Совещание диатомологов СНГ) [«Экология и география диатомовых водорослей»]. – Минск: Беларус. гос. пед. ун-т., Беларус. гос. ун-т., 1995. – С. 62–63.

Строганов А.А., Гордеева И.К. Исследование биоценозов *Phyllophora nervosa* на филлофорном поле Зернова с помощью подводного обитаемого аппарата // Экология моря. – 2000. – Вып. 50. – С. 40–44.

Стройкина В.Г. Фитопланктон Чёрного моря в районе Карадага и его сезонная динамика // Тр. Карадаг. биол. ст. – 1950. – Вып. 10. – С. 38–52.

Студеникина Е.И., Толоконникова Л.И., Воловик С.П. Микробиологические процессы в Азовском море в условиях антропогенного воздействия. – М.: ФГУП «АзНИРХ», 2002. – 167 с.

Судьина Е.Г., Калугина-Гутник А.А., Шнюкова Е.И. и др. Биохимическая характеристика марикультуры *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. И перспективы её использования // Альгология. – 1994. – Т. 4, № 2. – С. 3–14.

Суханова И.Н. «Цветение» *Exuviaella compressa* в Бургасском заливе осенью 1990 г. // Океанология. – 1992. – Т. 32, № 4. – С. 695–701.

Суховеева М.В. Эпифиты ламинариевых дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. – 1975. – Т. 98. – С. 184–192.

Сытник К.М., Брайон А.В., Гордецкий А.В., Брайон А.П. Словарь-справочник по экологии. – Киев: Наук. думка, 1994. – 666 с.

Тарасов В.Г. Метаболизм донных сообществ в зонах газогидротермальной деятельности вулкана Ушишир в бухте Кратерная (Курильские острова): тез. докл. 3-й Всесоюзн. конф. по морской биологии (Севастополь, 18-20 окт. 1988). – К., 1988. – Ч. 2. – С. 40.

Тарасов В.Г., Жирмунский А.В. Исследование экосистемы бухты Кратерной (Курильские острова) // Биол. моря. – 1989. – № 3. – С. 4–12.

Тарасов В.Г., Пропп М.В., Пропп Л.Н. и др. Гидротермальные проявления и специфическая экосистема в кальдере Кратерной (Курильские острова) // Биол. моря. – 1986. – № 2. – С. 72–74.

Тарасов В.Г., Чербаджи И.И. Фотосинтез микрофитобентоса и дыхание донных беспозвоночных в сублиторальных сообществах Японского моря // Экспериментальная экология морских беспозвоночных. – Владивосток, 1976. – С. 174–178.

Темнискова-Топалова Д., Петрова-Караджова В., Валева М.Т. Таксономический состав бентосных водорослей (Bacillariophyta) Болгарского шельфа Чёрного моря // Альгология. – 1994. – Т. 4, № 2. – С. 39–47.

Титлянов Э.А., Звалинский В.И., Ядыкин А.А. и др. Адаптация бентических растений к свету. II. Устойчивость к фотодеструкции пигментного аппарата морской зеленой водоросли *Ulva fenestrata* // Биол. моря. – 1977. – № 2. – С. 3–10.

Туманцева Н.И. «Красный прилив» в Чёрном море // Океанология. – 1985. – Т. 25, вып. 1. – С. 130–132.

Турпаева Е.П. Питание и пищевые группировки морских донных беспозвоночных // Тр. ИО АН СССР. – 1953. – № 7. – С. 259–299.

Унифицированные методы анализа вод / Под ред. Ю.Ю. Лурье. – М: Химия, 1973. – 376 с.

Унифицированные методы исследования качества вод. Ч. 3. Методы биологического анализа вод. Приложение I. Индикаторы сапробности. – М.: Изд-во СЭВ, 1977. – С. 11–42.

Усачев П.И. О фитопланктоне Азовского моря // Сб. в честь проф. Н.М. Книповича (1885–1925 гг.). – М., 1927. – С. 405–429.

Усачев П.И. Обрастание китов диатомовыми водорослями // Зоол. журн. – 1940. – Т. XIX, вып. 2. – С. 306–312.

Усачев П.И. Биологические показатели происхождения льдов в Карском море, море Лаптевых и в проливах архипелага Земли Франца-Иосифа // Тр. ИО АН СССР. – 1946. – Т. I. – С. 113–150.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. – М.: Прогресс, 1980. – 326 с.

Фёдоров В.Д. Связь видового разнообразия фитопланктона с изменением условий минерального питания // Гидробиол. журн. – 1973. – Т. 9, № 3. – С. 21–24.

Финенко З.З., Ланская Л.А. Рост и скорость деления водорослей в лимитированных объемах воды // Экологическая физиология морских планктонных водорослей в условиях культур. – К., 1971. – С. 22–50.

Финенко З.З., Чурилова Т.Я., Суслин В.В. Оценка биомассы фитопланктона и первичной продукции в Черном море по спутниковым данным. Глава 7.1. – С. 221–236 // Промысловые биоресурсы Чёрного и Азовского морей. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. – 367 с.

Фирсов Ю.К. Иерархический структурно-функциональный анализ морской многоклеточной водоросли *Cystoseira barbata*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.18 – гидробиология. – Севастополь, 1984. – 20 с.

Фирсов Ю.К. Связь физиологических функций морфологических элементов слоевища цистозеры с их возрастом и структурой // Биология моря. – 1978. – Вып. 44. – С. 68–74.

Фуштей Т.В. К видовому составу фитопланктона лиманов Восточного Приазовья и Тамани // Экосистемные исследования Азовского моря и побережья. – Т. IV. – Апатиты: РАН, 2002. – С. 219–235.

Фуштей Т.В., Матецкая А.Ю. Морфология и биология массовых видов динофлагеллят рода *Prorocentrum* Ehr. в планктоне Азовского моря // Экосистемные исследования Азовского моря и побережья. – Т. IV. – Апатиты: РАН, 2002. – С. 244–260.

Хайлов К.М., Каменир Ю.Г. Соотношения фотосинтеза и усвоения растворенных органических веществ в размерных рядах морских водорослей // ДАН УССР. Сер. Б (геологические, химические и биологические науки). – 1987. – № 8. – С. 80–83.

Хайлов К.М., Парчевский В.П. Иерархическая регуляция структуры и функции морских растений. – К.: Наук. думка, 1983. – 256 с.

Царенко П.М. Краткий определитель хлорококковых водорослей Украинской ССР. – К.: Наук. думка, 1990. – 208 с.

Царенко П.М. *Chlorococcales* // Альгология. – 2000. – Т. 10, N 4. – С. 176–201.

Царенко П.М., Петлеванный О.А. Дополнение к «Разнообразию водорослей Украины» // Альгология. 2001. – (Suppl.). – 130 с.

Цихон-Луканина Е.А. Пищевые спектры донных моллюсков // Океанология. – 1982. – 22, № 6. – С. 1016–1020.

Цихон-Луканина Е.А. Трофология водных моллюсков. – М: Наука, 1987. – 175 с.

Цой И.Б., Шастина В.В. Кремнистый микропланктон неогена Японского моря (диатомеи и радиоларии) Владивосток: Дальнаука, 1999. – 241 с.

Челышева Э.А. Обрастания анфельции в заливе Петра Великого // Изв. ТИНРО. – 1955. – Т. 43. – С. 69–77.

Чепурнов В.А. О роли бентосных диатомовых водорослей в питании Harpacticoida (Copepoda) // Зоол. журн. – 1987. – Т. 66, вып. 7. – С. 1005–1012.

Чепурнов В.А. Бентосные диатомовые водоросли и гарпактикоиды черноморского каменистого мелководья района Карадага и их пищевые отношения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.18 – гидробиология. – Севастополь, 1988. – 25 с.

Чепурнов В.А. Массовые виды бентосных диатомовых водорослей черноморского каменистого мелководья района Карадага / Ред. Гидробиол. ж. Деп. в ВИНТИ, 13.01.89, № 328–В89. – К., 1989. – 16 с.

Чербаджи И.И. Продукционные показатели микрофитобентоса залива Восток: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.18 – гидробиология. – Владивосток, 1982. – 21 с.

Чербаджи И.И., Бондарчук Л.Л. Качественный и количественный состав микрофитобентоса и содержание хлорофила в мягких грунтах залива Восток (Японское море) // Экология фауны и флоры прибрежных зон океана. – М.: ИО АН СССР, 1985. – С. 68–74.

Чербаджи И.И., Пропп М.В. Сравнительная характеристика продукционных показателей кораллов и перифитона искусственных и естественных субстратов // Биол. моря. – 1981. – № 4. – С. 31–35.

Чербаджи И.И., Тарасов В.Г. Фотосинтез и дыхание донных сообществ на мягких грунтах залива Восток (Японское море) // Биол. моря. – 1980. – № 2. – С. 21–30.

Чербаджи И.И., Пропп М.В., Рябушко В.И., Погребов В.Б. Фотосинтез и дыхание донных сообществ на твёрдых грунтах залива Восток (Японское море) // Биол. моря. – 1980. – № 4. – С. 46–53.

Численко Л.Л. Номограммы для определения веса водных организмов по размерам и форме тела. – Л.: Наука, 1968. – 106 с.

Чихачёва К.М. К биологии диатомовой водоросли *Rhabdonema adriaticum* Ktz. // Тр. ИО АН СССР. – 1955. – Т. XIII. – С. 89–93.

Шаловенков Н.Н. Оседание детрита и его состав в бухте Чёрного моря // Экология моря. – 1983. – Вып. 14. – С. 30–32.

Шаловенков Н.Н. Седиментация детрита и донные сообщества черноморской бухты: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.18 – гидробиология. – Севастополь, 1985. – 24 с.

Шаловенков Н.Н., Акимов А.И. Хлорофилл «А» и феофитин «А» в оседающем детрите // Экология моря. – 1987. – Вып. 27. – С. 16–18.

Шешукова-Порецкая В.С. Неогеновые морские диатомовые водоросли Сахалина и Камчатки. – Л., 1967. – С. 5–426.

Шимкус К.М., Комаров А.В., Овчинников И.М., Сорокин Ю.И. Особенности естественного самоочищения // Техногенное загрязнение и процессы естественного самоочищения Прикавказской зоны Чёрного моря. – М.: Недра, 1996. – С. 433–458.

Шульгина Е.Ф., Куракова Л.В., Куфтаркова Е.А. Химизм вод шельфовой зоны Чёрного моря при антропогенном воздействии. – К.: Наук. думка, 1978. – 121 с.

Шурова Н.М., Золотарев В.Н. Сезонные слои роста в раковинах мидии Чёрного моря // Биол. моря. – 1988. – № 1. – С. 18–22.

Щапова Т.Ф. Филлофора Чёрного моря // Тр. ИО АН СССР. – 1954. – Т. 11. – С. 3–35.

Щапова Т.Ф., Мокиевский О.Б., Пастернак Ф.А. Флора и фауна прибрежных зон острова Путятина // Тр. ИО АН СССР. – 1957. – Т. 23. – С. 67–101.

Эрхард Ж.П., Сежен Ж. Планктон. – Л.: Гидрометеозд, 1984. – 255 с.

Яровой С.А., Солоненко А.Н., Яровая Т.А. Макроскопические разрастания водорослей на приморских солончаках побережья Азовского моря: материалы междунар. науч. конф. [«Современные проблемы альгологии»] и VII Школы по морской биологии (Ростов-на-Дону, 9-13 июня 2008 г.). – Ростов-на-Дону, 2008. – С. 394–395.

Ясакова О.Н., Бердников В.С. Необычное «цветение» воды в результате развития динофитовой водоросли *Scropsiella trochoidea* (Stein) Valech в акватории Новороссийской бухты Чёрного моря в марте 2008 г. // Морской экологический журн. – 2008. – Т. VII, № 4. – С. 98.

Acara A., Nalbandoglu U.A. Preliminary Report on the Red Outbreak in the gulf of Izmir // Rapp. Comm. Inst. Mer. Medit. N.S. – 1960. – Vol. 15, N 3. – P. 33–38.

Aboal M., Puig M.A., Soler G. Diatom assemblages in some Mediterranean temporary streams in southeastern Spain // Archiv für Hydrobiologie. – 1996. – Vol. 136, N 4. – P. 509–527.

Admiraal W., Peletier H. Influence of organic compounds and light limitation on the growth rate of estuarine benthic diatoms // Briti. Phycol. J. – 1979. – Vol. 14, N 3. – P. 197–206.

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. – Vol. 2, N 1. – P. 35–43.

Admiraal W., Peletier H., Zomer H. Observation and experimental on the population dynamics of epipelagic diatoms from an estuarine mudflat and experimental analysis of the effect of stress // J. Exp. Mar. Biol. & Ecol. – 1980. – Vol. 46, N 2 – 3. – P. 157–175.

Algae of Ukraine: Diversity, Nomenclature, Taxonomy, Ecology and Geography. Vol. 1 / Eds P.M. Tsarenko, S.P. Wasser & E. Nevo. – Ruggel: A.R.A. Gantner Verlag K., 2006. – 712 p.

Aleem A.A. Distribution and Ecology of marine littoral diatoms. Consideration of the littoral diatom-flora with special reference to forms living in gelatinous tubes // Bot. Not. – 1949a. – Vol. 102. – P. 414–440.

Aleem A.A. A quantitative method for estimating the periodicity of diatoms // J. Mar. Biol. As. U. K. – 1949b. – Vol. 28, N 3. – P. 713–717.

Aleem A.A. Distribution and Ecology of British marine littoral diatoms // J. Ecology. – 1950. – Vol. 38, N 1. – P. 75–106.

Aleem A.A. Contributions a l'étude de la flora de Diatomées marines de la Méditerranée. I. Diatomées des eaux profondes de Banyuls Sur Mer (Pyrenées-Orientales). Vie et Milieu // Ser. A. Biol. Mar. – 1951. – Vol. 2. – P. 44–49.

Aleem A.A. Contributions to the study of littoral diatoms on the west coast of Sweden // Botanica Marina. – 1973. – Vol. 16. – P. 193–200.

- Allredge A., Silver M.W. Characteristics, Dynamics and Significance of Marine Snow // *Progr. Oceanogr.* – 1988. – Vol. 20. – P. 41–82.
- Al-Yamani F.Y., Saburova M.A. Illustrated guide on the benthic diatoms of Kuwait's Marine Environment Kuwait Institute for Sci. Resear.: Kuwait, 2011. – 352 p.
- Amossé A. Diatomees de la cote orientale d' Afrique // *Bull. Mus. Nation Hist. Nat. Paris.* – 1924. – Vol. 30. – P. 109–116.
- Anagnostidis K. Nomenclatural changes in cyanoprokaryotic order Oscillatoriales // *Preslia: Praha*, 2001. – Vol. 73. – P. 359–375.
- Anagnostidis K., Komárek J. Modern approach to the classification system of cyanophytes. 3. Oscillatoriales // *Archiv für Hydrobiologie.* – 1988. – Vol. 80. – Suppl. – P. 327–472.
- Anagnostidis K., Pantazidou A. Taxonomic studies on some marine endolithic blue-green algae from the Aegean Sea // *Bot. Chron.* – 1982. – Vol. 2(2). – P. 185–186.
- Anagnostidis K., Pantazidou A. *Cyanosaccus aegaeus* nov. spec., a new marine endolithic cyanophyte from the Aegean Sea, Hellas (Greece) // *Arch. Hudrobiol. Suppl. 71. Algological Studies.* – 1985. – Vol. 8, N 39. – P. 105–114.
- Anagnostidis K., Pantazidou A. *Cyanosaccus atticus* sp. nov., a new marine euendolithic chroococcoid cyanophyte in relation to the epilithic *Podocapsa* Erceg. // *Arch. Hudrobiol. Suppl. 78. Algological Studies.* – 1988. – Vol. 48. – P. 279–302.
- Anagnostidis K., Pantazidou A. *Ammatoidea aegaea* (Oscillatoriales), a new marine epilithic species from the Aegean Sea, Hellas, with a reference to the validity of the genus *Ammatoidea* // *Algological Studies.* – 1991. – Vol. 64. – P. 281–297.
- Andersen P. Design and Implementation of some Harmful Algal Monitoring Systems // *Intergovernmental Oceanogr. Commission: UNESCO*, 1996. – Techn. Ser. – N 44. – 102 p.
- Argumedo-Hernandez U., Siqueiros-Beltrones A. Non-selective in situ grazing of diatoms by juvenile Green Abalone (*Haliotis fulgens Philippi*, 1945) in the Baja California Peninsula // *Hidrobiológica.* – 2010. – Vol. 20, N 1. – 13–19.
- Asmus R. Field measuriments on seasonal variation of the activity of primary producers on a sandy tidal flat in the northern Wadden Sea // *Neth. J. Sea Res.* – 1982. – Vol. 16. – P. 389–402.
- Baars J.W.M. Autecological investigation on marina diatoms. *Thalassiosira nordenskiöldii* and *Chaetoceros diadema* // *Mar. Biol.* – 1982. – Vol. 68, N 3. – P. 343–350.
- Bagnis R. Ciguatera fish poisoning // *Algal toxins in seafood and drinking water.* – New York: Academic Press, 1993. – P. 105–115.
- Bahls L.L. Benthic diatom diversity as a measure of water quality // *Proc. Mont. Acad. Sci.* – 1979. – Vol. 38. – P. 1–6.
- Balch W.M., Haxo F.T. Spectral properties of *Noctiluca milliaris* Suriray, a heterotrophic dinoflagellate // *J. Plank. Res.* – 1984. – Vol. 6, N 3. – P. 515–525.
- Ballantine D.L. The distribution of algal epiphytes on macrophyte hosts off-shore from La Parguera, Puerto Rico // *Bot. Mar.* – 1979. – Vol. 22. – P. 107–111.
- Balsamo F. Primp elenco delle Diatomee del Golfo di Nipoli // *Boll.Soc. Naturalisti Napoli, Ser. I.* – 1903. – N 17. – P. 228–241.
- Bargu S., Koray T., Lundholm N. First report of *Pseudo-nitzschia calliantha* Lundholm, Moestrup & Hasle 2003, a new potentially toxic species from Turkish coasts // *E.U. Journ. of Fish. & Aq. Sci.* – 2002. – Vol. 19, N 3 – 4. – P. 479–483.

- Barone R. Le diatomee bentoniche del porto di Palermo // *Giorn. Bot. Ital.* – 1979. – Vol. 113, N 4. – P. 287–295.
- Barone R., Calvo S., Sortino M. Contributo alla conoscenza della flora commersa del porto di Pantelleria (Canale di Sicilia) // *Giorn. Bot. Ital.* – 1978. – Vol. 112, N 1 – 2. – P. 239–248.
- Barranguet C. The role of microphytobenthic primary production in a Mediterranean mussel culture area // *Estuarine Coastal & Shelf Science.* – 1997. – Vol. 44, N 6. – P. 753–765.
- Barranguet C., Plante-Cuny M.R., Alivon E. Microphytobenthos production in the Gulf of Fos, French Mediterranean coast // *Hydrobiologia.* – 1996. – Vol. 333, N 3. – P. 181–193.
- Barranguet C., Plante-Cuny M.R., Alivon E. The role of microphytobenthic primary production in a Mediterranean mussel culture area // *Estuarine Coastal & Shelf Science.* – 1997. – Vol. 44, N 6. – P. 753–765.
- Battarbee R.W., Charles D.F., Dixit S.S., Renberg I. Diatoms as indicators of surface water acidity // *The diatoms: Applications for the environmental and earth sciences.* – Cambridge: Cambridge University Press, 1999. – P. 85–127.
- Bauld J. Microbial mats in Shark Bay and Spencer Gulf / Eds. N.Y. Alan, R. Liss. // *Microbial mats: stromatolites* / J. Bauld. – 1984. – P. 39–58.
- Baumann W. Verhalten der Diatomeen // *Microkosmos.* – 1981. – Vol. 70, N 4. – P. 104–108.
- Belin C., Berthome J.P., Lassus P. Dinoflagellatés toxiques et phénomènes d'eaux colorées sur les côtes françaises: évolution et tendances entre 1975 et 1988 // *Hydroécol. Appl.* – 1989. – Vol. 1/2. – P. 3–17.
- Bennett A.G. On the occurrence of Diatoms on the skin of Whales // *Proc. Roy. Soc. Lond. Ser. B.* – 1920. – Vol. XCL. – P. 352–357.
- Bernard F. Problemes de fertilité elementaire en Mediterranee de 0 a 300 metres de profondeur // *Ann. Inst. Oceanogr. Paris.* – 1961. – Vol. 39, N 5. – P. 61–160.
- Besiktepe S., Ryabushko L., Ediger D., Yilmaz D., Zenginer A., Ryabushko V., Lee R. Domoic acid production by *Pseudo-nitzschia calliantha* Lundholm, Moestrup et Hasle (Bacillariophyta) isolated from the Black Sea // *Harmful Algae.* – 2008. – Vol. 7. – P. 438–442.
- Bienfang P.K., Harrison P.J., Quarmby L.M. Sinking rate silicate in four marine diatoms Bienfang // *Mar. Biol.* – 1982. – Vol. 67, N 3. – P. 295–302.
- Black Sea Biological Diversity. – Romania. New York: UN Publ., 1997. – Vol. 4. – 314 p. (P. 68–72; 194–210).
- Black Sea Biological Diversity. – Bulgaria. New York: UN Publ., 1998a. – Vol. 5. – 131 p. (P. 70–78).
- Black Sea Biological Diversity. – Georgia. New York: UN Publ., 1998b. – Vol. 8. – 167 p. (P. 65–69).
- Black Sea Biological Diversity. Turkey. New York: UN Publ., 1998c. – Vol. 9. – 144 p. (P. 67–75).
- Black Sea Biological Diversity. Ukraine. New York: UN Publ., 1998d. – Vol. 7. – 351 p. (P. 199–214).
- Blanchard G.F., Guarini J.-M., Dang Ch., Richard P. Note characterizing and quantifying photoinhibition in intertidal microphytobenthos // *J. Phycol.* – 2004. – Vol. 40, N 4. – P. 692–696.

Blank G.S., Sullivan C.W. Diatom mineralization of silicic acid. III. Si (OH)₄ binding and light dependent transport in *Nitzschia angularis* // Arch. Microbiol. – 1979. – Vol. 123, N 2. – P. 157–164.

Bodeanu N. Contribution à l'étude des Diatomées benthiques du littoral roumain et prebosphorique // Rapp. Comm. Int. Mer. Médit. – 1961. – T. 16, N 2. – P. 441–446.

Bodeanu N. Contribution à l'étude quantitative du microphytobenthos du littoral roumain de la mer Noire // Revue Roumaine de Biologie. Sér. Zool. – 1964. – T. 9, N 6. – P. 435–445.

Bodeanu N. Recherches sur le microphytobenthos du littoral roumain de la mer Noire // Rapp. Comm. Int. Mer. Médit. – 1968. – T. 19, N 2. – P. 205–207.

Bodeanu N. Contributions to the systematics and ecology of the benthic diatoms of the Roumain Black Sea littoral // Revue Roumaine de Biologie. Sér. Bot. – 1970. – T. 15, N 1. – P. 11–18.

Bodeanu N. Données quantitatives et qualitatives sur le microphytobenthos des fonds sablonneux et vaseux du littoral roumain de la mer Noire // Cercetări marine, IRCM Constanta. 1971. – N 1. – P. 27–58.

Bodeanu N. Nouveaux diatomées benthiques du secteur Roumain de la mer Noire // Cercetări marine. – 1976. – N 9. – P. 59–70.

Bodeanu N. Structure et dynamique de l'algoflore unicellulaire dans les eaux du littoral Roumain de la mer Noire // Cercetări marine. – 1987–1988. – № 20/21. – 250 p.

Bodeanu N. Microalgal blooms in the Romanian area of the Black Sea and contemporary eutrophication conditions: Proc. 5-th Inter. Conf. on Toxic Marine Phytoplankton [«Toxic phytoplankton blooms in the sea»], / Eds. T.J. Smayda and Y. Shimizu. – Elsevier Sci. Publ., 1993. – P. 203–209.

Bodeanu N., Gomoiu M.T. Données sur l'importance de microflore dans la nourriture des mollusques // Rev. Roum. Biol. Sér. Zool. – 1964. – Vol. 9, N 3. – P. 211–220.

Bodeanu N., Usurelu M. Dinoflagellate blooms in Romanian Black Sea coastal waters // Toxic Dinoflagellate Blooms. – North Holland, New York, Amsterdam, Oxford: Elsevier, 1979. – P. 151–154.

Bouwman L.A. Systematics, ecology and feeding biology of estuarine *Nematodes*. – Innsbruck en Verslagen, 1983. – N 3. – 173 p.

Brandini F.P. Hydrography and characteristics of the phytoplankton in shelf and oceanic waters of southeastern Brazil during winter (July/August 1982) and summer (February/March 1984). – 1990. – Hydrobiologia. – Vol. 196. – P. 111–148.

Brandini F.P., da Silva E.T., Pellizzari F.M. et al. Production and biomass accumulation of periphytic diatoms growing on glass slides during a 1-year cycle in a subtropical estuarine environment (Bay of Paranagua, southern Brazil) // Marine Biology. – 2001. – Vol. 138, N 1. – P. 163–171.

Bunt J.S., Lee C.C., Lee E. Primary productivity and related data from tropical and subtropical marine sediments // Mar. Biol. – 1972. – Vol. 16. – P. 28–36.

Burcle L.H. Distribution of displaced Antarctic diatoms in the Argentine Basin: Third symposium recent and fossil diatoms. – 1975. – P. 283–292.

Burcle L.H. Diatom distribution in the Weddell Gyre region during late winter // Micropaleontology. – 1987. – Vol. 33, N 2. – P. 177–184.

Burkholder P.R., Repak A., Sibert J. Studies on some long Island Sound littoral communities of microorganisms and their primary productivity // Bull. Torrey Bot. Club. – 1965. – Vol. 92, N 5. – P. 378–402.

Burkholder J.M. Implications of harmful microalgae and heterotrophic dinoflagellates in management of sustainable marine fisheries // Ecological Applications. – 1998. – Vol. 8, N 1 (Suppl.). – P. S37–S62.

Buzer J.S., Sym S.D. Diatoms and pollen in a trial core from Sandwich Harbor, South West Africa (Namibia) // Brit. Phycol. J. – 1983. – Vol. 18, N 2. – P. 121–129.

Cadee C.C., Hegeman S.J. Primary production of the benthic microflora living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea // Neth. J. Sea Res. – 1974. – Vol. 8 (2/3). – P. 260–291.

Cahoon L.B., Laws R.A. Benthic diatoms from the North Carolina continental shelf: inner and mid shelf // J. Phycol. – 1993. – Vol. 29. – P. 257–263.

Calow R. A method for determining the surface areas of stones to enable quantitative density estimates of littoral stonedwelling organisms to be made // Hydrobiologia. – 1972. – Vol. 40, N 1. – P. 37–50.

Capo T.R., Jaramillo J.C., Boyd A.E. et al. Sustained high yields of *Gracilaria* (Rhodophyta) growth in intensive large scale culture // J. Appl. Phycol. – 1999. – Vol. 11, N 2. – P. 143–147.

Caroppo C., Congestri R., Bracchini L. On the presence of *Pseudo-nitzschia calliantha* Lundholm, Moestrup et Hasle and *Pseudo-nitzschia delicatissima* (Cleve) Heiden in the Southern Adriatic Sea (Mediterranean Sea, Italy) // Journ. Plank. Res. – 2005. – Vol. 27, N 8. – P. 763–774.

Castenholz R.W. The effect of grazing on marine littoral diatom populations // Ecology. – 1961. – Vol. 42, N 4. – P. 783–794.

Castenholz R.W. On experimental study of the vertical distribution of littoral marine diatoms // Limnol. & Oceanogr. – 1963. – Vol. 8, N 4. – P. 450–462.

Castracane A.F. Report on the Diatomaceae. Report of the scientific results on the voyage of the H.M.S. Challenger during the years 1873 – 1876 // Challenger Rep. Bot. – 1886. – Vol. 2. – P. 1–178.

Cattaneo A. The microdistribution of epiphytes on the leaves of natural and artificial macrophytes // Br. Phycol. J. – 1978. – Vol. 13. – P. 183–188.

Chalain T.M.B., de Cook P. The initial stages of biological settlement on artificial substances immersed in the sea // Proc. Electron. Microscopy Soc. South. Afr. – 1979. – Vol. 9. – P. 21–22.

Chamberlain A.H.L. Algal settlement and secretion of adhesive materials: Proc. 3rd Intern. Biodegrad. Symp. (Kingston, 1975). – London, 1976. – P. 417–432.

Chapman A.R.O. Stability of sea urchin dominated barren grounds following destructive grazing of kelp in St. Margaret's Bay, Eastern Canada // Mar. Biol. – 1981. – Vol. 62, N 4. – P. 307–311.

Cinelli F., Fresi E., Mazzella L. Note preliminaire sur les biocenoses supersiccielles du Port d' Ischia (Golf de Naples) avec quelques donnees chimicophysiques // Rapp. Comm. Inst. Mar. Medit. – 1975. – Vol. 32, N 2. – P. 95–97.

Clarke D.B., Ackley S.F. Relative abundance of diatoms in Weddell sea pack ice // Antarct. J. US. – 1984. – Vol. 18, N 5: US Antarct. Res. Program, 1982 – 1983. – P. 181–182.

- Cleve P.T. The Diatoms of Finland // Acta Soc. Fauna et Flora Fennica. – 1891. – Vol. 8. – 68 p.
- Cleve P.T. Synopsis of the naviculoid diatoms // K. Svenska Vetensk. Akad. Handl. – 1895. – Bd. 26, N 3. – P. 1–219.
- Cleve-Euler A. Die Diatomeen von Schweden und Finnland. – Stockholm: Almqvist & Wiksells Boktryckeri AB. – 1952. – Teil V. – 153 s.
- Cleve-Euler A. Die Diatomeen von Schweden und Finnland. – Stockholm: Almqvist & Wiksells Boktryckeri AB, 1953a. – Teil II. – Bd 4, N 1. – 158 s.
- Cleve-Euler A. Die Diatomeen von Schweden und Finnland. – Stockholm: Almqvist & Wiksells Boktryckeri AB, 1953b. – Teil III. – 255 s.
- Coles S.M. Benthic microalgal populations on intertidal sediments and their role as precursors to salt marsh development: Ecol. Symp. and 19-th Symp. Brit. Ecol. Soc. (Norwich, 1977). – Oxford e. a., 1979. – P. 25–42.
- Colijn F., de Jonge V.N. Primary production of microphytobenthos in the Ems-Dollard Estuary // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1984. – Vol. 14. – P. 185–196.
- Colina A. Investigation on the structure, composition and productivity of the epiphyte communities on *Fucus vesiculosus* L. in the Western Baltic. – Dis. Kiel: Christian-Albrechts universitat, 1981. – 118 p.
- Colocoloff C. Recherches sur la production primaire d' un fond sableux. 3. Ecological quantitative des diatomees // Tethys. – 1974. – Vol. 6, N 4. – P. 667–680.
- Colocoloff M. Recherches sur la production primaire d'un fond sableux // 2. Biomasse et production: These de specialite. – Aix-Marseille, 1972. – 98 p.
- Colocoloff M., Colocoloff C. Mise en evidence par l'emploies ultra-sons de la densite elevee des diatomees fonds sableux // Rapp. et proc.-verb. reun. commis int. Explor. Sci. Mer. Mediterr. Monaco. – 1973a. – Vol. 21, N 9 – P. 669–672.
- Colocoloff M., Colocoloff C. Premieres donnees sur la production primaire des sables en Mediterranee // Rapp. et proc.-verb. reun. commis int. Explor. Sci. Mer. Mediterr. Monaco. 1973b. – Vol. 22, N 4. – P. 61–63.
- Cox E.J. A reappraisal of the diatom genus *Amphipleura* Kutzing using light and electron microscopy // Brit. Phycol. J. – 1975a. – Vol. 10. – P. 1–12.
- Cox E.J. Further studies in the genus *Berkeleya* Grev. – Brit. Phycol. J. – 1975b. – Vol. 10. – P. 205–217.
- Cox E.J. The tube-dwelling diatom flora at two sites in the Severn Estuary // Bot. Mar. – 1977. – Vol. 20, N 2. – P. 111–119.
- Cox E.J. Observations on the morphology and vegetative cell division of the diatom *Donkinia recta* // Helgolander Meeresunters. – 1981. – № 34. – P. 497–506.
- Cox E.J. Observations on the Diatom Genus *Donkinia* Ralfs in Pritchard. II. Frustular Studies and Intraspecific Variation // Botanica Marina. – 1983a. – Vol. XXVI, Fasc. 12. – P. 553–566.
- Cox E.J. Observations on the Diatom Genus *Donkinia* Ralfs in Pritchard. III. Taxonomy // Botanica Marina. – 1983b. – Vol. XXVI, Fasc. 12. – P. 567–580.
- Cox E.J. Taxonomic studies on the diatom genus *Navicula* V. The establishment of *Parlibellus* gen. nov. for some members of *Navicula* sect. Microstigmaticeae // Diatom Research. – 1988. – Vol. 3. – P. 9–38.
- Cox E.J. *Biremis ambigua* (Cleve) D.G. Mann, an unusual marine epipellic diatom in need of further investigation // Ouvrage dédié à la Memoire du Professeur Henry Germain (1903–1989). – Koltz: Koenigstein, 1990. – P. 63–72.

Cremer H., Sangiorgi F., Wasner-Cremer F., McGee V., Lotter A.F., Visscher H. Diatoms (Bacillariophyceae) and Dinoflagellate Cysts (Dinophyceae) from Rookery Bay, Florida, U.S.A. // Caribbean Journ. Sci. – 2007. – Vol. 43, N 1. – P. 23– 58.

Crosby L.N., Wood E.J.F. Studies on Australian and New Zealand diatoms. IV // Trans. Roy. Soc. N. Z. – 1959. – Vol. 88. – Part 1, 2. – P. 1–58.

Cullinane J.O., Mahony J., Ehelan P. Algal epiphytes of subtidal *Zostera marina* L. on the south coast of Ireland // Cryptogramie Algol. – 1985. – Vol. 6, N 4. – P. 239–251.

Cupp E.E. Marine planktonic diatoms of the West coast of North America // Bull. Scripps Inst. Oceanogr. – 1943. – Vol. 5. – 237 p.

Davidovich N.A., Bates S.S. Patterns of sexual reproduction in the pennate diatoms *Pseudo-nitzschia multiseriata* and *P. pseudodelicatissima* // Harmful microalgae / Eds. B. Reguera, J. Blanco, M.L. Fernandez, T. Wyatt. Xunta de Galicia: IOC of UNESCO, 1998a. – P. 152–155.

Davidovich N.A., Bates S.S. Sexual reproduction in the pennate diatoms *Pseudo-nitzschia multiseriata* and *P. pseudodelicatissima* (Bacillariophyceae) // J. Phycol. – 1998b. – Vol. 34. – P. 126–137.

Davidovich N.A., Kaczmarek I., Ehrman J.M. The sexual structure of a natural population of the diatom *Nitzschia longissima* (Breb.) Ralfs // 18 Inter. Diatom Symp. (Miedzyzdroje, Poland, 2004) / Ed. A. Witkowski. – Biopress Limited: Bristol, 2006. – P. 27–40.

DeFelice D.R., Lynts G.W. Benthic Marine Diatoms Associations: Upper Florida Bay (Florida) Associated Sounds // J. Phycol. – 1978. – Vol. 14, N 1. – P.25–33.

De Jonge V.N., van Den Berghs J., van Beusekom J.E., Koekenbier C. A. Influence of currents and waves on the whirling up of benthic diatoms living on intertidal flats // Hydrobiol. Bull. – 1981. – Vol. 15, N 3. – P. 197.

De Jong V. N., Colijn F. Dynamics of microphytobenthos biomass in the Ems estuary measured as chlorophyll-*a* and carbon // Mar. Ecol. Progr. Ser 104. – 1994. – P. 185 – 196.

Dizer H.B. Fischer A.S.A., Harabawy M.-C. et al. Toxicity of domoic acid in the marine mussel *Mytilus edulis* // Aquatic Toxicol. – 2001. – N 55. – 149–156.

Dodd C.A. Epiphytic diatoms of *Zostera marina* in Great South Bay // Tesis Adelphi Univ. Garden City. – 1966. – N 4. – P. 208.

Donkin A.S. On the marine Diatomaceae of Northumberland with a description of eighteen new Species // Transactions of the Microscopical Society of London, Series 2. – 1858. – Vol. 6. – P. 12–34, pl. III.

Drebes G. Sexuality // Bot. Monographs. – 1977. – Vol. 13. – P. 250–284.

Duarte C.M., Cebrian J. The fate of marine autotrophic production // Limnol. & Oceanogr. – 1996. – Vol. 41, N 8. – P. 1758–1766.

EUROHAB (Science Initiative) Harmful algae Blooms in European marine and brackish waters (Kalmar, Sweden, Nov. 5–7, 1998): Proceed. Ser. 5. – Kalmar, 1998. – 93 p.

European Register of Marine Species. A check-list of the marine species in Europe and bibliography of guides to their identification / Eds. M.J. Costello, Ch. Embrow, R. White. – Paris, 2001. – 463 p.

Eskinazi-Leça E., Gonçalves da Silva Cunha, M. da G. Santiago, M.F. Palmeira Borges et al. Bacillariophyceae // Catálogo de plantas e fungos do Brasil. Rio de Janeiro:

Andrea Jakobsson Estúdio; Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 2010. – Vol. 1. – P. 262–309.

Faust M.A. Sexuality in a toxic dinoflagellate, *Prorocentrum lima* // Toxic Phytoplankton Blooms in the sea. – Amsterdam: Elsevier, 1993. – P. 121–126.

Fehling J., Green D.H., Davidson K. et al. Domoic acid production by *Pseudo-nitzschia seriata* (Bacillariophyceae) in Scottish waters // J. Phycol. – 2004. – Vol. 40, N 4. – P. 622–630.

Foged N. Some littoral diatoms from the coast of Tanzania // Bibliotheca Phycologica. – Band 16. – Kramer, Vaduz, Germany, 1975. – 123 p., 31 pls.

Foged N. Diatoms in Samos, a Greek island in the Aegean // Bibl. Diatomologica. – 1985. – Vol. 10, 20 plates. – P. 1. – 119 p.

Frenguelli J., Orlando H.A. Diatomeas y silicoflagelados del sector Antartico Sudamericano // Publ. Inst. Antart. Argent. – 1958. – Vol. 5. – P. 1–191.

Frost B.W. Effects of size and concentrations of food particles on the feeding behavior of the marine planktonic copepod *Calanus pacificus* // Limnol. & Oceanogr. – 1972. – Vol. 17. – P. 805–815.

Gargas E. Measurements of primary productivity, dark fixation and vertical distribution of the microbenthic algae in the Oresund (Denmark) // Ophelia. – 1970. – Vol. 8. – P. 231–253.

Gargas E. Measurements of microalgae primary productivity (phytoplankton and microbenthos) in the Smalandshavet (Denmark) // Ophelia. – 1972. – Vol. 10. – P. 75–89.

Gargas M., Gargas E. Influence of temperature and oxygen conditions on phytomicrobenthos stored for longer period in darkness // Vatten. – 1982. – Vol. 38, N 3. – P. 306–316.

Garrison D.L. Ice algal communities in the Weddell Sea // Antarct. J. US. – 1982. – Vol. 17, N 5. – P. 157–159.

GEOHAB (Global Ecology and Oceanography of Harmful Algal Blooms), Science Plan / Eds P. Glibert, G. Pitcher. – Baltimor, Paris: SCOR & IOC, 2001. – 86 p.

Giffen M.H. Diatoms of Marine Littoral of Steenberg's Cope in St. Helena Bay, Cape Province, South Africa // Bot. Mar. – 1973. – Vol. XVI, N 1. – P. 32–48.

Giffen M.H. An Account of the Littoral Diatoms from Langebaan, Saldanha Bay, Cape Province, South Africa // Bot. Mar. – 1975. – Vol. XVIII, N 2. – P. 71–95.

Giffen M.H. A Further Account of the Marine Littoral Diatoms of the Saldanha Bay Lagoon, Cape Province, South Africa // Bot. Mar. – 1976. – Vol. XIX, N 3. – P. 379–394.

Gil-Rodríguez M.C., Haroun R., Rodríguez O. et al. Lista de especies marinas de Canarias (algas, hongos, plantas y animales). – Las Palmas: Consejería de Política Territorial y Medio Ambiente del Gobierno de Canarias, 2003. – P. 5–30.

Gotoh T. Прикреплённые диатомеи в солоноватых водах эстуария р. Yodo. II. // Рикусуйгаку дзассии: Japane J. Limnology. – 1979. – Vol. 40, N 4. – P. 191–200.

Graham A.A., McCaughan D.J., McKee F.S. Measurement of surface area of stones // Hydrobiologia – 1988. – Vol. 157, N 1. – P. 85–87.

Grontved J. On the productivity of microbenthos in same Danish fjords // Medd. Dan. Fisk. Havunders., N.S. – 1960. – Bd. 3, N 3. – P. 55–92.

Hagelstein R. Diatomaceae of Puerto Rico and the Virgin Islands // Sci. Puerto Rico. – 1938. – Vol. 8. – P. 313–450.

- Hargraves P.E., Guillard R.R.L. Structural and physiological observations on some small marine diatoms // *Phycologia*. – 1974. – Vol. 13, N 2. – P. 163–172.
- Harper M.A. Movements and migration of diatoms on sand grains // *Br. Phycol. J.* – 1969 – Vol. 4. – P. 97–103.
- Harper M.A., Cassie C.V., Chang F.H., Nelson W.A. & Broady P.A. Phylum Ochrophyta: brown and golden-brown algae, diatoms, silicoflagellates, and kin. // *New Zealand inventory of biodiversity. Vol. 3. Kingdoms Bacteria, Protozoa, Chromista, Plantae, Fungi* / Ed. D.P. Gordon. Christchurch: Canterbury University Press, 2012. – P. 114–163.
- Hart T.J. On the diatoms on the skin film of Whales, and their possible bearing on problems of Whales movements // *Discovery Rep.* – 1935. – Vol. 10. – P. 247–282.
- Haxo F.T. *Comparative Biochemistry of Photoreactive Systems*. – New York: Acad. Press, 1960. – P. 339–360.
- Hein M.K., Winsborough B.M., Sullivan M.J. *Bacillariophyta (Diatoms) of the Bahamas*, – *Iconographia Diatomologica* / Ed. H. Lange-Bertalot. –Gantner Verlag, 2008. – Vol. 19. – 303 p.
- Hendey N.I. An efficient technique for cleaning diatoms // *Journ. Roy. Microsc. Soc.* – 1938. – Vol. 58. – P. 49–52.
- Hendey N.I. A preliminary check-list of British marine diatoms // *J. Mar. Biol. As. U. K.* – 1954. – Vol. 33, N 2. – P. 537–560.
- Hendey N.I. An introductory account of the smaller algae of British coastal waters. Part 5. Bacillariophyceae (Diatoms). – London, 1964. – 740 p.
- Hendey N.I. A revised check-list of the British marine diatoms // *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* – 1974. – Vol. 54. – P. 277–300.
- Hibberd D.J. Observations on the cytology and ultrastructure of *Chrysamoeba radians* Klebs (Chrysophyceae) // *Br. Phycol. J.* – 1971. – Vol. 6, N 2. – P. 207–223.
- Hickel B. Diatomeen Leben im Kieselpanzer // *Bild. Wiss.* – 1980. – Vol. 17, N 10. – S. 44–55.
- Hickel B., Hickel W. Micro-algen erhalten das Meer am Leben. Souerstoff-Produzenten seit Milliarden Jahren // *Bild. Wiss.* – 1980. – Vol. 17, N 9. – S. 46–57.
- Hickman M., Evans R.L. Method for determining the primary productivity of epipelagic and epipsammic algal associations // *J. Limnol. Jceanogr.* – 1969. – Vol. 14, N 6. – P. 936–941.
- Hinton M.A. Report on the papers left by late Major Barret-Hamilton relating to the Whales of South Georgia Grown Agents for the Colonies. – London, 1925. – P. 57–209.
- Hoagland K.D., Rosowski J.R., Gretz M.R., Roemer S.C. Diatom extracellular polymeric substances: function, fine structure, chemistry, and physiology // *J. Phycol.* – 1993. – Vol. 29. – P. 537– 566.
- Holmes R.W. The morphology of diatoms epizoic on cetaceans and their transfer from *Cocconeis* to two new genera, *Bennettella* and *Epipellis* // *Brit. Physiol.* – 1985. – Vol. 20, N 1. – P. 43–57.
- Hopkins J.T. A study of the diatoms of the Ouse estuary, sucsex. I. The movement of the mudflat diatoms in response to some chemical and physical changes // *J. Mar. Biol. As. U.K.* – 1963. – Vol. 43, N 3. – P. 653–663.
- Horner R. Sea ice organisms // *Oceanogr. & Mar. Biol. Annu.* – 1976. – P. 167–182.

Huang R., Boney A.D. Seasonal ecology of littoral epiphytic diatoms on Great Cumbrae Island // Trans. Bol. Soc. Edinburgh. – 1985. – Vol. 44, N 4. – P. 309–322.

Huang Z.G., Li C.Y. Studies on alga foulants in the coastal waters of China // Hydrobiologia. – 1984. – Vol. 116–117. – P. 443–446.

Hudon C. Selection of unicellular algae by the littoral amphipods *Gammarus oceanicus* and *Calliopius laeviusculus* (Crustacea) // Mar. Biol. (Berl.). – 1983. – Vol. 78. – P. 59–67.

Hudon C., Bourget E. Initial colonization of artificial substrate: community development and structure studied by scanning electron microscopy // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1981. – Vol. 38, N 11. – P. 1371–1384.

Hudon C., Bourget E. The effect of light on the vertical structure of epibenthic diatom communities // Bot. Mar. – 1983. – Vol. XXVI, N 7. – P. 317–330.

Hunding C., Hargrave B.T. A comparison of benthic microalgal production measured by ¹⁴C and oxygen methods // J. Fish. Res. Bd. Can. – 1973. – Vol. 30, N 2. – P. 309–312.

Hustedt F. Diatomeen aus der Lebensgemeinschaft des Buckelwals (*Megaptera nodosa* Bonn.) // Archiv Hydrobiologie. – 1952. – Bd. XLVI, H. 2. – S. 286–298.

Hustedt F. Marine littoral diatoms from Beaufort, North Carolina // Bull. Mar. Sci. – 1955. – Vol. 6. – P. 1–67.

Jacobs R.P.W.M., Noten T.M.P.M. The annual pattern of diatoms in the epiphyton of eelgrass (*Zostera marina* L.) at Roscoff, France // Aquatic Botany. – 1980. – Vol. 8. – P. 355–370.

Jacobs R.P.W.M., Hermelink P.M., Geel G.V. Epiphytic algae on eelgrass at Roscoff, France // Aquatic Bot. – 1983. – Vol. 15, N 2. – P. 157–173.

Jakobsen H.H., Hansen P.J. Prey size selection, grazing and growth response of the small heterotrophic dinoflagellate *Gymnodinium* sp. and the ciliate *Balanion comaturna* comparative study // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1997. – Vol. 158. – P. 75–86.

Jensen P. Diatom-feeding behaviour of the free-living marine nematode *Chromadorita tenuis* // Nematologica. – 1982. – Vol. 28. – P. 71–76.

Jensen P. Food ingestion and growth of the diatom-feeding nematode *Chromadorita tenuis* // Marine Biology. – 1984. – Vol. 81. – P. 307–310.

Jensen P. Feeding ecology of free-living aquatic nematodes // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1987. – Vol. 35. – P. 187–196.

Jin D. (Chin T.G.), Cheng Z.L.J., Liu Sh. Marine benthic diatoms in China // China Ocean Press Beijing Springer Verlag: Berlin, Heidelberg, N.Y., Tokio, 1985. – Vol. 1. – 309 p.

Jones J.G. A method for observation and enumeration of epilithic algae directly on the surface of stones // Oecologia (Berl.). – 1974. – Vol. 16. – P. 1–8.

Jonge 1984 ;

Joseph M.M., Joseph S. Interstitial euglenoids and diatoms causing colouration of Mangalore beach sand during low tides // Indian J. Mar. Sci. – 1977. – Vol. 6, N 2. – P. 179–180.

Identifying marine phytoplankton / Ed. C.R. Tomas. – San Diego etc.: Acad. Press, 1997. – 858 p.

Intercalibration and Distribution of Diatom Species in the Baltic Sea / Ed. Snoeijjs P.J. – Vol. 1. – Opulus Press, Uppsala, 1993.

- Intercalibration and Distribution of Diatom Species in the Baltic Sea / Eds. P.J. Snoeijis & S. Vilbaste. – Vol. 2. – Opulus Press, Uppsala, 1994.
- Intercalibration and Distribution of Diatom Species in the Baltic Sea / Eds. P.J. Snoeijis & M. Potapova. – Vol. 3. – Opulus Press, Uppsala, 1995.
- Intercalibration and Distribution of Diatom Species in the Baltic Sea / Eds. P.J. Snoeijis & J. Kasperoviciene. – Vol. 4. – Opulus Press, Uppsala, 1996.
- Intercalibration and Distribution of Diatom Species in the Baltic Sea / Eds. P.J. Snoeijis & J. Balashova. – Vol. 5. – Opulus Press, Uppsala, 1998.
- International Code of Botanical Nomenclature. Sixteenth International Botanical Congress (St Louis Missouri, July-August 1999). – Regnum Vegetabile 131. – Koeltz Scientific Books, Königstein, 2000.
- Kaczmarek I., Davidovich N.A., Ehrman J.M. Sex cells and reproduction in the diatom *Nitzschia longissima* (Bacillariophyta): discovery of siliceous scales in gamete cell walls and novel elements of the perizonium // *Phycologia*. – 2007. – Vol. 46, N 6. – P. 726–737.
- Karayeva N.I. Bacillariophyta in Caspian Sea // *Альгология*. – 1999. – Т. 9, N 2. – С. 54.
- Kawecka B. Ecology of snow algae // *Pol. Polar Res.* – 1986. – Vol. 7, N 4. – P. 407–415.
- Kepkay P.E., Jellett J.E., Niven S.E.H. Respiration and carbon-to-nitrogen ratio of a phytoplankton bloom // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1997. – N 150. – P. 249–261.
- Kirschtel D. BIOVOL the program. – 1996 <http://www.msu.edu/~kirschte/biovol/>
- Kmet T. Why phytoplankton prefers ammonium to nitrate – explanation by mathematical model // *Biologia (CSSR)*. – 1987. – Vol. 42, N 7. – P. 687–693.
- Kociolek J.P., Wynné M.J. Observations on *Navicula thalloses* (Bacillariophyceae), a blade-forming diatom from the Bering Sea // *J. Phycol.* – 1988. – Vol. 24, N 3. – P. 439–441.
- Komárek J., Anagnostidis K. Modern approach to the classification system of cyanophytes. 2. Chroococcales // *Arch. Hydrobiol. Algolog. Stud.* – 1986. – Vol. 43. – P. 157–226.
- Koray T., Gokpinar S., Yurga L., Turkoglu M., Polat S. (7-th Apr. 1999): Microplankton species of Turkish Seas. <http://bornova.ege.edu.tr/~korayt/plankweb/chklists.html>
- Koukaras K., Nikoladis G. Dinophysis blooms in Greek coastal waters (Thermaikos Gulf, NW Aegean Sea) // *J. Plank. Res.* – 2004. – Vol. 26, N 4. – P. 445–457.
- Kumar C.R. Auxospore Formation in Species of the Marine Diatom *Licmophora* Agardh // *Veroff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.* – 1978a. – N 17. – S. 15–20.
- Kumar C.R. Physiology of Infection of the Marine Diatom *Licmophora* by the Fungus *Ectrogella perforans* // *Veroff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.* – 1978b. – Vol. 17. – S. 1–14.
- Kumar C.R. Resistance mechanism in the marine diatom *Licmophora* against infection by the fungus *Ectrogella* // *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.* – 1983. – Vol. 19, N 2. – P. 185–190.
- Kumar H.D., Gorham P.R. Effects of acridine dyes and other substances on growth, lysis and toxicity of *Anabaena flos-aque* NRC-44-1 // *Biochem. and Physiol. Pflanz.* – 1975. – Vol. 167, N 6. – P. 473–487.

Kuylenstierna M. Benthic Algal Vegetation in the Nordre Älv Estuary (Swedish West Coast): Dissert. Vol. 1–2. Göteborg, Sweden, 1989–1990. – 244 p.

Lane, C.E., Mayes, C., Druehl, L.D. & Saunders, G.W. A multi-gene molecular investigation of the kelp (Laminariales, Phaeophyceae) supports substantial taxonomic reorganization // *Journ. of Phycology*. – 2006. – Vol. 42. – P. 493–512.

Le Campion-Alsumard T., Golubic S., Pantazidou A. On the endolithic genus *Solentia* Ercegovic (Cyanophyta / Cyanobacteria) // *Algological Studies*. – 1996. – Vol. 83. – P. 108–127.

Leach J.H. Epibenthic algal production in an intertidal mudflat // *Limnol. Oceanogr.* – 1970. – Vol. 15. – P. 514–521.

Lee J.J., McEnery M.E., Kennedy E.M. Rubin A nutritional analysis of a sublittoral diatom assemblage epiphytic on *Enteromorpha* from a Long Island salt marsh // *J. Phycol.* – 1975. – Vol. 11. – P. 14–49.

Leighfield T., Vershinin A., Moruchkov A. et al. Identification of *Prorocentrum lima* and okadaic acid in the Black Sea: Proc. 10-th Intern. Confer. on Harmful Algae Blooms, 2002: St. Petersburg, Florida, 2002. – P. 39–40.

Lembeye G., Campodonico I. First recorded bloom of the dinoflagellate *Prorocentrum micans* Ehr. in South-Central Chile // *Bot. Mar.* – 1984. – Vol. 27, Fasc. N 10. – P. 491–493.

Levkov Z. *Amphora* sensu lato. – Diatoms of Europe: Diatoms of the European Inland Waters and Comparable Habitats / Ed. H. Lange-Bertalot. – A.R.G. Gantner Verlag K.G., 2009. – Vol. 5. – P. 5–916.

Lewin J.C. Heterotrophy in marine diatoms // *J. Gen. Microbiol.* – 1953. – Vol. 9. – P. 305–313.

Lewin J.C., Guillard R.R.L. Diatoms // *Ann. Rev. Microbiol.* – 1963. – Vol. 17. – P. 373–414.

Lewin J.C., Helluebus J.A. Heterotrophic nutrition of the marine pennate diatom *Nitzschia angularis* var. *affinis* // *Mar. Biol.* – 1976. – Vol. 36. – P. 313–320.

Lewin J.C., Lewin R.A. Auxotrophy and heterotrophy in marine littoral diatoms // *Can. J. Microbiol.* – 1960. – Vol. 6. – P. 127–134.

Licot M. Silica et diatomées à la pointe Revellata (Calvi), de mars 1982 à janvier 1983 // *Rapp. et proc. verb. réun. commis. int. explor. sci. mer Mediterr.* – Monaco. – 1985. – T. 29, N 9. – P. 129–130.

Ligowski R. Sea ice microalgae community of the floating ice in the Admiralty Bay (South Shetland Islands) // *Pol. Polar Res.* – 1987. – Vol. 8, N 4. – P. 367–380.

Lobban C.S. Colony and frustule morphology of three tube-dwelling diatoms from Eastern Canada // *J. Phycol.* – 1983. – Vol. 19, N 3. – P. 281–289.

Lobban C.S. Environmental factors, plant responses, and colony growth in relation to tube-dwelling diatom blooms in the Bay of Fundy, Canada, with a review of the biology of tube-dwelling diatom // *Diatom Res.* – 1989. – Vol. 4, N 1. – P. 89–109.

Lobban C.S. Marine tube-dwelling diatoms of Pacific coast of North America. II. *Navicula* subg. *Navicula* and a key to the tube-dwelling diatoms of the region // *Can. J. Bot.* – 1990. – Vol. 68, N 4. – P. 707–712.

Lopez G.R., Levinton H.S. The availability of microorganisms attached to sediment particles as food for *Hydrobia ventosa* Montagu (Gastropoda: Prosobranchia) // *Oecologia*. – 1978. – Vol. 32, N 3. – P. 263–275.

Luchini L. Etude qualitative et quantitative d'une population de diatomees du microphytobentos epilithique (Anse des Cuivres, Marseille) // Tethys. – 1971. – Vol. 3, N 3. – P. 459–505.

Luchini L. Etude des populations de diatomees developpees sur des substrats artificiels et naturels // Tethys. – 1974. – Vol. 6, N 4. – P. 681–688.

Lundholm N., Moestrup Ø., Hasle G.R., Hoef-Emden K. A study of the *Pseudonitzschia pseudodelicatissima/cuspidata* complex (Bacillariophyceae): what is *P. pseudodelicatissima*? // J. Phycol. – 2003. – Vol. 39. – P. 797–813.

Ma J.C.W., Jeffrey L.M. Description and comparison of a new cleaning method of diatom frustules for light and electron microscope studies // J. Microsc. – 1978. – Vol. 112, N 2. – P. 235–238.

MacIntyre H.L., Geider R.J., Miller D.C. Microphytobenthos: The ecological role of the "secret garden" of unvegetated, shallow-water marine habitats. 1. Distribution, abundance and primary production // Marine and estuarine shallow water science and management. – 1996. –

Maillard R. Diatomees d'eau douce du Mali, Afrique // Bull. du museum national d'histoire Naturelle. – 1977. – Vol. 3, N 443. – P. 17–45.

Main S.P., McIntire C.D. The Distribution of Epiphytic Diatoms in Yaquina Estuary, Oregon // Bot. Mar. – 1974. – Vol. XVII, N 2. – P. 88–99.

Mann A. Marine diatoms of the Philippine Islands // U.S. Nat. Museum. Bull. – 1925. – Vol. 100, N 6. – 182 p.

Mann D.G., Droop S.J.M. Biodiversity, biogeography and conservation of diatoms // Hydrobiologia. – 1996. – Vol. 336. – P. 19–32.

Maranda L., Wang R., Masuda K., Shimuzu Y. Investigation of the source of domoic acid in mussels // Toxic marine phytoplankton. New York: Elsevier, 1990. – P. 300–304.

Mare M.F. A study of a marine benthic community with special reference to the micro-organisms // J. Mar. Biol. Ass. U. K. – 1942. – Vol. 25, N 3. – P. 517–554.

Marles R.S. Community structure of diatoms epiphytic on pneumatophores of the black mangrove, *Avicennia germinans*, in a Louisiana salt marsh // Gulf Res. Repts. – 1983. – Vol. 7, N 3. – P. 255–259.

Marles R.S. A preliminary checklist of epiphytic and marine diatoms of Louisiana // Gulf Res. Repts. – 1984. – Vol. 7, N 4. – P. 385–388.

Marshall N., Oviatt A., Skauen D.M. Productivity of the benthic microflora of shoal estuarine environments in southern New England // Int. Rev. Ges. Hydrobiol. – 1971. – Vol. 56, N 6. – P. 947–956.

Martin J.L., Haya K., Burrige L.E., Wildish D.J. *Nitzschia pseudodelicatissima* – a source of domoic acid in the Bay of Fundy, eastern Canada // Mar. Ecol. Progr. Ser. – 1990. – Vol. 67. – P. 177–182.

Martines-Goss M.R. A Checklist of *Nitzschia* and *Triblionella* (class Bacillariophyceae) of the Philippines // Phil. J. Sci. – 1995. – Vol. 124, N 1. – P. 75–99.

Martines-Goss M.R. A Checklist of *Navicula* (Class Bacillariophyceae) of the Philippines // Sci. Diliman – 2001. – Vol. 13, N 1. – P. 1–32.

Matheke G.E., Horner R. Primary productivity of the benthic microalgae in the Chukchi Sea near Darrow, Alaska // J. Fish. Res. Bd. Can. – 1974. – Vol. 31, N 11. – P. 1779–1786.

Mazzella L., Cinelli F., Fresi E., Ponticelli M.P. Ricerche sui popolamenti bentonici di substrato duro del porto di Ischia. Intralitorale fotofilo: II Microflora a diatomee // Giorn. Bot. Ital. – 1978. – Vol. 112, N 1–2. – P. 13–27.

McGee D.K. Morphologic comparisons of shallow and deepwater benthic marine diatoms of Onslow Bay, North Carolina // A Thesis Submitted to the Univ. of North Carolina at Wilmington in Partial Fulfillment of the Requirements for the Degree of Master of Science, 2005. – Vol. 19, N 2A. – P. 186–201.

McIntire C.D., Overton W.S. Distributional patterns in assemblages of attached diatoms from Yaquina estuary, Oregon // Ecology. – 1971. – Vol. 52, N 5. – P. 758–777.

McIntire C.D., Wulff B.L. A laboratory method for the study of marine benthic diatoms // Limnol. and Oceanogr. – 1969. – Vol. 14, N 5. – P. 667–678.

McLachlan A., Lewin J. Observations on Surf phytoplankton blooms along the coasts of South Africa // Bot. Mar. – 1981. – Vol. 24, N 10. – P. 553–557.

Medlin L.K. Effects of grazers on epiphytic diatom communities: 6-th Diatom Symposium. – 1980. – P. 399 – 412.

Medlin L.K., Wilson W.B. Effects of temperature and salinity on the growth of the benthic diatom *Nitzschia ovalis* Arnott (Bacillariophyceae) // Contributions in Marine Science. – 1979. – Vol. 22. – P. 127–136.

Miller D.C., Geider R.J., MacIntyre H.L. Microphytobenthos: The ecological role of the "secret garden" of unvegetated, shallow-water marine habitats. 2. Role in sediment stability and shallow-water food webs // Marine and estuarine shallow water science and management. – 1996. – Vol. 19, N 2A. – P. 202–212.

Mizuno M. On the tube-dwelling diatom *Berkeleya rutillans* (Trentepohl) Grun. // Bull. Japan Soc. Phycol. – 1977. – Vol. 25. – P. 143–149.

Mizuno M., Okuda K. Seasonal change in the distribution of cell size of *Cocconeis scutellum* var. *ornata* (Bacillariophyceae) in relation to growth and sexual reproduction // J. Phycol. – 1985. – Vol. 21, N 4. – P. 547–553.

Moncheva S., Petrova-Karadjova V., Palazov A. Harmful algal blooms along the Bulgarian Black Sea coast and possible patterns of fish and zoobenthic mortalities // Harmful Marine Algal Blooms / Eds P. Lassus, G. Azul, E. Erard et al. Paris: UNESCO, 1995. – P. 193–298.

Montesanto B., Ziller S., Coste M. Diatomees epilithiques et qualite biologique des ruisseaux du Mont Stratonikon, Chalkidiki (Greece) // Cryptogamie-Algologie. – 1999a. – Vol. 20, N 3. – P. 235–251.

Montesanto B., Ziller S., Panayotidis P. Marine microphytobenthos biomass and productivity in coastal areas: The case of Thermaikos Gulf, Eastern Mediterranean, Greece // Fresenius Environm. Bull. – 1999b. – Vol. 8, N 11/12. – P. 699–708.

Musra J.N. A systematic account of some littoral marine diatoms from the coast of India // Bombay. Nat. Hist. Soc. Journ. – 1956. – Vol. 53, N 3. – P. 536–568.

Navarro J.N. A survey of the Marine Diatoms of Puerto Rico. VI. Suborder Raphidineae: Family Naviculaceae (Genera Haslea, Mastogloia and Navicula) // Bot. Mar. – 1983. – Vol. XXVI. – P. 119–136.

Nicotri M.E. Grazing effects of four marine intertidal Herbivores on the microflora // Ecology. – 1977. – Vol. 58, N 5. – P. 1020–1032.

Nielsen S.E. The production of antibiotics by plankton algae and its effect upon bacterial activities in the sea // Deep-Sea. Res. – 1955 – Suppl. 3. – P. 281–286.

Ohgai M., Matsui T., Okuda T., Tsukahara H. Fine structure of adhesive parts of diatoms (*Bacillariaceae*) and adhesive mechanism // J. Shimonoseki Univ. Fish. – 1984a. – Vol. 33, N 1. – P. 27–35.

Ohgai M., Tsukahara H., Matsui T., Nakajima K. *Licmophora abbreviata* Agardh. and *L. paradoxa* (Lyngbye.) Agardh in vitro // Bull. Jap. Sci. Fish. – 1984b. – Vol. 50, N 7. – P. 1157–1163.

Oshite K. On diatoms found in bottom-deposits of Mutsu Bay // J. Geol. Soc. Japan. – 1954. – Vol. 60, N 704. – P. 202–211.

Paasche E., Kristiansen S. Silicon and ecology of marine plankton diatoms. II. Silicate-uptake kinetics in five diatom species // Mar. Biol. – 1973. – Vol. 19, N 3. – P. 262–269.

Paddock T.B.B., Sims P.A. Observations on the marine diatom genus *Auricula* and two new genera, *Undatella* and *Proboscidea* // Bacillaria. – 1980, 3. – P. 161–169.

Paine R.T. The Pisaster – Tegula interaction: Prey patches, predator food preference, and intertidal community structure // Ecology 1971. – Vol. 50. – P. 950–961.

Palmisano A.C., Sullivan C.W. Physiology of sea ice diatoms: 1. Response of three polar diatoms to a simulated summer-winter transition // J. Phycol. – 1982. – Vol. 18, N 4. – P. 489–498.

Palmisano A.C., Sullivan C.W. Sea-ice microbial communities (SIMCO). 1. Distribution, abundance and primary production of ice microalgae in McMurdo sound, Antarctica in 1980 // Polar Biol. – 1983. – Vol. 2, N 3. – P. 171–177.

Pamatmat M.M. Ecology and metabolism of a benthic community on an intertidal sandflat // Int. Rev. Gesamt. Hydrobiol. – 1968. – Vol. 53, N 2. – P. 211–298.

Panayotidis P., Feretopoulou J., Montesanto B. Benthic vegetation as ecological quality descriptor in an eastern Mediterranean coastal area (Kalloni Bay, Aegean Sea, Greece) // Estuarine, Coastal and Shelf-Science. – 1999. – Vol. 48. – P. 205–214.

Patrick R., Reimer C.W. The United States. – Exclusive of Alaska and Hawaii. Vol. 1. – ANS of Philadelphia, 1966. – 688 p.

Patrick R., Reimer C.W. The United States. – Exclusive of Alaska and Hawaii. Vol. 2, Part 1. – ANS of Philadelphia, 1975. – 213 p.

Pavillard J. Bacillariales. T. 4. // Rep. Danish oceanographical expeditions 1908 – 1910 to the Mediterranean and adjacent seas. – 1925. – Vol. 2. – 72 p.

Peragallo H., Peragallo M. Diatomees marines de France et des districts maritimes voisins. – Grezsur.: Loing., 1897–1908. – 491 s.

Pielou E.C. The measurement of diversity in different types of biological collections // J. Theoret. Biol. – 1966. – Vol. 10. – P. 370–383.

Pinto J.S., Silva E.S. The toxicity of *Cardium edule* L. its possible relation to the dinoflagellate *Prorocentrum micans* Ehr. // Notas Est. Inst. Biol. Mar. – 1956. – Vol. 12. – P. 1–20.

Plante M.R. Aperçu sur les peuplements des Diatomees benthiques de quelques substrats meubles du Golfe de Marseille // Recueil. Trav. Stat. Mar. Endoume. – 1966. – Vol. 40, N 56. – P. 83–101.

Plante-Cuny M.R. Recherches sur la distribution qualitative et quantitative des diatomees benthiques de certains fonds meubles du Golfe de Marseille // Recueil. Trav. Stat. Mar. Endoume. – 1969. – Vol. 61, N 45. – P. 87–197.

Plante-Cuny M.R. Recherches sur la production primaire benthique en milieu marin tropical. 1 Variations de la production primaire et des teneurs en pigments

photosynthétiques sur quelques fonds sableux. Valeur des résultats obtenus par la méthode du ^{14}C // Cah. O.R.S.T.O.M. Ser. Oceanogr. – 1973. – Vol. 11(3). – P. 317–348.

Plante-Cuny M.R. Pigment photosynthétiques et production primaire des fonds meubles nutritifs d'une région tropicale (Nose-Be, Madagascar) // J. Res. Oceanogr. – 1978. – Vol. 3, N 1. – P. 1–14.

Plante-Cuny M.R. La chlorophylle «a» fonctionnelle dans les substrats meubles marins, indice de la biomasse du microphytobenthos // Rapp. et proc-verb. reun. Commis. Int. explor. Sci. Mer. Mediterr. Monaco. – 1979. – Vol. 25–26, N 4. – 285–290.

Plante-Cuny M.R. Microphytobenthos de substrats meubles, chlorophylle “a” et production primaire // Production primaire et secondaire colloque Franco-Sovietique-Marseille, 1980. – T. IV, N 10. – P. 153–170.

Plante-Cuny M.R., Bodoy A. Relations trophiques entre microphytes benthiques ou planctoniques et mollusques bivalves endogés // Prod. et Relat. Trophiques dans les Ecosystèmes marins. – 1987. – P. 157–169.

Plante-Cuny M.R., Plante-Cuny J., Reys P. Photosynthetic pigments of sandy sediments on the north Mediterranean coast: their spatial distribution and its effect on sampling strategies // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1986. – Vol. 34. – P. 133–141.

Polar Marine Diatoms / Eds L.K. Medlin, J. Priddle. – British Antarctic Survey. – Cambridge: Natural Environmental Council, 1990. – 214 p.

Potentially Harmful Microalgae of the Western Indian Ocean // A Guide based on a preliminary survey, IOC, Manuals and Guides. N 41. – UNESCO, 2001. – 105 p.

Poulin M., Cardinal A. Sea-ice diatoms from Manitousuk Sound, southeastern Hudson Bay (Quebec, Canada). II. Naviculaceae, genus *Navicula* // Can. J. Bot. – 1982. – Vol. 60, N 12. – P. 2825–2845.

Poulin M., Cardinal A. Sea-ice diatoms from Manitousuk Sound, southeastern Hudson Bay (Quebec, Canada). III. Cymbelaceae, Entomoneidaceae, Gomphonemataceae, and Nitzschiaceae // Can. J. Bot. – 1983. – Vol. 61, N 1. – P. 107–118.

Procopiak L.K., Fernandes L.F., Moreira F.H. Marine and estuarine diatoms (Bacillariophyta) from Parana, southern Brazil: check-list with emphasis on harmful species // Biota Neotrop. – 2006. – Vol. 6, N 3. – P. 3–28.

Pryogle P.A., Lowe R.L. Sampling and interrelation of epilithic lotic diatom communities // Meth. and Meas. Periphyton commun.: Rev. Philadelphia, Pa. – 1979. – P. 77–89.

Rampi L. Diatomees del Mer Ligure presso S. Remo // Atti. Soc. Ital. Sci. Nat. – 1931. – Vol. 77. – P. 355–366.

Red Tide Organisms in Japan. An illustrated Taxonomic Guide / Eds. Y. Fukuyo, H. Takano, M. Chihara, K. Matsuoka. U. Rokakuho: Tokyo, Japan, 1990. 430 p.

Rhodes L. La chlorophylle «a» dans un sédiment estuarien de Bretagne Nord // Ann. inst. – Oceanogr. – 1982. – Vol. 58, N 2. – P. 185–203.

Rhodes L., White D., Syhre M., Atkinson M. *Pseudonitzschia* species isolated from New Zealand coastal waters: domoic acid production in vitro and links to shellfish toxicity // Harmful and toxic algal blooms / Eds. T. Yasumoto, Y. Oshima, Y. Fukuyo. Paris: IOC of UNESCO, 1996. – P. 155–158.

Riaux C. Structure d'un peuplement estuarien de diatomees epipeliques du Nord-Finistere // Oceanologia Acta. – 1983. – Vol. 6, N 2. – P. 173–183.

Riaux C., Germain H. Peuplement estuarien de diatomées épipéliques d'une slikke de Bretagne Nord. Importance relative du genre *Cocconeis* Ehr. // Cryptofamie. Algol. – 1980. – Vol. 1, N 4. – P. 265–279.

Richardson K., Beardall J., Raven J.A. Adaptation of unicellular algae to irradiance: an analysis of strategies // *New Phytol.* – 1983. – Vol. 93, N 2. – P. 157–191.

Riedl R. Fauna und Flora der Adria. – 1963. – 200 p.

Riggio S., Mazzola A. Preliminary data on the fouling communities of the harbour of Palermo (Sicily) // *Arch. Oceanogr. Limnol.* – 1976. – Vol. 18, N 3. – P. 141–151.

Rivkin R.B., Putt M. Heterotrophy and photoheterotrophy by Antarctic microalgae: light-dependent incorporation of amino acids and glucose // *J. Phycol.* – 1987. – Vol. 23, N 3. – P. 442–452.

Romeyn K., Bouwman L.A. Food selection and consumption by estuarine nematodes // *Hydrobiol. Bull.* – 1983. – 17, N 2. – P. 103–109.

Round F.E. Benthic marine diatoms // *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* – 1971. – Vol. 9. – P. 83–139.

Round F.E. A diatom assemblage living below the surface of intertidal sandflats // *Mar. Biol.* – 1979. – Vol. 54, N 3. – P. 219–223.

Round F.E. A review and methods for the use of epilithic diatoms for monitoring changes in river water quality. – London: HMSO, 1993. – 63 p.

Round F.E., Crawford R.M., Mann D.G. The Diatoms. Biology and morphology of the genera. – Cambridge: Cambridge University, 1990. – 747 p.

Ryabushko L.I. The role of diatoms in estimation of environment quality in the system of Koktebel (Crimea) biological ponds and sewages: Abstr. of V Inter. of Diatom Workshop [«Diatom – indicators of changes of environment and climate»], (Irkutsk, 16–20 March 1993). – Irkutsk, 1993. – P.119–120.

Ryabushko L.I. Fouling diatoms on the benthic plants of the Black Sea by cape Omega // *Hydrobiologia.* – 1996. – Vol. 2, N 2. – P. 15–22.

Ryabushko L.I. Demography of the diatom populations *Striatella unipunctata* from different biotopes: Abstr. of Sixth Intern. Phycol. Congr. (Leiden, The Netherlands, 9-16 Aug. 1997) // *Phycologia.* – 1997. – Vol. 36, N 4, Suppl. – P. 364.

Ryabushko L.I. The influence of hydrothermal vents on the microphytobenthos composition of marine volcano Ushishir (Kurile Islands): Program & Abstr. EMBS³³ Symp. (Wilhelmshaven, 07–11 Sept. 1998). – Wilhelmshaven, Germany, 1998. – P. 33.

Ryabushko L.I. Comparative analysis of composition and spatial distribution of the bottom microalgae of the Aegean Sea and Black Sea: Abstr. Conf. Oceanography of the Eastern Mediterranean and Black Sea [“Similarities and differences of two interconnected basins”], (Athens, Greece, 23–26 Febr. 1999). – Athens, 1999. – P. 33–34.

Ryabushko L.I. Comparative analysis of composition and spatial distribution of the bottom microalgae of the Aegean Sea and Black Sea // EUR-19302 Oceanography of the Eastern Mediterranean and Black Sea. Scientific Report Intern. Conf. / Eds E.Th.Balopoulos et al.). – Luxembourg: Office for Official Publications of the EC, 2000a. – P. 61–62.

Ryabushko L.I. The autecology of pennate diatoms *Licmophora* spp.: Abstr. 16-th Intern. Diatom Symposium (Athens, 25–27 Aug. 2000; Aegean Islands, 28 Aug. - 1 Sept. 2000). – Athens (Greece): Univ. of Athens, 2000b. – P. 125.

Ryabushko L.I. Biodiversity of the toxic and potentially harmful algae of the Black and the Azov Seas: PIM 30 th [«A year after Johannesburg. Ocean governance and sustainable development: Ocean and coasts – a glimpse into the future»], (Kiev, Ukraine 27th to 30th Oct. 2003). – Sevastopol: EKOSI–Gidrofizica. – 2004. – P. 163–170.

Ryabushko L.I., Kozintsev A.F. Distribution of diatoms on the shells of Black Sea mussels *Mytilus galloprovincialis* Lam. depending on age of the mussels // Intern. J. on Algae. – 2003. – Vol. 5, N 1. – P. 18–25.

Ryabushko L.I., Ryabushko V.I. Communities of diatoms on the shells of mollusks of the genus *Mytilus* L. // Intern. J. on Algae. – 2000. – Vol. 2, N 2. – P. 15–22.

Ryabushko V.I., Aleyev M.Y., Ryabushko L.I., Chubchikova I.N. Microphytobenthos growth limitation type as bioindicator of the shallow waters rocky bottoms natural environment quality at the Crimean southern coast biotope: Proc. of the PIM-30 Sci. Conf. [«A year after Johannesburg. Ocean governance and sustainable development: Ocean and coasts – a glimpse into the future»], (Kiev, 27–30 Oct. 2003). – Kiev, 2003. – P. 21–22.

Ryabushko V.I., Aleyev M.Y., Ryabushko L.I., Chubchikova I.N. Microphytobenthos community productive characteristics and their use for bioindication of marine natural environment quality in the southern coast shallow waters rocky bottom biotope of the Crimea region // A year after Johannesburg. Ocean governance and sustainable development: Ocean and coasts – a glimpse into the future (Kiev, Ukraine 27th to 30th Octob. 2003). – Sevastopol: EKOSI–Gidrofizica. – 2004. – P. 170–182.

Sabancı F.Ç. Contributions to the knowledge of algal flora of Homa Lagoon (Aegean Sea, Turkey) // J. Black Sea/Mediterranean Environment. – 2010. – Vol. 16, N 3. – P. 311–327.

Saks N.M. Primary production and heterotrophy of a pennate and a centric salt marsh diatom // Mar. Biol. – 1983. – Vol. 76, N 3. – P. 241–246.

Shannon C.E. A mathematical theory of communication // Bell. Syst. Techn. – J. 1948. – N 27. – P. 379–423.

Shannon C.E., Weaver W. The mathematical theory of communication. – Urbana: Univer. of Illinois Press, 1949. – 117 p.

Silva P.C., Basson R.W., Moe R.L. Catalogue of the Benthic Marine Algae of the Indian Ocean. – Univer. of California, 1996. – Vol. 79. – 1263 p.

Siqueiros Beltrones D.A., Ibarra-Obando S.E. Lista florística de las diatomeas epifitas de *Zostera marina* en Bahía Falsa, San Quintin B.C. // Cienc. Mar. – 1985. – Vol. 11, N 3 – P. 21–67.

Siqueiros Beltrones D.A., Morzaria Luna H. New records of marine benthic diatoms for the north-western Mexican region // Océánides. – 1999. – Vol. 14, N 2. – P. 89–95.

Siqueiros Beltrones D.A., López Fuerte F.O. Epiphytic diatoms associated with red mangrove (*Rhizophora mangle*) prop roots in Bahía Magdalena, Baja California Sur, Mexico // Rev. Biol. Trop. – 2006. – Vol. 54, N 2. – P. 287–297.

Skolka H., Petran A. Un caz interesant de colorare a apei superficiale Mării Negre // St. cerc. biol. ser. Biol. anim. – 1960. – Vol. 12, № 2. – P. 175–180

Skvortzow B.W. On some marine diatoms from Siberian shore of Japanese sea // Bot. Magaz. – 1929. – Vol. XLIII, N 506. – P.125–138.

Skvortzow B.W. Marine diatoms from the Kanazawa oyster experimental station of Japan // Philippine J. Sci. – 1932a. – Vol. 47, N 1. – P. 119–126.

- Skvortzow B.W. Marine diatoms from *formosa striat* // Philippine J. Sci. – 1932b. – Vol. 47, N 1. – P. 151–160.
- Skvortzow B.W. Marine littoral diatoms from environs of Vladivostok // Philippine J. Sci. – 1932c. – Vol. 47, N 2. – P. 129–148.
- Skvortzow B.W. Diatoms from the bottom of the sea of Japan // Philippine J. Sci. – 1932d. – Vol. 47, N 2. – P. 265–274.
- Sladeček V. Diatoms as indicators of organic pollution // Acta Hydrochem. Hydrobiol. – 1986. – Vol. 14, N 5. – P. 555–566.
- Sloth N.P., Riemann B., Nielsen L.P., Blackburn T.H. Resilience of pelagic and benthic microbial communities to sediment resuspension in a coastal ecosystem, Knebel Vig, Denmark // Estuarine Coastal & Shelf Science. – 1996. – Vol. 42, N 4. – P. 405–415.
- Smetacek V.S. Role of sinking in diatom life-history cycles: ecological evolutionary and geological significance // Mar. Biol. – 1985. – Vol. 84. – P. 239–251.
- Smith A.J., Robertson B.L., Du Preez D.R. Influence of ammonium N-pulse concentrations and frequency, tank condition and nitrogen starvation on growth rate and biochemical composition of *Gracilaria gracilis* // J. Appl. Phycol. – 1997. – Vol. 8, N 6. – P. 473–481.
- Smith B.D., Cabot E.L., Foreman R.E. Sea-weed detritus versus benthic diatoms as important food resources for two dominant subtidal gastropods // J. Experim. Mar. Biol. & Ecol. – 1985. – Vol. 92, N 2. – P. 143–156.
- Smith S.V. Phosphorus versus nitrogen limitation in the marine environment // Limnol. & Oceanogr. – 1984. – Vol. 29, N 6. – P. 1149–1160.
- Smith S.V., J.T. Hollibaugh Coastal metabolism and the oceanic carbon balance // Rev. Geophys. – 1993. – Vol. 31. – P. 75–89.
- Smith S.V., MacKenzie F.T. The Ocean as a net heterotrophic system: implications from the carbon biogeochemical cycle // Global Biogeochem. Cycles. – 1987. – N 1. – P. 547–562.
- Smith W.F. A Synopsis of the British Diatomaceae. – London, 1853. – Vol. 1. – 89 p.
- Smith W.F. A Synopsis of the British Diatomaceae. – London, 1856. – Vol. 2. – 107 p.
- Snoeijs P.J. Effects of cooling water discharge on the structure and dynamic of epilithic algal community in the northern Baltic Sea / P.J. Snoeijs, I.C. Prentice // Hydrobiologia – 1989. – Vol. 184. – P. 99–123.
- Snoeijs P.J., Kautsky U. Effects of ice-break on the structure and dynamics of a benthic diatom community in the northern Baltic Sea // Bot. Mar. – 1989. – Vol. 32, N 6. – P. 405–415.
- Sommer H., Meyer K.F. Paralytic shellfish poisoning // Arch. Pathol. – 1937. – Vol. 24. – P. 560–568.
- Sørensen T. A new method of establishing group of equal amplitude in plant sociology based on similarity of a species content and its application to analysis of the vegetation on Danish commons // Kgl. Dan. videnskab. selskab. biol. skr. – 1948. – Vol. 5, N 4. – S. 1–34.
- Sorokin Y.I. Production characteristics of the microflora, periphyton and phytoplankton of coral biocoenoses on Majuro Atoll (Marshall Islands) // Oceanology. – 1973. – Vol. 13. – P. 404–408.

Sournia A. Primary production of sand in the lagoon of an atoll and the role of foraminifera symbionts // *Mar. Biol.* – 1976. – Vol. 37, N 1. – P. 29–37.

Stachowitsch M., Fanuko N., Richter M. Mucus Aggregates in the Adriatic Sea: An Overview of Stages and Occurrences // *Mar. Ecol.* – 1990. – Vol. 11 (4). – P. 327–350.

Stockmayer S. Algae. Bacillarie in Handle-Mazzetti // *Ergebnisse einer botanischen Reise in das ontische Randgebirge in Sandschak Trapezund* // *Ann des K.K. Naturhistor. Hofmuseum.* 1909. – Bd. 23.

Sullivan C.W., Volcani B.E. Silicon in the Cellular Metabolism of Diatoms // *Silicon and Siliceous Struct. Biol. Syst. N.-Y. e. a.,* 1981. – C. 15–42.

Sundbäck K. Bentiska diatomeer i Öresund-några identifikations problem. – Diskussionsinlägg // *Rapp. Från diatome symp. (Lund, May 1981).* – Lund, 1982. – P. 103–105.

Sundbäck K. The epipsammic marine diatom *Opephora olsenii* Möller // *Diatom Research.* – 1987. – Vol. 2. – P. 241–249.

Taasen J.P., Evans R.A. The shallow-water soft-bottom benthos in Lindåspollene, Western Norway. Benthic marine diatoms. 1. The study area and main sampling program // *Sarsia.* – 1977. – Vol. 63, N 2. – P. 93–96.

Taasen J.P. The shallow-water soft-bottom benthos in Lindåspollene, Western Norway. Benthic marine diatoms // *Acta Bot. Fenn.* – 1979. – Vol. 86, N 110. – P. 213–218.

Taasen J.P., Høisaeter T. The shallow-water soft-bottom benthos in Lindåspollene, Western Norway. 4. Benthic marine diatoms, seasonal density fluctuations // *Sarsia.* – 1981. – Vol. 66, N 4. – P. 293–316.

Takano H. Epiphytic Diatoms upon Japanese agar sea-weeds // *Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab.* – 1961. – P. 269–274.

Takano H. Notes on Epiphytic Diatoms upon sea-weeds from Japan // *Lourn. of the Oceanogr. Soc. Japan.* – 1962. – Vol. 18, N 1. – P. 29–33.

Takano H. Notes on marine littoral diatoms from Japan // *Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab.* – 1964. – Vol. 39. – P. 13–20.

Takano H. Two *Licmophora* species fouling laver thalli // *Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab.* – 1987. – Vol. 123. – P. 51–55.

Tanaka N. The cell division rates of ten species of attaching diatoms in natural seawater // *Bul. Jap. Soc. Sci. Fish.* – 1984. – Vol. 50, N 6. – P. 969–972.

Thursby G.B., Davis J.S. Species composition and relative abundance of attached diatoms and other algae in the coastal waters adjacent to seahorse key, Florida // *Florida Sci.* – 1984. – 47 (2). – P. 130–140.

Todd E.C.D. Amnesic shellfish poisoning – a new seafood toxin syndrome // *Toxic marine phytoplankton / Eds Granéli E., Sundström B., Edler L., Anderson D.M. Elsevier Sci. Publ. Co., Inc., New York, 1990.* – P. 504–508.

Todd E.C.D. Amnesic shellfish poisoning – a review // *J. Food Protection.* – 1993. – Vol. 56. – P. 69–83.

Todd E.C.D., Kuiper-Goodman T., Watson-Wright W. et al. Recent illnesses from seafood toxins in Canada: paralytic, amnesic and diarrhetic shellfish poisoning // *Toxic Phytoplankton Blooms in the sea. Amsterdam etc.: Elsevier, 1993.* – P. 203–209.

Tomas C.R., Baden D.G. The influence of phosphorus source on the growth and cellular toxin content of the benthic dinoflagellate *Prorocentrum lima* // *Toxic*

phytoplankton blooms in the sea / Eds T.J. Smayda, Y. Shimizu. – New York: Elsevier Science, 1993. – P. 565–570.

Tomohiko K., Yoshachiro N., Reijiro H. Effects of bacterial films on diatom attachment in the initial phase of marine fouling // J. Oceanogr. Soc. Jap. – 1988. – Vol. 44, N 1. – P. 1–5.

Totti C., Cucchiari E., De Stefano M., Pennesi C. et al. Seasonal variations of epilithic diatoms on different hard substrates, in the northern Adriatic Sea // J. Mar. Biol. Ass. U.K. – 2007. – Vol. 87. – P. 649–658.

Totti C., De Stefano M., Fassa M. et al. Microphytobenthos // Mediterranean marine benthos: a manual of methods for its sampling and study. – Biologia Marina Mediterranea, II. – Suppl. 1. – 2004. – P. 247–266.

Trobajo R.P. Ecological analysis of periphytic diatoms in Mediterranean coastal wetlands (Empordà wetlands, NE Spain). – de GironaUniver., 2005. – 212 p.

Trobajo R.P., Cox E.J., Quintana X.D. The effects of some environmental variables on the morphology of *Nitzschia frustulum* (Bacillariophyta), in relation its use as a bioindicator // Nova Hedwigia. – 2004. – Vol. 79. – P. 433–445.

Ulanova A., Busse S., Snoeijs P. Coastal diatom-environment relationships in the Brackish Baltic Sea // Journal of Phycology. – 2009. – Vol. 45. – P. 54–68.

Underwood A.J. The vertical distribution and seasonal abundance of intertidal microalgae on a rocky shore in New South Wales // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 1984. – Vol. 78, N 3. – P. 199–200.

Underwood A.J., Jernakoff P. Interactions between algae and grazing gastropods in the structure of a low-shore algal community // Oecologia. – 1981. – Vol. 48. – P. 221–233.

Van Baalen C., O'Donnel R. Isolation and a growth of psychrophilic diatoms from the ice-edge in the Bering Sea // J. Gen. Microbial. – 1983. – Vol. 129, N 3. – P. 1019–1023.

Van Heurck H. Synopsis des Diatomees de Belgique. Atlas. Anvers, Edite' ParL' auteur. Ducaju et Cie. & J.F. Dieltjens, 1880–1885. – 132 pl.

Van Heurck H. Traité Des Diatomées. – Anvers: Édite aux de L'AUTEUR, 1899. – № 134. – 574 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. – Vol. 63, N 1. – P. 17–25.

Varela M. Catálogo florístico de las diatomeas bentónicas de las costas de Galicia // Collect. Bot. – 1982. – Vol. 13, N 2. – P. 987–996.

Vershinin A., Kamnev A. Harmful algae in Russian coastal waters // Harmful Algal Blooms 2000. – UNESCO Press, 2001. – P. 134–137.

Voight M. Notes sur quelques Diatomées appartenant au genre *Pseudobimantidium* // Vic et Milieu. Sér. A. Biol. Mar. – 1958. – Vol. 9. – P. 53–57.

Voight M. *Falcula* un nouveau genre de Diatomées de la Mediterranee // Rev. Algol. – 1960. – N 5. – P. 85–94.

Voight M. Some new and interesting *Mastogloia* from area Mediterranean and the Far East // Journ. of Royal Microscop. Society. – 1963. – Vol. 82, N 2. – P. 111–121.

Volcani B.E. Role of silicon in diatom metabolism and silicification: Proc. 40th Nobel. Symp. [«Biochem. Silicon. Relat. Probl.»], (Lidingo, 1977). – New York, London, 1978. – P. 177–204.

Watanabe T., Negoro R., Fukushima G., Kobayasi H. et al. Studies on the quantitative water quality estimation on freshwater pollution using diatom communities as the biological indicator // *Ann. Rep. Nissan Sci. Found.* – 1984. – Vol. 10. – P. 336–341.

Welker C., Sdrigotti E., Covelli S., Covelli J. Microphytobenthos in the Gulf of Trieste (northern Adriatic Sea); relationship with labile sedimentary organic matter and nutrients // *Estuarine, Coastal and Shelf Sci.* – 2002. – Vol. 55. – P. 259–273.

Witkowski A., Lange-Bertalot H., Metzeltin D. Diatom flora of marine coasts // *Iconographia Diatomologica*. Vol. 7: Diversity – Taxonomy – Identification / Ed. Lange-Bertalot H. – Ruggell, Köningstein: A.R.G. Gantner Verlag K.G., 2000. – 925 p.

Wolfstein K., Hartig P. The photosynthetic light dispensation system – application to microphytobenthic primary production measurements // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1998. – Vol. 166. – P. 63–71.

Wood E.J.F. Studies on Australian and New Zealand diatoms. IV // *Trans. Roy. Soc. N. Z.* – 1961. – Vol. 88, Part 4. – P. 669–698.

Zaika V.E. More remarks about primary production of benthic diatoms // *Production Primaire et Secondaire Colloq. Franco-Sovietique.* – Marssele, 1980. – T. IV, N 10. – P. 181–186.

Zalat A.A. Distribution and origin of diatoms in the bottom sediments of the Suez canal lakes and adjacent areas, Egypt // *Diat. Res.* – 2002. – Vol. 17, N 1. – p. 243–266.

Zanon V. Diatomee dello stagno di Palu (Rovigno). Correzioni ed aggiunte alla Florula diatomologica dell' Adriatico (IV Contributo) // *Thalassia.* – 1941. – Vol. 5, N 4. – P. 1–30.

Zanon V. Diatomee dele Isole Ponziane. Materiali per una Florula diatomologica del mare Tirreno // *Boll. Pesca Piscic. Idrobiol.* – 1947. – Vol. 2 N 3. – P. 36–53.

Zanon V. Diatomee marine di Sardegna e pugillo di alghe marine della stressa // *Boll. Pesca Piscic. Idrobiol.* – 1948. – Vol. 3, N 2. – P. 202–246.

**ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА
МИКРОФИТОБЕНТОСА ЧЁРНОГО МОРЯ.....**

Отдел **CYANOPROCARYOTA**

Класс Суанопhyceae

Порядок Synechococcales

Сем. Synechococcaceae

***Synechococcus* Nägeli 1849**

S. elongatus (Nägeli) Nägeli 1849

Класс Chroococcophyceae

Порядок Chroococcales Geitler

Сем. Chroococcaceae

***Microcystis* Kütz. ex Lemmerm. 1907**

M. aeruginosa (Kütz.) Kütz. 1846

M. pulvereae f. *pulvereae* (Wood) Forti emend. Elenkin

M. pulvereae f. *inserta* (Lemmerm.) Elenkin

***Aphanathece* (Nägeli) Elenkin 1934**

A. saxicola Nägeli

A. saxicola f. *nidulans* (Richel.) Elenkin

***Aphanocapsa* Nägeli 1849**

A. incerta (Lemmerm.) Cronberg et Komárek 1994

A. marina Hansg. ex Foslie 1890

***Gloeocapsa* Kütz. 1843**

G. lithophila (Erceg.) Hollerb.

G. punctata Nägeli 1849 ampl. Hollerb.

G. rupestris Kütz. 1845

G. turgida (Kütz.) Hollerb. 1938

G. varia (A. Braun) Hollerb.

***Gloeocapsopsis* Geitler ex Komárek 1993**

G. crepidinum (Thur.) Geitler ex Komárek 1993

***Gloethece* Nägeli 1849**

G. coerulea Geitler

G. confluens Nägeli 1849

G. palea (Kütz.) Nägeli 1949

***Gomphosphaeria* Kütz. 1836**

G. aponina Kütz. 1836

***Merismopedia* (Meyen) Elenkin 1934**

M. glauca (Ehrenb.) Kütz. 1845

M. glauca f. *mediterranea* (Nägeli) Collins 1910

M. elegans A. Braun ex Kütz. 1849

M. littoralis (Ørsted) Rabenh. 1865

***Pseudocapsa* Ercegovic, 1925**

P. sphaerica (Proschkina-Lavrenko) Kováčik 1988

Класс Chamaesiphonophyceae

Порядок Pleurocapsales Geitler

Сем. Hydrococcaceae

Pleurocapsa Thur. ex Hauck 1885

Pl. entophysaloides Setch. et Garden 1918

Pl. fuliginosa Hauck 1885

Hyella Bornet et Flahault 1888

H. balani Lehmann 1903

H. caespitosa Bornet et Flahault 1888 var. *caespitosa*

H. caespitosa var. *nitida* Batters 1896

H. caespitosa var. *spirorbicola* Hansg. 1892

Порядок Chroococcales

Сем. Xenococcaceae

Xenococcus Thur. ex Bornet et Thur. 1880

X. elenkinii Pogribnjak 1937

X. pallidus (Hansg.) Komárek et Anagn. 1995

X. schousboei Thur. ex Bornet et Thur. 1880

Класс Hormogoniophyceae

Порядок Oscillatoriales Elenkin

Сем. Oscillatoriaceae

Oscillatoria Vaucher ex Gomont 1892

O. bonnemaisonii (P. Crouan et H. Crouan) P. Crouan et H. Crouan ex Gomont 1892

O. margaritifera Kütz. ex Gomont 1892

Yonedaella Umezaki 1962

Y. lithophila (Erceg.) Umezaki 1962

Порядок Pseudanabaenales

Сем. Pseudanabaenaceae

Spirulina Turp. ex Gomont 1892

S. adriatica Hansg. 1890

S. meneghiniana (Zanard.) Zanrd. ex Gomont 1892

S. miniata Hauck 1878

S. tenuissima f. *tenuissima* Kütz. 1836

S. tenuissima f. *versicolor* (Cohn) Kossinsk. 1948

Phormidium Kütz. 1843

Ph. breve (Kütz. ex Gomont) Anagn. et Komárek 1988

Ph. gracile (Menegh. ex Gomont) Anagn. 2001

Ph. corallinae (Gomont ex Gomont) Anagn. et Komárek 1988

Ph. holdenii (Forti) Branco, Sant'Anna, Azevedo et Sormus 1997

Ph. hormoides Setch. et Gardner 1918

Ph. laetevirens (P. Crouan et H. Crouan ex Gomont) Anagn. et Komárek 1988

Ph. limosum (Dillwyn) P.C. Silva 1996

Ph. nigro-viride (Thw. ex Gomont) Anagn. et Komárek 1988

Ph. tambii (Woron.) Anagn. et Komárek 1988

Lyngbya C. Agardh ex Gomont 1892

L. aestuarii (Mert.) Liebm. ex Gomont 1892

- L. confervoides* C. Agardh 1824
L. epiphytica f. *calotrichicola* (Copeland) N. Kondrat.
L. semiplena (C. Agardh) J. Agardh 1842
L. sordida f. *maxima* Frémy 1934
L. sordida f. *sordida* (Zanard.) Gomont 1892

Сем. Pseudanabaenaceae

- Leptolyngbya*** Anagnostidis et Komárek 1988
L. angustissima (W. West et G.S. West) Anagn. et Komárek 1988
L. calotrichoides (Gomont) Anagn. et Komárek 1988
L. fontana (Kütz. ex Hansg.) Komárek 2001
L. fragilis (Menegh. ex Gomont) Anagn. et Komárek 1988
L. halophila (Hansg. ex Gomont) Anagn. et Komárek 1988
L. minuta (Lindst.) Anagn. et Komárek 1988
L. rivulariarum (Gomont) Anagn. et Komárek 1988
L. terebrans (Bornet et Flahault ex Gomont) Anagn. et Komárek 1988

Сем. Schizothrichaceae

- Schizothrix*** Kütz. ex Gomont 1892
S. lardacea (Ces.) Gomont 1892
S. septentrionalis Gomont 1892
Microcoleus Desm. 1823
M. chthonoplastes (Mertens) Zanardini ex Gomont 1840
M. confluens Setch. et Gardner 1918
M. tenerrimus f. *tenerrimus* Gomont 1892
M. tenerrimus f. *minor* Elenkin
Hydrocoleus Kütz. 1843
H. lyngbyaceus Kütz. 1849
Trichocoleus Anagn. 2001
T. tenerrimus (Gomont) Anagn. 2001

Порядок Nostocales (Borzi) Geitler

Сем. Nostocaceae

- Aphanizomenon*** A. Morrisson ex Bornet et Flahault 1888
A. flos-aquae (L.) Ralfs ex Bornet et Flahault 1888
Dolichospermum (Ralfs ex Bornet et Flahault) Wacklin,
Hoffmann et Komárek, 2009
D. spiroides (Kleb.) Wacklin, L. Hoffm. & Komárek 2009
Richelia J. Schmidt 1901
R. intracellularis J. Schmidt 1901

Сем. Rivulariaceae

- Calothrix*** C. Agardh ex Bornet et Flahault 1886
C. aeruginea var. *aeruginea* (Kütz.) Thur. 1875
C. aeruginea var. *abbreviata* Setch. et Gardner 1930
C. contarenii (Zanard.) Bornet et Flahault 1886
C. confervicola (Dillwyn) C. Agardh 1824
C. confervicola var. *mediterranea* Flahault ex Bornet et Flahault 1886

- C. crustacea* Schousboe et Thur. ex Bornet et Thur. 1876
C. fusca (Kütz.) Bornet et Flahault 1886
C. fusca f. *parva* (Elenkin) V. Poljansky
C. gypsophila (Kütz.) Thur. emend. V. Poljansky
C. parasitica (Chauv.) Thur. 1875
C. plana (Harv.) V. Poljansky 1933
C. pulvinata (Mert.) C. Agardh 1824
C. scopulorum (Weber et Mohr) C. Agardh 1824
 Rivularia C. Agardh ex Bornet et Flahault 1886
R. atra Roth ex Bornet et Flahault 1886
R. atra f. *hemisphaerica* (Kütz.) Kossinsk. 1948
R. bullata (Poir.) Berk. ex Bornet et Flahault 1886
R. nitida C. Agardh ex Bornet et Flahault 1886
R. polyotis (J. Agardh) Hauck 1884
 Homoeothrix (Thur.) Kirchn. 1898
H. varians Geitler 1927

Порядок Stigonematales Geitler
 Сем. Hapalosiphonaceae

- Mastigocoleus*** Lagerh. ex De Not. 1886
M. testarum Lagerh. ex Bornet et Falhault 1886 var. *testarum*
M. testarum var. *gracilis* Hansg. 1892
 Brachytrichia Zanard. ex Bornet et Thur. 1886
B. balani Bornet et Flahault 1885
B. bornetii Deckemb. 1901
B. lloydii (P. Crouan et H. Crouan) P.C. Silva 1996
 Chamaecalyx Komárek et Anagn. 1986
Ch. swirenkoi (Shirshov) Komárek et Anagn. 1986

Сем. Entophysalidaceae

- Entophysalis*** Kütz. 1843
E. granulosa Kütz. 1843
 Heteroleibleinia (Geitler) Hoffm. 1905
H. gardneri (Geitler) Anagn. et Komárek 1988
 Jaaginema Anagn. et Komárek 1988
J. subtilissimum (Kütz. ex De Toni) Anagn. et Komárek 1988
J. woronichinii (Anissimova) Anagn. et Komárek 1988
 Kyrtuthrix Ercegovic 1929
K. maculans (Gomont) Umezaki 1958
 Leibleinia (Gomont) Hoffm. 1985
L. agardhii (P. Crouan et H. Crouan) Anagn. et Komárek

Сем. Phormidiaceae

- Porphyrosiphon*** Kütz. ex Gomont 1892
P. luteus (Gomont) Anagn. et Komárek 1988
 Pseudophormidium (Forti) Anagn. et Komárek 1988
P. battersii (Gomont) Anagn. 2001
P. golenkinianum (Gomont) Anagn. 2001

Порядок Pseudanabaenales

Сем. Pseudanabaenaceae

Pseudanabaena Laut. 1915

P. persicina (Reinke ex Gomont) Anagn. 2001

P. catenata Lauterborn 1915

Отдел EUGLENOPHYTA

Класс Euglenophyceae

Порядок Euglenales Bütsch.

Сем. Euglenaceae

Euglena Ehrenb. 1830

E. deses Ehrenb. 1933

Trachelomonas Ehrenb. 1835

T. caudata (Ehrenb.) Stein 1878

T. volvocina var. *papillata* Lemmermann 1913

Порядок Eutreptiales

Сем. Eutreptiaceae

Eutreptia Perty 1852

E. lanowii Steuer 1904

E. viridis Perty 1852

Отдел DINOPHYTA

Класс Dinophyceae

Порядок Procentrales

Сем. Procentraceae

Prorocentrum Ehrenb. 1834

P. compressum (Bailey) Abé ex Dodge 1975

P. cordatum (Ostenf.) Dodge 1975

P. gracile Schütt

P. lima (Ehrenb.) Dodge 1975

P. micans Ehrenb. 1833

P. minimum (Pavill.) Schiller 1931

P. vaginula (Stein) Dodge 1975

Порядок Dinophysales

Сем. Dinophysaceae

Dinophysis Ehrenb. 1839

D. acuminata Clap. et Lachm. 1859

D. fortii Pavill. 1923

D. ovum Schütt 1895

Порядок Noctilucales

Сем. Noctilucaceae

Noctiluca Suriray 1836

N. scintillans (Macart.) Kof. et Swezy 1921

Порядок Gymnodiniales

Сем. Gymnodiniaceae Lankkester 1885

Gymnodinium Stein 1878
Gymnodinium simplex (Lohm.) Kof. et Swezy 1921
Gyrodinium Kof. et Swezy 1921
G. fusiforme Kof. et Swezy 1921
Amphidinium Clap. et Lachm. 1859
A. operculatum Clap. et Lachm. 1859

Сем. Woloszynskiaceae

Woloszynskia Thomps. 1951
W. reticulata Thomps. 1951

Порядок Peridinales

Сем. Ceratiaceae

Ceratium F. Schrank 1793
C. furca (Ehrenb.) Clap. et Lachm. 1859
C. liniatum (Ehrenb.) Cleve
C. tripos (O.F. Müll.) Nitzsch 1817

Сем. Gonyaulacaceae

Lingulodinium (Wall.) emend. Dodge 1989
L. polyedrum (Stein) Dodge 1989

Protoceratium Bergh 1881
P. reticulatum (Clap. et Lachm.) Bütschli 1885

Сем. Peridiniaceae

Peridiniopsis Lemm. 1904
P. thompsonii (Thompson) Bourrelly 1968
Protoperidinium (Bergh 1882) emend. Balech 1974
P. brevipes (Paulsen) Balech 1974
P. pyriforme (Paulsen) Balech 1988
Scripsiella Balech 1959
S. trochoidea (Stein) Loebel. 1976

Отдел **CRYPTOPHYTA**

Класс Cryptomonadophyceae

Порядок Cryptomonadales Ehrenb.

Сем. Cryptomonadophyceae

Cryptomonas Ehrenb. 1832
C. erosa Ehrenb. 1832

Сем. Hilleaceae

Hillea Schiller 1925
H. fusiformis (Schiller) Schiller 1925

Отдел **CHRYSOPHYTA**

Класс Chrysophyceae

Порядок Chromulinales Pascher

Сем. Chrysamoebaceae

Chrysamoeba G.A. Klebs 1892

Ch. radians G.A. Klebs 1893

Chrysococcus G.A. Klebs 1892

Ch. rufescens G.A. Klebs 1893

Сем. Chromulinaceae

Chrysoglena Wislouch 1914

Chrysoglena verrucosa Wislouch 1914

Класс Dictyochophyceae

Порядок Dictyochales

Сем. Dictyochaceae

Dictyochoa Ehrenb. 1837

D. speculum Ehrenb. 1839

Класс Ebriophyceae

Порядок Ebriales

Сем. Ebriaceae

Ebria Borgert 1891

E. tripartita (Schum.) Lemmerm. 1899

Hermesinum O. Zacharias 1906

H. adriaticum O. Zacharias 1906

Отдел НАРТОПHYТА

Класс Haptophyceae

Порядок Prymnesiales Conrad

Сем. Chrysochromulinaceae

Chrysochromulina Lackey 1939

Ch. pontica Rouch. 1966

Порядок Syracosphaerales W.W. Hay

Сем. Rhabdosphaeraceae Lemmermann

Anacanthoica Defl. ex Grassé 1952

A. acanthos (Schiller) Defl. 1952

Класс Coccolithophyceae [Prymnesiophyceae]

Порядок Isochrysidales Pasch., 1910 emend. Edwards. et Eikrem, 2000

Сем. Noëlaerhabdaceae Jerkovic, 1970

Emiliana Hay et Mohler ex Hay, Mohler et al., 1967

E. huxleyi (Lohm.) Hay et Mohler, 1967

Порядок Coccolithales

Сем. Calcidiscaceae

Oolithotus Reinh. ex Cohen et Reinh. 1968

O. fragilis (Lohm.) Martin et Müller 1972

Класс Coscinodiscophyceae

Порядок Thalassiosirales Glezer et I.V.Makar. 1986

Сем. Thalassiosiraceae Lebour 1930

Thalassiosira Cleve 1873

Th. baltica (Grunov) Ostenf. 1901

Th. coronifera Proschk.-Lavr. 1955

Th. eccentrica (Ehrenb.) Cleve 1904

Th. incerta I.V. Makar. 1961

Th. leptopus (Grunov ex V.H.) Hasle et Fryxell 1977

Th. nordenskiöldii Cleve 1873

Th. oestrupii (Ostenf.) Hasle 1972

Th. parva Proschk.-Lavr. 1955

Th. parvula I.V. Makar. 1977

Th. prosckinae I.V. Makar. 1979

Th. weissflogii (Grunov) Fryxell et Hasle 1977

Porosira Jörg. 1905

P. glacialis (Grunov) Jörg. 1905

Сем. Skeletonemataceae Lebour 1930

Skeletonema Grev. 1865

Sk. costatum (Grev.) Cleve 1878

Sk. subsalsum (A. Cleve) Bethge 1928

Detonula Schütt 1893

D. confervacea (Cleve) Gran 1900

Сем. Stephanodiscaceae Glezer et I.V. Makar. 1986

Cyclotella (Kütz.) Bréb. 1838

C. atomus Hust. 1942

C. bodanica var. *lemanensis* O.F. Müll.

C. choctawhatcheeana Prasad 1990

C. convexa (Ehrenb.) Kütz. 1844

C. meneghiniana Kütz. 1844

C. ocellata Pant. 1901

C. operculata (C. Agardh) Kütz. 1844

C. stelligera (Cleve et Grunov) Van Heurck 1882

C. striata (Kütz.) Grunov 1880

C. undulata Bodeanu 1976

Cyclostephanos Round 1982

C. dubius (Fricke) Round 1982 var. *dubius*

C. dubius var. *romanicus* (Bodeanu) com. nov.

Stephanodiscus Ehrenb.

S. astrea (Ehrenb.) Grunov 1880

S. hantzschii Grunov 1880

S. robustus Proschk.-Lavr. 1962

Порядок Melosirales Crawford 1990

Сем. Melosiraceae Kütz. 1844

Melosira C. Agardh 1824

M. distans (Ehrenb.) Kütz. 1844

M. lineata (Dillw.) Agardh 1824

M. moniliformis (O.F. Müll.) C. Agardh 1824 var. *moniliformis*

M. moniliformis var. *hispida* Castr. ex V.H. 1880

M. moniliformis var. *octogona* Grunov 1878

M. moniliformis var. *subglobosa* Grunov 1878

M. nummuloides (Dillw.) C. Agardh 1824

M. roeseana Rabenh. 1852

M. varians Agardh 1827

Endictya Ehrenb. 1845

E. oceanica Ehrenb. 1845

Сем. Hyalodiscaceae Crawford 1990

Hyalodiscus Ehrenb. 1845

H. ambiguus (Grunov) Temp. et Perag. 1890

H. scoticus (Kütz.) Grunov ex V.H. 1880

H. scoticus var. *griseolus* Proschk.-Lavr.

H. subtilis J.W. Bailey 1854

Порядок Paraliales Crawford 1990

Сем. Paraliaceae Crawford 1988

Paralia Heib. 1863

P. sulcata (Ehrenb.) Cleve 1873

Порядок Aulacoseirales Crawford 1990

Сем. Aulacoseiraceae Crawford 1990

Aulacoseira Thw. 1848

A. granulata (Ehrenb.) Simonsen 1979 var. *granulata*

A. granulata var. *angustissima* (O. F. Müll.) Simonsen 1979

A. italica (Ehrenb.) Simonsen 1979

Podosira Ehrenb. 1840

P. hormoides (Mont.) Kütz. 1844 var. *hormoides*

P. hormoides var. *parvula* Proschk.-Lavr. 1963

P. maxima (Kütz.) Grunov 1880

P. pellucida Proschk.-Lavr. 1963

Порядок Coscinodiscales Round et Crawford 1990

Сем. Coscinodiscaceae Kütz. 1844

Coscinodiscus Ehrenb. 1838

C. apiculatus Ehrenb. 1844

C. asteromphalus Ehrenb. 1844 var. *asteromphalus*

C. asteromphalus var. *subbuliens* (Jörg.) Cleve 1894

C. centralis Ehrenb. 1844

C. commutatus Grunov 1884

C. concinnus W. Smith 1856 var. *concinnus*

C. concinnus var. *tenuis* Proschk.-Lavr. 1963

C. gigas Ehrenb. 1941
C. granii Gough 1905
C. janischii A. Schmidt 1878
C. jonesianus (Grev.) Ostenf. 1915
C. lewisianus Grev.
C. perforatus Ehrenb. 1844
C. radiatus Ehrenb. 1841

Сем. Hemidiscaceae Henvey 1937 emend. Simonsen 1975

Actinocyclus Ehrenb. 1837

A. octonarius Ehrenb. 1838 var. *octonarius*
A. octonarius var. *crassus* (W. Smith) Henvey 1954
A. octonarius var. *ralfsii* (W. Smith) Henvey 1954
A. octonarius var. *tenellus* (Bréb.) Henvey 1954
A. subtilis (Gregory) Ralfs ex Pritch. 1861
Azpeitia M. Perag. ex Temp. et Perag.
A. nodulifera (A. Schmidt) G.A. Fryxell 1986

Сем. Heliopeltaceae H.L. Smith 1872

Actinoptychus Ehrenb. 1843

A. senarius (Ehrenb.) Ehrenb. 1843

Порядок Asterolamprales Round et Crawford 1990

Сем. Asterolampraceae H.L. Smith 1872

Asteromphalus Ehrenb. 1844

A. robustus Castr.

Порядок Triceratiales Round et Crawford 1990

Сем. Triceratiaceae (Shütt) Lemmerm. 1899

Triceratium Ehrenb. 1839

T. antediluvianum (Ehrenb.) Grunov 1870

T. reticulum Ehrenb. 1839

T. cf. tetragonum Pant. 1902

Odontella C. Agardh 1832

O. aurita (Lyngb.) C. Agardh 1832

Odontella aurita var. *obtusa* (Kützing) Denys 1982

O. mobiliensis (J.W. Bailey) Grunov 1884

O. subaequa Kütz. 1844

Pleurosira (Ehrenb.) Compère 1982

Pl. laevis (Ehrenb.) Compère 1982

Cerataulus Ehrenb. 1843

C. turgidus (Ehrenb.) Ehrenb. 1843

C. smithii Ralfs ex Pritch. 1861

Auliscus Ehrenb. 1843

A. sculptus (W. Smith) Ralfs ex Pritch. 1861

Сем. Plagiogrammaceae De Toni 1890

Plagiogramma Grev. 1859

Pl. staurophorum (Gregory) Heib.

Glyphodesmis Grev. 1862

G. distans (Gregory) Grunov ex V.H. 1881

Dimeregramma Ralfs ex Pritch. 1861

D. fulvum (Gregory) Ralfs ex Pritch. 1861

D. minor (Gregory) Ralfs ex Pritch. 1861 var. *minor*

D. minor var. *nana* (Greg.) V.H. 1880

Порядок Biddulphiales Krieger 1954

Сем. Biddulphiaceae Kütz. 1844

Biddulphia S.F. Gray 1821

B. rostrata Hust. 1939 var. *rostrata*

B. rostrata var. *alata* Proschk.-Lavr. 1961

Порядок Hemiaulales Round et Crawford 1990

Сем. Hemiaulaceae Heiberg 1863

Hemiaulus Ehrenb. 1844

H. hauckii Grunov ex V.H. 1880

Cerataulina H. Perag. ex Schütt 1896

C. pelagica (Cleve) Hendey 1937

Сем. Anaulaceae (Schütt) Lemmermann 1899

Anaulus Ehrenb. 1844

A. minutus Grunov ex V.H. 1880

Порядок Lithodesmiales Round et Crawford 1990

Сем. Lithodesmiaceae Round 1990

Ditylum J.W. Bailey 1861

D. brightwellii (T. West) Grunov 1883

Порядок Cymatosirales Round et Crawford 1990

Сем. Cymatosiraceae Hasle, von Stosch et Syvertsen 1983

Cymatosira Grunov 1862

C. belgica Grunov ex V.H. 1881

Порядок Rhizosoleniales Silva 1962

Сем. Rhizosoleniaceae De Toni 1890

Pseudosolenia Sundström 1986

P. calcar-avis (Schultze) Sundström 1986

Порядок Chaetocerotales Round et Crawford 1990

Сем. Chaetocerotaceae Ralfs ex Pritch. 1861

Chaetoceros Ehrenb. 1844

Ch. affinis Lauder 1864

Ch. contortus Schütt 1895

Ch. compressus Lauder 1864

Ch. costatus Pavill. 1911

Ch. curvisetus Cleve 1889

Ch. diadema (Ehrenb.) Gran 1897
Ch. lorenzianus Grunov 1863
Ch. muelleri Lemmerm.
Ch. paulsenii Ostenf. 1901
Ch. rigidus Ostenf. 1901
Ch. similis P.T. Cleve 1896
Ch. simplex Ostenf. 1901
Ch. socialis Lauder 1864
Ch. subsecundus (Grunov) Hust. 1927
Ch. subtilis P.T. Cleve 1896
Ch. teres P.T. Cleve 1896

Bacteriastrum Shadb. 1854

B. hyalinum Lauder 1864

Порядок Leptocylindrales Round et Crawford 1990

Сем. Leptocylindraceae Lebour 1930

Leptocylindrus Cleve 1889

L. adriaticus Schröd. 1908

L. danicus Cleve 1889

L. minimus Gran 1915

Класс Fragilariophyceae

Порядок Fragilariales Silva 1962

Сем. Fragilariaceae Greville 1833

Fragilaria Lyngb. 1819

F. arcus (Ehrenb.) Cleve 1894–1895

F. capucina Desm. 1825

F. crotonensis Kitton 1869

F. delicatissima Proschk.-Lavr. 1960

F. intermedia Grunov ex V. H. 1880

F. striatula Lyngb. 1819

F. vaucheriae (Kütz.) J.B. Petersen 1938

Asterionella Hassall 1850

A. formosa Hassall 1850

Staurosira Ehrenb. 1843

S. construens Ehrenb. 1843 var. *construens*

S. construens f. *subsalina* (Hust.) Bukht.

S. construens var. *venter* (Ehrenb.) Ham. 1992

Staurosirella Williams et Round 1988

S. pinnata (Ehrenb.) Williams et Round 1987

Martyana Round 1990

M. martyi (Herib.) Round 1990

Diatoma Bory 1824

D. hiemale (Lyngb.) Heib. 1863

D. tenuis C. Agardh 1812

D. vulgaris Bory de Saint-Vincent 1824 var. *vulgaris*

D. vulgaris var. *brevis* Grunov 1862

D. vulgaris var. *ehrenbergii* (Kütz.) Grunov 1862

- D. vulgaris* var. *linearis* Grunov in V.H. 1881
D. vulgaris var. *producta* Grunov 1862
D. vulgaris f. *subsalina* Proschk.-Lavr. 1963
Meridion C. Agardh 1824
M. circulare (Grev.) C. Agardh 1831 var. *circulare*
M. circulare var. *constrictum* (Ralfs) V.H. 1880
Synedra Ehrenb. 1830
S. curvata Proschk.-Lavr. 1951
- Ulnaria** Kütz. 1844 emend. P. Compère 2001
U. acus (Kütz.) M. Aboal 2003
U. biceps (Kütz.) P. Compère 2001
U. delicatissima var. *angustissima* (Grun.) M. Aboal et P.C. Silva 2004
U. ulna (Nitzsch) P. Compère 2001 var. *ulna*
U. ulna var. *aequalis* (Kütz.) M. Aboal 2003
U. ulna var. *contracta* (Østrup) comb. nov.
- Ctenophora** (Grunov) Williams et Round 1986
C. pulchella (Ralfs ex Kütz.) Williams et Round 1986
Hyalosynedra Williams et Round 1986
H. laevigata var. *provincialis* (Peragallo) comb. nov.
Neosynedra Williams et Round 1986
N. provincialis (Grunov) Williams et Round 1986
Tabularia (Kütz.) Williams et Round 1986
T. fasciculata (Agardh) Williams et Round 1986
T. investiens (W. Smith) Williams et Round 1986
T. parva (Kütz.) Williams et Round 1990
T. tabulata (Agardh) Snoejis 1992
Catacombis Williams et Round 1990
C. gaillonii (Bory) Williams et Round 1990
Opephora Petit 1888
O. marina (Greg.) Petit 1888
Falcula M. Voigh 1960
F. media var. *subsalina* Proschk.-Lavr. 1963
Pteroncola Holmes et Croll ex D.G. Mann 1984
P. hyalina (Kütz.) Gusl. 1990
Asterionellopsis Round 1990
A. glacialis (Castr.) Round 1990
Podocystis J.W. Bailey 1854
P. adriatica (Kütz.) Ralfs ex Pritch. 1861
- Порядок Tabellariales Round 1990
Сем. Tabellariaceae Kütz. 1844
Tabellaria Ehrenb. ex Kütz. 1844
T. flocculosa (Roth) Kütz. 1844

Сем. Entopylaceae

Gephyria Arn. 1858

G. media Arn. 1858

Порядок Licmophorales Round 1990

Сем. Licmophoraceae Kützing 1844

Licmophora C. Agardh 1827

L. abbreviata C. Agardh 1831

L. communis (Heib.) Grunov ex V.H. 1881

L. dalmatica (Kütz.) Grunov 1867

L. debilis (Kütz.) Grunov ex V.H. 1881

L. ehrenbergii (Kütz.) Grunov ex V.H. 1881

L. flabellata (Grev.) C. Agardh 1830

L. gracilis (Ehrenb.) Grunov 1867 var. *gracilis*

L. gracilis var. *anglica* (Kütz.) H. Perag. et M. Perag. 1901

L. grandis (Kütz.) Grunov ex V.H. 1880

L. hastata Mereschk. 1901

L. juergensii Agardh 1831

L. nubecula (Kütz.) Grunov 1878

L. oedipus (Kütz.) Grunov ex V.H. 1881

L. ovulum Mereschk. 1902

L. paradoxa (Lyngb.) Agardh 1828 var. *paradoxa*

L. paradoxa var. *crystallina* (Kütz.) Grunov ex V.H. 1880

L. paradoxa var. *tincta* (Agardh) Hust. 1927–1937

L. reinhardii Grunov ex V.H. 1880

L. subundulata Mereschk. 1902

Порядок Rhapsoneidales Round 1990

Сем. Rhapsoneidaceae Forti 1912

Rhapsoneis Ehrenb. 1844

Rh. amphicerus (Ehrenb.) Ehrenb. 1844

Rh. nitida (Gregory) Grunov 1868

Rh. nitida f. *trigona* F. Azpeitia Moros 1908

Rh. rhombica (Grunov) Andrews 1975

Delphineis G.W. Andrews 1977

D. surirella (Ehrenb.) Andrews 1981 var. *surirella*

D. surirella var. *australis* (Petit) L.I. Ryab. 2006

Сем. Psammodiscaceae Round et D.G. Mann 1990

Psammodiscus Round et D.G. Mann 1990

P. nitidus (Greg.) Round et D.G. Mann 1980

Порядок Ardissonaeales Round 1990

Сем. Ardissonaeaceae Round 1990

Ardissonaea De Notaris 1870

A. baculus (Gregory) Grunov 1880

A. brockmannii (Hust.) L.I. Ryab. 2006

A. crystallina (C. Agardh) Grunov 1880

A. formosa (Hantzsch) Grunov 1880

A. fulgens (Grev.) Grunov 1880
A. robusta (Ralfs ex Pritch.) De Notaris 1870
A. superba (Kütz.) L.I. Ryab. 2009
Порядок Тохарiales Round 1990
Сем. Тохариaceae Round 1990

Toxarium J.W. Bailey 1854

T. hennedyanum (Gregory) Pelletan 1889
T. undulatum J.W. Bailey 1854

Порядок Thalassionematales Round 1990
Сем. Thalassionemataceae Round 1990

Thalassionema Grunov ex Mereschk. 1902

Th. nitzschioides (Grunov) Mereschk. 1902

Порядок Rhabdonematales Round et Crawford 1990
Сем. Rhabdonemataceae Round et Crawford 1990

Rhabdonema Kütz. 1844

Rhabdonema adriaticum Kütz. 1844
Rh. arcuatum (Lyngb.) Kütz. 1844 var. *arcuatum*
Rh. arcuatum var. *ventricosum* A. Cleve 1953

Порядок Striatellales Round 1990
Сем. Striatellaceae Kütz. 1844

Striatella C. Agardh 1832

S. delicatula (Kütz.) Grunov ex V.H. 1885
S. interrupta (Ehrenb.) Ehrenb. 1863
S. unipunctata (Lyngb.) Agardh 1832

Grammatophora Ehrenb. 1840

G. angulosa Ehrenb. 1841 var. *angulosa*
Gr. angulosa var. *adriatica* Ehrenb. 1841
G. angulosa var. *islandica* (Ehrenb.) Grunov
G. hamulifera Kütz. 1844
G. macilenta W. Smith 1856
G. marina (Lyngb.) Kütz. 1844 var. *marina*
G. marina var. *adriatica* Grunov ex V.H. 1880
G. serpentina (Ralfs) Ehrenb. 1844
G. spinosa Proschk.-Lavr. 1960
G. subtilissima J.W. Bailey 1861

Порядок Climacospheniales Round 1990
Сем. Climacospheniaceae Round 1990

Climacosphenia Ehrenb. 1841

C. moniligera Ehrenb. 1841

Класс Bacillariophyceae Haeckel

Порядок Lyrellales D.G. Mann 1990
Сем. Lyrellaceae D.G. Mann 1990

Lyrella N.I. Karajeva 1978

- L. abrupta* (Greg.) D.G. Mann 1990
L. approximata (Grev.) D.G. Mann 1990
L. circumsecta (Grunov ex A. Schmidt) D.G. Mann 1990
L. clavata (Gregory) D.G. Mann 1990
L. clavata f. *elongata* (Perag.) L.I. Ryab. 2006
L. dissipata (Hust.) Gusl. et N.I. Karajeva 1992
L. hennedyii (W. Smith) A.J. Stick. et D.G. Mann 1990 var. *hennedyii*
L. hennedyi f. *cuneata* (A. Schmidt) L.I. Ryab. 2006
L. hennedyi var. *neopolitana* (Cleve) L.I. Ryab. 2006
L. lyra (Ehrenb.) N.I. Kar. 1978 var. *lyra*
L. lyra var. *atlantica* (A. Schmidt) Gusl. et N.I. Kar. 1992
L. lyra var. *elliptica* (A. Schmidt) Gusl. et N.I. Kar. 1992
L. lyra f. *typica* (Hust.) L.I. Ryab. 2006
L. lyroides (Hendey) D.G. Mann 1990
L. nebulosa (Greg.) D.G. Mann 1990
L. perplexa (H. Perag. et M. Perag.) L.I. Ryab. 2006
L. rudiformis (Hust.) Gusl. et N.I. Kar. 1992
L. spectabilis (Greg.) D.G. Mann 1990

Порядок Mastogloiales D.G. Mann 1990

Сем. Mastogloiaceae Mereschk. 1903

Mastogloia Thw. 1856

- M. angulata* Lewis 1861
M. apiculata W. Smith 1853
M. baldjikiana Grunov ex A. Schmidt 1893
M. binotata (Grunov) Cleve 1895
M. braunii Grunov 1863
M. crucicula (Grunov) Cleve 1895
M. erythraea Grunov 1860 var. *erythraea*
M. erythraea var. *biocellata* Grunov 1877
M. gibertii A. Schmidt 1893
M. ignorata Hust. 1927–1937
M. labuhensis Cleve in A. Schmidt 1893
M. lanceolata Thw. ex W. Smith 1856 var. *lanceolata*
M. lanceolata var. *lanceolata* f. *radiolata* Proschk.-Lavr. 1963
M. lanceolata var. *subelliptica* Proschk.-Lavr. 1963
M. lineata (Dillwyn) Agardh 1832
M. ovulum Hust. 1933
M. paradoxa Grunov in Cleve 1878 var. *paradoxa*
M. paradoxa var. *tenera* Proschk.-Lavr. 1963
M. pontica N. Alex. 1931
M. pumila (Cleve et Möller) Cleve 1895
M. pusilla Grunov 1878 var. *pusilla*
M. pusilla var. *linearis* Østrup 1910
M. pusilla var. *subcapitata* Hust. 1933
M. pusilla var. *subrhombica* Proschk.-Lavr. 1963
M. roeseana Rabenh.

M. rostrata (Wall.) Hust. 1933
M. smithii Thw. ex W. Smith 1856
M. tenera Hust. 1933

Порядок Cymbellales D.G. Mann 1990
Сем. Rhoicospheniaceae Chen et Zhu 1983

Rhoicosphenia Grunov 1860

Rh. abbreviata (C. Agardh) Lange-Bert. 1980
Rh. genuflexa (Kütz.) L.K. Medlin 1984
Rh. marina (W. Smith) M. Schmidt 1889
Rh. pullus M. Schmidt 1889

Gomphonemopsis Medlin 1986

G. domniciae (Gusl.) Gusl. 1992
G. pseudexigua (Simonsen) Medlin 1986

Сем. Anomoeoneidaceae D.G. Mann 1990

Anomoeoneis Pfitzer 1871

A. sculpta (Ehrenb.) Cleve
A. sphaerophora (Kütz.) Pfitzer 1871

Сем. Cymbellaceae Greville 1833

Cymbella C. Agardh 1830

C. affinis Kütz. 1844
C. amphicephala Nägeli ex Kütz. 1849
C. (Amphora) angusta var. *kujalnitzkensis* Gusl. et Geras. 1992
C. aspera (Ehrenb.) H. Perag. 1889
C. cistula (Hempr. et Ehrenb.) O. Kirchn. 1878
C. helvetica Kütz. 1844
C. lanceolata (Ehrenb.) Kirchn. 1878
C. navicula Skv.
C. odessana Gusl. 1992
C. parva (W. Smith) Cleve 1894
C. pusilla Grunov 1875
C. tumida (Bréb.) V.H. 1880
C. tumidula Grunov 1875
C. turgida Greg. 1856
C. ventricosa C. Agardh 1830

Placoneis Mereschkowsky 1903

Pl. clementis (Grunov) E.J. Cox 1987

Brebissonia Grunov 1860

B. lanceolata (C. Agardh) Mahon. et Reimer 1984

Encyonema Kütz. 1833

E. caespitosum Kütz. 1849
E. prostratum (Berk.) Kütz. 1844
E. paradoxum Kütz. 1844

Сем. Gomphonemataceae Kütz. 1844

Gomphonema Ehrenb. 1832

G. acuminatum Ehrenb. 1832

G. angustatum (Kütz.) Rabenh. 1864

G. augur Ehrenb. 1840

G. olivaceum (Lygb.) Kütz. 1844 var. *olivaceum*

G. olivaceum var. *minutissima* Hust. 1930

G. parvulum var. *parvulum* (Kütz.) Kütz. 1849

G. parvulum var. *lagenula* (Kütz.) Hust.

G. productum (Grunov) Lange-Bert. et Reich. 1993

G. salinarum (Pant.) Cleve 1894 var. *salinarum*

G. salinarum var. *staurophorum* (Pant.) Cleve 1894

G. truncatum Ehrenb. 1832

G. turris Ehrenb. 1843

Reimeria Kociolek et Stoermer 1987

R. sinuata (Greg.) Kociolék et Stoermer 1987

R. sinuata f. *ovata* (Hust.) B. Hartley et al. 1996

Порядок Achnanthales Silva 1962

Сем. Achnanthaceae Kütz. 1844

Achnanthes Bory de St.-Vincent 1822

A. amoena Hust. 1952

A. bacescui Bodeanu 1976

A. brevipes C. Agardh 1824 var. *brevipes*

A. brevipes var. *angustata* (Grev.) Cleve 1895

A. brevipes var. *intermedia* (Kütz.) Cleve 1895

A. coarctata (Bréb. ex W. Smith) Grunov ex V.H. 1880

A. conspicua A. Mayer 1919

A. danica (Flögel) Grunov 1880

A. dispar Cleve 1891

A. fimbriata (Grunov) R. Ross 1963

A. groenlandica (Cleve) Grunov 1880

A. hungarica (Grunov) Grunov 1880

A. longipes C. Agardh 1824

A. lorenziana (Cleve) Grunov ex A. Schmidt 1895

A. lyrata Proschk.-Lavr. 1961

A. mirabilis Proschk.-Lavr. 1955

A. parvula Kütz. 1844

A. placentuloides (Gusl.) Witk. et Lange-Bert. 2000

A. pseudogroenlandica Hendey 1964

A. septata A. Cleve 1953

Сем. Achnanthidiaceae Round et P.W. Basson 1997

Lemnicola Round et P.W. Basson 1997

L. hungarica (Grunov) Round et P.W. Basson 1997

Pauliella Round et P.W. Basson 1997

P. taeniata (Grunov) Round et P.W. Basson 1997

Cem. Cocconeidaceae Kütz. 1844

Cocconeis Ehrenb. 1837

- C. britannica* Nägeli ex Kütz. 1849
- C. costata* Gregory 1855
- C. dirupta* Gregory 1857 var. *dirupta*
- C. dirupta* var. *flexella* Janisch
- C. dirupta* var. *sigma* (Pant.) P. Ceve 1895
- C. discoloides* Hust. 1955
- C. disculus* (Schum.) Cleve ex Cleve et Janisch 1882
- C. distans* Gregory 1857
- C. engelbrechtii* Chohn. 1955
- C. kamchatkiensis* A. Mann 1925
- C. kujalnitzkensis* Gusl. et Geras. 1992
- C. maxima* (Grunov) Perag. 1897
- C. molesta* Kütz. 1844 var. *molesta*
- C. molesta* var. *crucifera* Grunov ex V.H. 1880
- C. neodiminuta* Krammer 1990
- C. notata* Petit 1877
- C. pediculus* Ehrenb. 1838
- C. pellucida* Hantzsch 1863
- C. placentula* Ehrenb. 1838 var. *placentula*
- C. placentula* var. *euglypta* (Ehrenb.) Cleve 1884
- C. placentula* var. *intermedia* (Herib. et M. Perag.) Cleve 1895
- C. placentula* var. *lineata* (Ehrenb.) Cleve 1895
- C. placentuloides* Gusl. 1992
- C. pseudodebesii* Proschk.-Lavr. 1963
- C. pseudomarginata* Greg. 1857
- C. quarnerensis* (Grunov) A. Schmidt 1874
- C. scutellum* Ehrenb. 1838 var. *scutellum*
- C. scutellum* var. *adjuncta* A. Schmidt 1874-1958
- C. scutellum* var. *minutissima* Grunov ex V.H. 1880
- C. scutellum* var. *ornata* Grunov 1870
- C. scutellum* var. *parva* (Grunov ex V.H.) Cleve 1895
- C. speciosa* Gregory 1855
- C. stauroneiformis* (V.H.) Okuno 1957

Anorthoneis Grunov 1868

- A. exentrica* (Donkin) Grunov 1870
- A. hummii* Hust. 1955

Cem. Achnanthidiaceae D.G. Mann 1990

Planothidium Round et Bukht. 1996

- Pl. delicatulum* (Kütz.) Round et Bukht. 1996
- Pl. hauckianum* (Grunov) Round et Bukht. 2008 var. *hauckiana*
- Pl. hauckianum* var. *rostratum* (Schulz ex Hust.) N.A. Andresen, E.F. Stoermer & R.G. Kreis 2000
- Pl. lanceolatum* (Bréb. ex Kütz.) Round et L. Bukht. 1996
- Pl. ventricosum* (Hust.) Round et Bukht. 1996

Achnantheidium Kütz. 1844

A. minutissimum (Kütz.) Czarn. 1994

Порядок Naviculales Bessey 1907

Сем. Berkeleyaceae D.G. Mann 1990

Parlibellus E.J. Cox 1988

P. delognei (V.H.) E.J. Cox 1988 var. *delognei*

P. delognei var. *pararhombica* (Proschk.-Lavr.) L.I. Ryab. 2006

P. delognei var. *remotiva* (Proschk.-Lavr.) L.I. Ryab. 2006

P. hamulifer (Grunov) E.J. Cox 1988 var. *hamulifer*

P. hamulifer var. *plicata* (Proschk.-Lavr.) L.I. Ryab. 2006

P. rhombicus (Gregoy) E.J. Cox 1988

Berkeleya Grev. 1827

B. micans (Lyngb.) Grunov 1868

B. rutilans (Trent.) Grunov 1880

B. scopulorum (Breb. et Kutz.) E.J. Cox 1982

Climaconeis Grunov 1862

Cl. inflexa (Brébisson ex Kützing) E.J. Cox 1982

Сем. Cavinulaceae D.G. Mann 1990

Cavinula D.G. Mann et A.J. Stick. 1990

C. lacustris (Gregory) D.G. Mann et A.J. Stick. 1990

Сем. Cosmioneidaceae D.G. Mann 1990

Cosmioneis D.G. Mann et A.J. Stick. 1990

C. pusilla (W. Sm.) D.G. Mann et A.J. Stick. 1990

Сем. Diadesmidaceae D.G. Mann 1990

Luticula D.G. Mann 1990

L. mutica (Kütz.) D.G. Mann 1990

Сем. Brachysiraceae D.G. Mann 1990

Brachysira Kütz. 1836

B. aponina Kütz. 1836

Сем. Scoliotropidaceae Mereschk. 1902

Scolioleura Grunov 1860

S. tumida (Bréb. et Kütz.) Rabenh. 1864

S. westii (W. Smith) Grunov 1860

Scoliotropis Cleve 1894

S. latestriata (Bréb. ex Kütz.) Cleve 1894 var. *latestriata*

S. latestriata var. *amphora* Cleve 1894

Biremis D.G. Mann et E.J. Cox 1990

B. ambigua (Cleve) D.G. Mann 1990

B. lucens (Hust.) Sabbe, Witk. et Vyverman 1995

Сем. Sellaphoraceae Mereschk. 1902

Sellaphora Mereschk. 1902

S. bacillum (Ehrenb.) D.G. Mann 1989

S. pupula (Kütz.) Mereschk. 1902

Fallacia A.J. Stick. et D.G. Mann 1990

- F. forcipata* (Grev.) A.J. Stick. et D.G. Mann 1990
F. inattingens (Simonsen) D.G. Mann 1990
F. nummularia (Grev.) G.D. Mann 1990
F. phyllophorae (Gusl.) L.I. Ryab. 2006
F. pygmaea (Kütz.) A.J. Stick. et D.G. Mann 1990
F. septifera (Proschk.-Lavr.) L.I. Ryab. 2006
F. subforcipata (Hust.) D.G. Mann 1990
F. versicolor (Hust.) D.G. Mann 1990

Сем. Pinnulariaceae D.G. Mann 1990

Pinnularia Ehrenb. 1840

- P. cruciformis* (Donkin) Cleve 1895
P. gibba Ehrenb. 1841
P. interrupta var. *crassior* Grunov 1880
P. major var. *paludosa* Meister
P. mesolepta (Ehrenb.) W. Smith 1853
P. microstauron (Ehrenb.) Cleve 1891 var. *microstauron*
P. microstauron var. *ambigua* Meister
P. quadratarea (A. Schmidt) Cleve 1895

Diatomella Grev. 1855

- D. salina* var. *septata* (Nik.) I.V. Makar. 1968

Сем. Diploneidaceae D.G. Mann 1990

Diploneis Ehrenb. ex Cleve 1894

- D. bombus* (Ehrenb.) Cleve 1894
D. chersonensis (Grunov) Cleve 1894
D. crabro Ehrenb. 1849
D. didyma (Ehrenb.) Cleve 1894
D. elliptica (Kütz.) Cleve 1894
D. finnica (Ehrenb.) Cleve 1891
D. fusca (Greg.) Cleve 1894 var. *fusca*
D. fusca var. *delicata* (A. Schmidt) Cleve 1894
D. gemmata (Grev.) Cleve 1894 var. *gemma*
D. gemmata var. *pristiophora* (Janisch) Cleve 1894
D. incurvata (Greg.) Cleve 1894
D. interrupta (Kütz.) Cleve 1894 var. *interrupta*
D. interrupta var. *heeri* (Pant.) Hust. 1927-1937
D. lineata (Donkin) Cleve 1894
D. littoralis (Donkin) Cleve 1894
D. notabilis (Grev.) Cleve 1894 var. *notabilis*
D. notabilis var. *tenera* Proschk.-Lavr. 1963
D. oblongella (Nägeli) A. Cleve 1922
D. oculata (Bréb.) Cleve 1894
D. ovalis (Hilse) Cleve 1894
D. pandura (Bréb.) Cleve 1894
D. papula (A. Schmidt) Cleve 1894
D. parma Cleve 1891

D. pseudoovalis Hust. 1930
D. smithii (Bréb.) Cleve 1894 var. *smithii*
D. smithii var. *constricta* Heiden ex Heiden et Kolbe 1928
D. smithii var. *pumila* (Grunov) Hust. 1937
D. smithii var. *rhombica* Mereschk. 1902
D. splendida (Greg.) Cleve 1894
D. subadvena Hust. 1937
D. subcincta (A. Schmidt) Cleve 1894
D. suborbicularis (Greg.) Cleve 1894
D. vacillans (A. Schmidt) Cleve 1894
D. vetula (A. Schmidt) Cleve 1894

Сем. Phaeodactylaceae J. Lewin

Phaeodactylum Bohlin

Phaeodactylum tricornutum Bohlin 1897

Сем. Naviculaceae Kütz. 1844

Navicula Bory de St.-Vincent 1822

N. ajajensis Skabitsch.
N. agnita Hust. 1955
N. ammophila var. *intermedia* Grunov 1822
N. anglica Ralfs 1861 var. *anglica*
N. anglica var. *minuta* Cleve
N. bicapitellata Hust. 1925
N. bottnica Grunov 1879
N. cancellata Donkin 1873 var. *cancellata*
N. cancellata var. *retusa* (Bréb.) Cleve 1896
N. cancellata var. *subcapitata* Grunov
N. capitata Ehrenb. 1838
N. cincta (Ehrenb.) Ralfs ex Pritch. 1861
N. cryptocephala Kütz. 1844 var. *cryptocephala*
N. cryptocephala var. *intermedia* Grunov 1880
N. cryptonella Lange-Bert.
N. cuspidata Kütz. 1844
N. decussis Østrup 1910
N. dicephala (Ehrenb.) W. Sm. 1853
N. digitoradiata (Gregory) Ralfs ex Pritch. 1861 var. *digitoradiata*
N. digitoradiata var. *cyprinus* (Ehrenb.) W. Smith 1853
N. directa (W. Smith) Ralfs ex Pritch. 1861
N. distans (W. Smith) Ralfs ex Pritch. 1861
N. exigua (Gregory) O.F. Müll.
N. fortis (Gregory) Ralfs ex Pritch. 1861
N. glabriscula var. *ellipsoidalis* Proschk.-Lavr. 1963
N. gomphonematoides Gusl. 1992
N. gotlandica Grunov ex V.H. 1880
N. gregaria Donkin 1861
N. hustedtii Krasske 1923
N. inflexa (Greg.) Ralfs ex Pritch. 1861

N. intermedia Lagerst. 1873
N. lanceolata (C. Agardh) Ehrenb. 1838 var. *lanceolata*
N. lanceolata var. *tenuirostris* Skvortzov
N. laterostrata Hust. 1925
N. menisculus Schum. 1867
N. palpebralis Bréb. ex W. Smith 1853
N. palpebralis var. *sempierna* (Gregory) Cleve
N. pennata A. Schmidt 1876 var. *pennata*
N. pennata var. *pontica* Mereschk. 1902
N. peregrina (Ehrenb.) Kütz. 1844
N. peregrina var. *minuta* Skvortzov 1929
N. perrhombus Hust. ex Simonsen 1962
N. pi Cleve 1895
N. placentula (Ehrenb.) Grunov 1854 var. *placentula*
N. placentula f. *rostrata* Mayer
N. plicata Donkin 1873
N. protracta (Grun.) Cleve 1895
N. radiosa Kütz. 1844 var. *radiosa*
N. radiosa var. *tenella* (Bréb.) Grunov 1880
N. ramosissima (Agardh) Cleve 1895 var. *ramosissima*
N. ramosissima f. *caspia* (Grunov) Cleve
N. reinhardtii (Grunov) Cleve 1895
N. rostellata Kütz. 1844
N. salinarum Grunov 1880 var. *salinarum*
N. salinarum f. *capitata* Schulz
N. schoenfeldii var. *diversipunctata* Proshch.-Lavr. 1962.
N. simplex Krasske 1925
N. spicula (Hickel) Cleve 1891
N. subinflata Grunov 1880
N. subrhombica Hust. 1955
N. subrostellata Hust. 1955
N. tripunctata (O.F. Müll.) Bory 1822
N. trivialis Lange-Bert.
N. veneta Kütz. 1844
N. viridula (Kütz.) Ehrenb. 1838
N. zostereti Grunov

***Trachyneis* Cleve 1894**

T. aspera (Ehrenb.) Cleve 1894 var. *aspera*
T. aspera var. *intermedia* (Grunov) Cleve 1894
T. aspera var. *pulchella* (W. Smith) Cleve 1894
T. aspera var. *vulgaris* Cleve 1894
T. clepsydra (Donkin) Cleve 1894

***Seminavis* D.G. Mann 1990**

S. cymbelloides (Grunov) D.G. Mann 1990
S. ventricosa (Gregory) M. Garcia-Baptista 1993

Haslea Simonsen 1974

- H. crystallina* (Hust.) Simonsen 1974
H. crucigera (W. Smith) Simonsen 1974
H. ostrearia (Gaillon) Simonsen 1974
H. subagnita (Proschk.-Lavr.) I.V. Makar. et N.I. Kar. 1985

Caloneis Cleve 1894

- C. amphisbaena* (Bory) Cleve 1894 var. *amphisbaena*
C. amphisbaena var. *aequata* Kolbe
C. densestriata (Proschk.-Lavr.) Gusl. 1992
C. liber (W. Smith) Cleve 1894 var. *liber*
C. liber var. *bicuneata* (Grunov) Cleve 1894
C. linearis (Grunov) Boyer
C. oregonica (Ehrenb.) Patrick 1966
C. probabilis (A. Schmidt) Cleve 1894 var. *probabilis*
C. probabilis var. *pinnularioides* Proschk.-Lavr. 1963
C. silicula (Ehrenb.) Cleve 1894
C. subsalina (Donkin) Hendey 1951
C. westii (W. Smith) Hendey 1964

Cem. Amphipleuraceae Grunov

Fogedia Witk., Lange-Bert., Metz. et Bafana 1997

- F. finmarchica* (Cleve et Grunov) Witk., Metz. et Lange-Bert. 1997

Halamphora (Cleve) Levkov 2009

- H. acutiuscula* (Kütz.) Levkov 2009
H. angularis (Gregory) Levkov 2009
H. coffeiformis (C. Agardh) Levkov 2009 var. *coffeiformis*
H. coffeiformis var. *angularis* (Gregory) Levkov 2009
H. costata (W. Smith) Levkov 2009
H. cuneata (Cleve) Levkov 2009
H. eunotia (Cleve) Levkov 2009 var. *eunotia*
H. eunotia var. *holsatica* (Hust.) nov. comb.
H. exigua (Gregory) Levkov 2009
H. granulata (Gregory) Levkov 2009 var. *granulata*
H. granulata var. *costata* (Proschk.-Lavr.) nov. comb.
H. granulata var. *punctata* Proschk.-Lavr. nov. comb.
H. hybrida (Grunov) Levkov 2009
H. thumensis (A. Mayer) Levkov 2009
H. turgida (Gregory) Levkov 2009
H. subangularis (Hust.) Levkov 2009
H. subcuneata (Hust.) Levkov 2009
H. veneta (Kütz.) Levkov 2009

Cem. Pleurosigmataceae Mereschk. 1903

Pleurosigma W. Smith 1852

- Pl. aestuarii* (Bréb. et Kütz.) W. Smith 1853
Pl. angulatum (Quek.) W. Smith 1852
Pl. cuspidatum Cleve 1894 var. *cuspidatum*
Pl. cuspidatum var. *rostratum* Proschk.-Lavr. 1963

Pl. elongatum W. Smith 1852
Pl. formosum W. Smith 1852 var. *formosum*
Pl. formosum var. *dalmatica* (Grunov) Cleve 1894
Pl. intermedium W. Smith 1853
Pl. lewis W. Smith 1856
Pl. macrum W. Smith 1853
Pl. normanii Ralfs ex Pritch. 1861
Pl. obscurum W. Smith 1853
Pl. rigidum W. Smith 1853
Pl. salinarum (Grunov) Grunov 1880
Pl. strigosum W. Smith 1852

Carinasigma G. Reid 2012

C. minuta (Donkin) G. Reid 2012
C. rectum (Donkin) G. Reid 2012

Toxonidea Donkin 1858

T. insignis Donkin 1858

Gyrosigma Hassall 1845

G. acuminatum (Kütz.) Rabenh. 1853
G. attenuatum (Kütz.) Rabenh. 1853
G. balticum (Ehrenb.) Rabenh. 1853 var. *balticum*
G. balticum f. *maeoticum* (Pant.) Proschk.-Lavr. 1963
G. scalproides (Rabenhorst) Cleve 1894
G. eximium (Thw.) Boyer 1927
G. fasciola (Ehrenb.) Griff. et Henfr. 1856 var. *fasciola*
G. fasciola var. *arcuatum* (Donkin) Cleve 1894
G. littorale (W. Smith) Griff. et Henfr. 1856
G. macrum (W. Smith) Griff. et Henfr. 1856
G. prolongatum (W. Smith) Griff. et Henfr. 1856 var. *prolongatum*
G. prolongatum var. *closteriodes* (Grunov) Cleve 1894
G. spencerii (J.W. Bailey ex Quek.) Griff. et Henfr. 1856
G. strigile (W. Smith) Cleve
G. tenuissimum (W. Smith) Griff. et Henfr. 1856

Сем. Plagiotropidaceae D.G. Mann 1990

Plagiotropis Pfitzer 1871

Pl. elegans (W. Smith) Grunov ex V.H. 1885
Pl. gibberula Grunov 1880
Pl. lepidoptera (Gregory) Kuntze 1898

Сем. Stauroneidaceae D.G. Mann 1990

Stauroneis Ehrenb. 1843

S. anceps Ehrenb. 1841
S. phoenicenteron (Nitzsch) Ehrenb. 1841
S. simulans (Donkin) Ross ex Hartley 1986

Staurophora Mereschk. 1903

S. salina (W. Smith) Mereschk. 1903 var. *salina*
S. salina f. *maeotica* Pant.
S. wislouchii (Poretzky et Anissimova) D.G. Mann 1990

Pseudostaurosira Williams et Round 1988

P. brevistriata (Grunov) Williams et Round 1987

Craticula Grunov 1867

C. cuspidata (Kütz.) D.G. Mann 1990

C. halophila (Grunov ex V.H.) D.G. Mann 1990 var. *halophila*

C. halophila var. *convergens* (Proschk.-Lavr.) L.I. Ryab. 2006

Сем. Proschkiniaceae D.G. Mann 1990

Proschkinia N.I. Karajeva 1978

P. complanata (Hust.) L.I. Ryab. 1986

P. complanatoides (Hust. ex Simonsen) D.G. Mann 1990

P. complanatula (Hust.) Gusl. 2002

Порядок *Thalassiophysales* D.G. Mann 1990

Сем. Catenulaceae Mereschk. 1902

Amphora Ehrenb. ex Kütz. 1844

A. acuta Greg. 1857 var. *acuta*

A. acuta var. *arcuata* (A. Schmidt) Cleve 1895

A. angusta Gregory 1857 var. *angusta*

A. angusta var. *oblongella* (Grunov) Cleve

A. arcus Gregory 1854 var. *arcus*

A. arcus var. *sulcata* A. Schmidt 1875

A. arenaria Donkin 1858

A. arenicola Grunov 1885 var. *arenicola*

A. arenicola var. *oculata* Cleve 1895

A. aspera Petit 1877

A. bigibba Grunov ex A. Schmidt 1875

A. binodis Gregory 1857

A. caroliniana Giffen 1980

A. castellata Giffen 1980

A. chadzhibeiensis Gusl. 1992

A. commutata Grunov ex V. H. 1880

A. copulata (Kütz.) Schoeman et Archibald 1986

A. crassa Gregory 1857

A. delicatissima Krasske 1930

A. dubia Gregory 1857

A. genkalii Gusl. 1987

A. gigantea Grunov 1875

A. graeffeana Hendey 1973

A. helensis Giffen

A. hyalina Kütz. 1844 var. *hyalina*

A. hyalina var. *delicatula* Proschk.-Lavr. 1963

A. hyalina var. *inpalpabilis* Proschk.-Lavr. 1963

A. inconspicua Proschk.-Lavr. 1963

A. interrupta Heiden ex Heiden et Kolbe 1928

A. karajevae Gusl. 1987

A. laevis Gregory 1857

A. laevissima Gregory 1857

A. lydiae Gusl. 1987
A. macilenta Gregory 1857 var. *macilenta*
A. macilenta var. *maeotica* Proschk.-Lavr. 1963
A. makarovae Gusl. 1987
A. marina W. Smith 1856
A. mexicana A. Schmidt var. *mexicana*
A. mexicana var. *minor* B.V. Skvortzov
A. obtusa Gregory 1857
A. obtusa f. *distinguenda* Proschk.-Lavr. 1963
A. ocellata Donkin 1861
A. ostrearia Bréb. 1849 var. *ostrearia*
A. ostrearia var. *lineata* Cleve 1895
A. ostrearia var. *vitrea* Cleve 1895
A. ovalis (Kütz.) Kütz. 1844
A. parvula Proschk.-Lavr. 1963
A. pediculus (Kütz.) Grunov 1875 var. *pediculus*
A. pediculus var. *nebulosa* Proschk.-Lavr. 1963
A. perpusilla (Grunov) Grunov 1884
A. pogrebnjakovii Gusl. 1992
A. pontica Gusl. 1992
A. proschkiniana Gusl. 1992
A. proteoides Hust. 1955 var. *proteoides*
A. proteoides f. *varians* Proschk.-Lavr. 1963
A. proteus Gregory 1857 var. *proteus*
A. proteus var. *contigua* Cleve 1895
A. proteus var. *laevistriata* A. Cleve 1915
A. proteus var. *oculata* Perag. 1898
A. proteus var. *oculata* f. *ambigua* Proschk.-Lavr. 1963
A. proteus var. *oculata* f. *nana* Bodeanu 1987–1988
A. robusta Gregory 1857
A. subacutiuscula Schoem. 1972
A. sublaevis Hust. 1955
A. tenuissima Hust. 1955
A. terroris Ehrenb. 1853
A. topashevskii Gusl. 1992
A. truncata Greg. 1857 var. *truncata*
A. truncata var. *brevis* Bodeanu 1976
A. wisei (Salah) Simonsen 1962

Undatella T.B.B. Paddock et P.A. Sims 1980

U. lineolata (Ehrenb.) L.I. Ryab. 2006

U. quadrata (Bréb. ex Kütz.) Paddock et Sims 1980

Сем. Thalassiophysaceae D.G. Mann 1990

Thalassiophysa Conger 1954

Th. hyalina (Grev.) Paddock et Sims 1981

Порядок Bacillariales Hendey 1937

Сем. Bacillariaceae Ehrenberg 1831

Bacillaria Gmel. 1791

- B. paxillifera* (O.F. Müll.) T. Marsson 1901
B. socialis (Greg.) Grunov var. *socialis*
B. socialis var. *baltica* Grunov ex De Toni 1891–1894
Fragilariopsis Hust. in Schmidt 1913
F. cylindrus (Grunov) Krieger 1954

Pseudo-nitzschia H. Perag. 1900

- P. calliantha* Lundholm, Moestrup et Hasle 2003
P. delicatissima (Cleve) Heiden ex Heiden et Kolbe 1928
P. prolongatum Hasle 1993
P. pseudodelicatissima (Hasle) Hasle 1993
P. pungens (Grunov ex Cleve) Hasle 1993
P. seriata (Cleve) H. Perag. 1908

Hantzschia Grunov 1877

- H. amphioxys* (Ehrenb.) Grunov ex Cleve et Grunov 1877
H. amphioxys f. *capitata* (O.F. Müll.) A. Cleve 1948
H. crassa Pant. 1902 var. *crassa*
H. crassa var. *obtusa* Wislouch et Poretzky 1924
H. marina (Donkin) Grunov 1880
H. virgata (Roper) Grunov 1877 var. *virgata*
H. virgata var. *capitellata* Hust. 1922

Psammodictyon D.G. Mann 1990

- P. constrictum* (Gregory) D.G. Mann 1990 var. *constrictum*
P. panduriforme (Gregory) D.G. Mann 1990 var. *panduriforme*
P. panduriforme var. *continua* (Grunov) Snoeijis 1998
P. panduriforme var. *delicatulum* (Grunov) M. Poulin 1991
P. panduriforme var. *minor* (Grunov) L.I. Ryab. 2006

Petronis A.J. Stick. et D.G. Mann 1990

- P. humerosa* (Bréb. ex W. Smith) A.J. Stick. et D.G. Mann 1990
P. latissima (Gregory) A.J. Stick. et D.G. Mann 1990

Tryblionella W. Sm. 1853

- T. acuminata* W. Smith 1853
T. angustata W. Smith 1853
T. apiculata Gregory 1857
T. circumscuta (J.W. Bailey) Ralfs ex Pritch. 1861
T. coarctata (Grunov) D.G. Mann 1990
T. debilis Arn. 1873
T. gracilis W. Smith 1853
T. granulata (Grunov) D.G. Mann 1990
T. hungarica (Grunov) D.G. Mann 1990 var. *hungarica*
T. hungarica var. *pantocsekii* (Wislouch et Poretzky) Bukht. 1986
T. levidensis W. Smith 1856
T. marginulata (Grunov) D.G. Mann 1990
T. marginulata f. *minuta* (Grunov) M. Poulin
T. navicularis (Bréb. ex Kütz.) Ralfs ex Pritch. 1861
T. plana (W. Smith) Pelletan 1889
T. punctata W. Smith 1853 var. *punctata*

T. punctata var. *aralensis* (Borscov) L.I. Ryab. 2006
T. punctata var. *elongata* (Grunov) L.I. Ryab. 2006
T. punctata var. *minutissima* (Poretzky) L.I. Ryab. 2006
T. victoriae Grunov 1862

Nitzschia Hassall 1845

N. acicularis (Kütz.) W. Smith 1856
N. amphibia Grunov 1862
N. angularis W. Smith 1853 var. *angularis*
N. angularis var. *affinis* (Grunov) Grunov ex V.H. 1881
N. anomala Proschk.-Lavr. 1963
N. bilobata W. Smith 1853
N. brevissima Grunov ex V.H. 1881
N. communis Rabenh. 1860 var. *communis*
N. communis var. *abbreviata* Grunov 1880
N. commutata Grunov 1880
N. curiosa Proschk.-Lavr. 1963
N. dissipata (Kütz.) Grunov 1862
N. distans Gregory 1857
N. filiformis (W. Smith) Hust. 1930
N. frustulum (Kütz.) Grunov 1880 var. *frustulum*
N. frustulum var. *asiatica* Hust. 1930
N. frustulum var. *subsalina* Hust. 1930
N. gracilis Hantzsch Hantzsch 1854
N. holsatica Hust. 1930
N. hybrida Grunov 1880 var. *hybrida*
N. hybrida f. *hyalina* Proschk.-Lavr. 1963
N. incerta (Grunov) M. Peragallo 1903
N. insignis Gregory 1857 var. *insignis*
N. insignis var. *sphatulifera* Grunov
N. intermedia Hantzsch ex Cleve et Grunov 1880
N. kützingiana Hilse 1863
N. kuetzingiana f. *hyalina* Bodeanu 1988
N. laevissima Grunov 1880
N. lanceolata W. Smith 1853 var. *lanceolata*
N. lanceolata var. *minima* V.H. 1880
N. lanceolata var. *minor* V.H. 1880
N. lanceolata var. *pygmaea* Cleve 1895
N. linearis (Agardh) W. Smith 1853
N. longissima (Bréb. ex Kütz.) Ralfs ex Pritch. 1861
N. lorenziana Grunov 1880 var. *lorenziana*
N. lorenziana var. *incerta* Grunov 1880
N. lorenziana var. *subtilis* Grunov 1880
N. microcephala Grunov in Cleve et Möller 1878
N. obtusa W. Smith 1853 var. *obtusa*
N. obtusa var. *scalpeliformis* Grunov ex V.H. 1881
N. ovalis Arn. ex Grunov in Cleve et Grunov 1880
N. palea (Kütz.) W. Smith 1856 var. *palea*

N. palea f. *astriata* Bodeanu
N. palea var. *capitata* Wislouch et Poretzky 1940
N. palea var. *tenuirostris* Grunov 1880
N. parvula W. Smith 1853
N. pseudohybrida Hust. 1955
N. pusilla Grunov 1862
N. rupestris Proschk.-Lavr. 1963
N. rectilonga Takano 1983
N. scalpelliformis (Grunov) Grunov 1880
N. sicula (Castr.) Hust. 1955
N. sigma (Kütz.) W. Smith 1853 var. *sigma*
N. sigma var. *intercedens* Grunov 1878
N. sigmatiformis Hust. 1955 var. *sigmatiformis*
N. sigmatiformis var. *subrecta* Proschk.-Lavr. 1963
N. sigmoidea (Ehrenb.) W. Smith 1853
N. spathulata Bréb. ex W. Smith 1853 var. *spathulata*
N. spathulata var. *hyalina* (Greg.) Grunov ex V.H. 1881
N. spectabilis (Ehrenb.) Ralfs ex Pritch. 1861
N. sphaerophora var. *acephala* Proschk.-Lavr. 1963
N. sublinearis Hust. 1930
N. subtilis (Kütz.) Grunov 1880
N. tenuirostris Mereschk. 1901
N. umbonata (Ehrenb.) Lange-Bert. 1978
N. vermicularis (Kütz.) Hantzsch in Rabenh. 1860
N. vidovichii (Grunov) Perag. 1897-1908
N. vitrea Norm. 1861
N. vivax W. Smith 1856

***Denticula* Kütz. 1844**

D. tenuis Kütz. 1844

Cylindrotheca Rabenh. 1859 emend. Reim. et Lewin 1964

C. closterium (Ehrenb.) Reimer et Lewin 1964

Порядок Rhopalodiales D.G. Mann 1990

Сем. Rhopalodiaceae (Karsten) Topachevs'kyj et Oksiyuk 1960

***Epithemia* Bréb. 1844**

E. adnata (Kütz.) Bréb. 1838 var. *adnata*

E. adnata var. *porcelus* (Kütz.) Patrick 1975

E. argus (Ehrenb.) Kütz. 1844

E. construens (Ehrenb.) Grunov 1880

E. hyndmannii W. Sm. 1850

E. sorex Kütz. 1844

E. turgida (Ehrenb.) Kütz. 1844 var. *turgida*

E. turgida var. *granulata* (Ehrenb.) Brun 1880

Порядок Surirellales D.G. Mann 1990

Сем. Entomoneidaceae Reimer in Patrick et Reimer 1975

Rhopalodia O.F. Müll. 1895

- Rh. gibba* (Ehrenb.) O.F. Müll. 1895 var. *gibba*
Rh. gibba var. *ventricosa* (Kütz.) H. Perag. et M. Perag. 1897-1908
Rh. gibberula (Ehrenb.) O.F. Müll. 1899 var. *gibberula*
Rh. gibberula var. *producta* (Grunov) O.F. Müll. 1899
Rh. gibberula var. *protracta* Grunov
Rh. musculus (Kütz.) O.F. Müll. 1899 var. *musculus*
Rh. musculus var. *succincta* (Bréb.) Perag.
Rh. operculata (Agardh) Håk. 1979 var. *operculata*
Rh. operculata var. *constricta* (Bréb. ex W. Sm.) Ross ex Hartley 1986
Rh. parallela (Grunov) O.F. Müll. 1895

Entomoneis Ehrenb. 1845

- E. alata* (Ehrenb.) Ehrenb. 1845
E. gigantea (Grunov) Gusl. 2002 var. *gigantea*
E. gigantea var. *decussata* (Grunov) Gusl. 2002
E. gigantea var. *sulcata* (O'Meara) Gusl. 2002
E. paludosa (W. Smith Reimer 1975 var. *paludosa*
E. paludosa var. *duplex* (Donkin) Czarn. et Reinke 1982
E. ventusta (Grev.) Gusl.
Сем. Auriculaceae Hendej 1964

Auricula Castrac. 1873

- A. complexa* (Greg.) Cleve 1894
A. intermedia (Lewis) Cleve 1894

Сем. Surirellaceae Kütz. 1844

Petrodictyon D.G. Mann 1990

- P. gemma* (Ehrenb.) D.G. Mann 1990 var. *gemma*
P. gemma var. *reniformis* (Proschk.-Lavr.) L.I. Ryab. 2006

Surirella Turpin 1828

- S. angusta* Kütz. 1844 var. *angusta*
S. angustata var. *constricta* f. *ovata* Skv. 1929
S. brebissonii var. *kuetzingii* Krammer et Lange-Bert. 1987
S. brebissonii var. *punctata* Krammer 1987
S. fastuosa Ehrenb. 1893
S. fluminensis Grunov 1862
S. hybrida var. *balteum* Brun 1880
S. lata W. Smith 1856
S. minuta Brébisson in Kütz. 1849
S. ovalis Bréb. 1838
S. ovata Kütz. 1844 var. *ovata*
S. ovata var. *pinnata* (W. Smith) Brun 1880
S. ovata var. *salina* (W. Smith) Rabenh. 1864
S. pandura H. Perag. et M. Perag. 1897-1908
S. spiralis Kützing 1844
S. striatula Turpin 1828 var. *striatula*
S. striatula var. *glabrostriata* Proschk.-Lavr. 1963
S. subtilis Proschk.-Lavr. 1963

Campylodiscus Ehrenb. ex Kütz. 1844

- C. bicostatus* W. Smith 1854
C. daemelianus Grunov 1874
C. decorus Bréb. 1854
C. echeneis Ehrenb. 1840
C. eximius Gregory 1857
C. fastuosus Ehrenb. 1845
C. impressus Grunov 1877
C. noricus Ehrenb. ex Kütz. 1844
C. ralfsii W. Smith 1853
C. thuretii Bréb. 1854 var. *thuretii*
C. thuretii var. *lineolatus* Proschk.-Lavr. 1955

Cymatopleura W. Smith 1851

- C. angulata* Grev.
C. elliptica (Bréb.) W. Smith 1851
C. librile (Ehrenb.) Pant. 1902

Отдел **CHLOROPHYTA**

Класс Prasinophyceae

- Порядок Pyramimonadales
Сем. Polyblepharidaceae

Selenochloris A. Pascher 1927

- S. quadriloba* (Korsch.) Ettl

- Порядок Chlorodendrales Fritsch 1917
Сем. Pyramimonadaceae

Pterosperma Pochet 1893

- P. cristatum* Schiller 1925

- Сем. Chlorodendraceae Oltmanns 1904

Tetraselmis F. Stein 1878

- T. viridis* (Rouch.) Norris, Hori et Chihara

Класс Chlorophyceae

- Порядок Chlamydomonadales Fritsch
Сем. Chlamydomonadaceae G.M. Smith 1920

Chlamydomonas Ehrenb. 1834

- Ch. oblonga* Pringsh. 1930

Pyramichlamys H. Ettl et O. Ettl 1959

- P. vectensis* (Kuff.) H. Ettl et O. Ettl 1959

- Порядок Chlorococcales Marchand
Сем. Chlorococcaceae

Chlorococcum Menegh. 1842

- Ch. infusioenum* (Schrank) Menegh. 1843

Acutodesmus (Hegew.) P. Tsarenko 2001

- A. obliquus* (Turpin) P. Tsarenko 2001

Сем. Selenastaceae

Raphidocelis Hindák 1977 emend. Marvan et al. 1984

R. rotunda (Korshikov) Marvan et al. 1984

Сем. Ankistrodesmaceae

Ankistrodesmus Corda 1838

A. falcatus (Corda) Ralfs 1848

Botryococcus Kütz. 1849

B. braunii Kütz. 1849

Сем. Hypnomonadaceae

Actinochloris Korschikov 1953

A. sphaerica Korschikov 1953

Hyaloraphidium Pascher et Korschikov 1931

H. contortum Pascher et Korschikov 1931

Сем. Chlorellaceae

Chlorella Beijer 1890

Ch. vulgaris Beij. 1890

Сем. Coelastraceae

Coelastrum Nägeli 1849

C. microporum Nägeli ex A. Braun 1855

Сем. Radiococcaceae

Coenocystis Korschikov 1953

C. obtusa Korschikov 1953

Сем. Scenedesmaceae

Desmodesmus (Chodat) An, Friedl. et Hegew.

D. communis (Hegew.) Hegew. 2000

D. opoliensis (Richt.) Hegew. 2000

Сем. Micractiniaceae

Micractinium Fresen. 1858

M. pusillum Fresen. 1858

Сем. Golenkiniaceae

Golenkinia Chodat 1894

G. radiata Chodat 1953

Hexasterias Cleve 1900

H. problematica Cleve 1900

Сем. Hydrodictyaceae

Pediastrum Meyen 1829

P. boryanum (Turpin) Menegh. 1840

Порядок Chlorosarcinales Grov.

Сем. Chlorosarcinacea

Chlorosarcina Gerneck

Ch. longispinosa Chantan. et H.C. Bold 1962

ВИДОВОЙ СОСТАВ И ЭКОЛОГО-ФИТОГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МИКРОФИТОБЕНТОСА ЧЁРНОГО МОРЯ

ТАКСОН	Характеристика		Чёрное море
	ЭК	ФГ	
1	2	3	4
Сyanoprokaryota			
<i>Anabaena spiroides</i> Kleb. 1895	М	БТ	-
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> (L.) Ralfs	П	Б	+
<i>Aphanathece saxicola</i> Nägeli 1849	М	Б	-
<i>A. saxicola</i> f. <i>nidulans</i> (Richel.) Elenkin	М	Б	-
<i>Aphanocapsa incerta</i> (Lemm.) Cronberg et Komárek 1994	ПС	БТ	-
<i>A. marina</i> Hansg. ex Foslie 1890	М	АБ	-
<i>Brachytrichia balani</i> (Thur.) Bornet et Flahault 1885	М	Б	-
<i>B. bornetii</i> Deckemb. 1901	М	Б	-
<i>B. lloydii</i> (P. Crouan et H. Crouan) P.C. Silva 1996	М	Б	-
<i>Calothrix aeruginea</i> var. <i>aeruginea</i> (Kütz.) Thur. 1875	М	БТ	-
<i>C. aeruginea</i> var. <i>abbreviata</i> Setch. et Gardner 1930	М	Б	-
<i>C. contarenii</i> (Zanard.) Bornet et Flahault 1886	М	БТ	-
<i>C. confervicola</i> (Dillwyn) C. Agardh 1824	СМ	БТ	-
<i>C. confervicola</i> var. <i>mediterranea</i> Flahault ex Bornet et Flahault 1886	М	Б	-
<i>C. crustacea</i> Schousboe et Thur. ex Bornet et Thur. 1876	М	БТ	-
<i>C. fusca</i> (Kütz.) Bornet et Flahault 1886	СМ	БТ	-
<i>C. fusca</i> f. <i>parva</i> (Elenkin) V. Poljansky	ПС	Б	-
<i>C. gypsophila</i> (Kütz.) Thur. emend. V. Poljansky	ПС	Б	-
<i>C. parasitica</i> (Chauv.) Thur. 1875	М	БТ	-
<i>C. plana</i> (Harv.) V. Poljansky 1933	ПС	Б	-
<i>C. pulvinata</i> (Mert.) C. Agardh 1824	М	БТ	-
<i>C. scopulorum</i> (Weber et Mohr) C. Agardh 1824	М	БТ	-
<i>Chamaecalyx swirenkoi</i> (Shirshov) Komárek et Anagn. 1986	С	Б	+
<i>Entophysalis granulosa</i> Kütz. 1843	М	БТ	-
<i>Gloeocapsa lithophila</i> (Erceg.) Hollerb. 1938	М	Б	-
<i>G. punctata</i> Nägeli 1849 ampl. Hollerb. 1938	М	Б	-
<i>G. rupestris</i> Kütz. 1845	М	Б	-
<i>G. turgida</i> (Kütz.) Hollerb. 1938	П	БТ	-
<i>G. varia</i> (A. Braun) Hollerb. 1938	П	Б	-
<i>Gloeocapsopsis crepidinum</i> (Thur.) Geitler ex Komárek 1993	М	Б	-
<i>Gloeotheca coerulea</i> Geitler	М	Б	-
<i>G. confluens</i> Nägeli 1849	П	БТ	-
<i>G. palea</i> (Kütz.) Nägeli 1949	М	БТ	-
<i>Gomphosphaeria aponina</i> Kütz. 1836	М	БТ	-
<i>Heteroleibleinia gardneri</i> (Geitler) Anagn. et Komárek 1988	ПС	Б	-
<i>Homoeothrix varians</i> Geitler 1927	ПС	Б	-
<i>Hydrocoleus lyngbyaceus</i> Kütz. 1849	М	Б	-
<i>Hyella balani</i> Lehmann 1903	М	Б	-
<i>H. caespitosa</i> var. <i>caespitosa</i> Bornet et Flahault 1888	СМ	БТ	+

1	2	3	4
<i>H. caespitosa</i> var. <i>nitida</i> Batters 1896	М	Б	-
<i>H. caespitosa</i> var. <i>spirorbicola</i> Hansg. 1892	М	Б	-
<i>Jaaginema subtilissimum</i> (Kütz. ex De Toni) Anagn. et Komárek 1988	ПС	Б	-
<i>J. woronichinii</i> (Anissimova) Anagn. et Komárek 1988	ПС	Б	-
<i>Kyrtuthrix maculans</i> (Gomont) Umezaki 1958	М	БТ	+
<i>Leibleinia agardhii</i> (P. Crouan et H. Crouan) Anagn. et Komárek 1988	М	Б	-
<i>Leptolyngbya angustissima</i> (W. West et G.S. West) Anagn. et Komárek 1988	П	БТ	-
<i>L. calotrichoides</i> (Gomont) Anagn. et Komárek 1988	ПС	Б	-
<i>L. fontana</i> (Kütz. ex Hansg.) Komárek 2001	ПС	Б	+
<i>L. fragilis</i> (Menegh. ex Gomont) Anagn. et Komárek 1988	М	К	-
<i>L. halophila</i> (Hansg. ex Gomont) Anagn. et Komárek 1988	С	Б	-
<i>L. minuta</i> (Lindst.) Anagn. et Komárek 1988	ПС	Б	+
<i>L. rivulariarum</i> (Gomont) Anagn. et Komárek 1988	ПС	БТ	-
<i>L. terebrans</i> (Bornet et Flahault ex Gomont) Anagn. et Komárek 1988	М	БТ	-
<i>Lyngbya aestuarii</i> (Mert.) Liebm. ex Gomont 1892	М	БТ	-
<i>L. confervoides</i> C. Agardh 1824	М	БТ	-
<i>L. epiphytica</i> f. <i>calotrichicola</i> (Copeland) N. Kondrat.	П	Б	-
<i>L. semiplena</i> (C. Agardh) J. Agardh 1842	М	БТ	-
<i>L. sordida</i> f. <i>sordida</i> (Zanard.) Gomont 1892	М	БТ	-
<i>L. sordida</i> f. <i>maxima</i> Frémy 1934	М	Б	-
<i>Mastigocoleus testarum</i> Lagerh. ex Bornet et Falhault 1886 var. <i>testarum</i>	М	БТ	-
<i>M. testarum</i> var. <i>gracilis</i> Hansg. 1892	М	БТ	-
<i>Merismopedia glauca</i> (Ehrenb.) Kütz. 1845	М	БТ	-
<i>M. glauca</i> f. <i>mediterranea</i> (Nägeli) Collins 1910	М	БТ	+
<i>M. elegans</i> A. Braun ex Kütz. 1849	М	БТ	-
<i>M. littoralis</i> (Ørsted) Rabenh. 1865	М	Б	-
<i>Microcoleus chthonoplastes</i> (Mertens) Zanard. 1840	М	БТ	-
<i>M. confluens</i> Setch. et Gardner 1918	М	Б	-
<i>M. tenerrimus</i> Gomont 1892	М	БТ	-
<i>M. tenerrimus</i> f. <i>minor</i> Elenkin	М	Б	-
<i>Microcystis aeruginosa</i> (Kütz.) Kütz. 1846	ПС	БТ	+
<i>M. pulvereae</i> f. <i>pulvereae</i> (Wood) Forti emend. Elenkin	ПС	Б	-
<i>M. pulvereae</i> f. <i>inserta</i> (Lemmerm.) Elenkin	ПС	Б	-
<i>Oscillatoria bonnemaisonii</i> (P. Crouan et H. Crouan) P. Crouan et H. Crouan ex Gomont 1892	М	БТ	+
<i>O. margaritifera</i> Kütz. ex Gomont 1892	М	БТ	-
<i>Phormidium breve</i> (Kütz. ex Gomont) Anagn. et Komárek 1988	М	БТ	-
<i>Ph. coallinae</i> (Gomont ex Gomont) Anagn. et Komárek 1988	М	БТ	-
<i>Ph. racile</i> (Menegh. ex Gomont) Anagn. 2001	М	БТ	+
<i>Ph. holdenii</i> (Forti) Branco, Sant'Anna, Azevedo et Sormus 1997	М	БТ	-
<i>Ph. hormoides</i> Setch. et Gardner 1918	М	Б	+

1	2	3	4
<i>Ph. laetevirens</i> (P. Crouan et H. Crouan ex Gomont) Anagn. et Komárek 1988	М	БТ	-
<i>Ph. limosum</i> (Dillwyn) P.C. Silva 1996	М	БТ	-
<i>Ph. nigroviride</i> (Thw. ex Gomont) Anagn. et Komárek 1988	М	БТ	+
<i>Pleurocapsa entophysaloides</i> Setch. et Garden 1918	М	Б	-
<i>Pl. fuliginosa</i> Hauck 1885	М	БТ	-
<i>Porphyrosiphon luteus</i> (Gomont) Anagn. et Komárek 1988	М	БТ	-
<i>Pseudanabaena persicina</i> (Reinke ex Gomont) Anagn. 2001	М	Б	-
<i>P. catenata</i> Lauterborn 1915	М	БТ	+
<i>Pseudocapsa sphaerica</i> (Proschk.-Lavr.) Kovácik 1988	М	Б	+
<i>Pseudophormidium battersii</i> (Gomont) Anagn. 2001	М	Б	-
<i>P. golenkinianum</i> (Gomont) Anagn. 2001	М	БТ	-
<i>Richelia intracellularis</i> J. Schmidt 1901	М	Б	-
<i>Rivularia atra</i> Roth ex Bornet et Flahault 1886	М	БТ	-
<i>R. atra</i> f. <i>hemisphaerica</i> (Kütz.) Kossinsk. 1948	М	Б	-
<i>R. bullata</i> (Poir.) Berk. ex Bornet et Flahault 1886	М	БТ	-
<i>R. nitida</i> C. Agardh ex Bornet et Flahault 1886	М	БТ	-
<i>R. polyotis</i> (J. Agardh) Hauck 1884	М	БТ	-
<i>Schizothrix lardacea</i> (Cesati) Gomont 1892	М	БТ	-
<i>S. septentrionalis</i> Gomont 1899	М	Б	-
<i>Spirulina adriatica</i> Hansg. 1890	М	Б	+
<i>S. meneghiniana</i> (Zanard.) Zanrd. ex Gomont 1892	ПС	Б	+
<i>S. miniata</i> Hauck 1878	М	Б	-
<i>S. tenuissima</i> Kütz. 1836	М	БТ	+
<i>S. tenuissima</i> f. <i>versicolor</i> (Cohn) Kossinsk. 1948	М	Б	-
<i>Synechococcus elongatus</i> (Nägeli) Nägeli 1849	ПС	БТ	+
<i>Trichocoleus tenerrimus</i> (Gomont) Anagn. 2001	М	БТ	-
<i>Xenococcus elenkinii</i> Pogribnjak 1937	М	Б	-
<i>X. pallidus</i> (Hansg.) Komárek et Anagn. 1995	М	Б	-
<i>X. schousboei</i> Thur. ex Bornet et Thur. 1880	М	Б	-
<i>Yonedaella lithophila</i> (Erceg.) Umezaki 1962	М	Б	-
Euglenophyta			
<i>Euglena deses</i> Ehrenb. 1933	П	БТ	-
<i>Eutreptia lanowii</i> Steuer 1904	М	Б	-
<i>E. viridis</i> Perty 1852	М	Б	-
<i>Trachelomonas caudata</i> (Ehrenb.) Stein 1878	П	БТ	+
<i>T. volvocina</i> var. <i>papillata</i> Lemmer. 1913	П	Б	+
Dinophyta			
<i>Amphidinium operculatum</i> Clap. et Lachm. 1859	М	К	+
<i>Ceratium furca</i> (Ehrenb) Clap. et Lachm. 1859 *	М	АБТ	+
<i>C. liniatum</i> (Ehrenb.) Cleve *	М	БТ	+
<i>C. tripos</i> (O.F. Müll.) Nitzsch 1817 *	М	АБТ	-
<i>Dinophysis acuminata</i> Clap. et Lachm. 1859	М	К	+
<i>D. fortii</i> Pavill. 1923	М	БТ	-
<i>D. ovum</i> Schütt 1895	М	АБ	-
<i>Gymnodinium simplex</i> (Lohm.) Kof. et Swezy 1921 *	М	БТ	+
<i>Gyrodinium fusiforme</i> Kof. et Swezy 1921 *	М	БТ	-

1	2	3	4
<i>Lingulodinium polyedrum</i> (Stein) Dodge 1989 *	М	К	-
<i>Noctiluca scintilans</i> (Macart.) Kof. et Swezy 1921 *	М	К	+
<i>Peridiniopsis thompsonii</i> (Thompson) Bour. 1968 *	П	Б	+
<i>Prorocentrum compressum</i> (Bailey) Abé ex Dodge 1975	М	Б	+
<i>P. cordatum</i> (Ostenf.) Dodge 1975	СМ	БТ	+
<i>P. gracile</i> Schütt	М	Б	+
<i>P. lima</i> (Ehrenb.) Dodge 1975	М	К	+
<i>P. micans</i> Ehrenb. 1833	М	К	+
<i>P. minimum</i> (Pavill.) Schiller 1931	М	АБТ	+
<i>P. vaginula</i> (Stein) Dodge 1975	М	БТ	+
<i>Protoceratium reticulatum</i> (Clap. et Lachm.) Bütschli 1885 *	М	АБ	-
<i>Protoperidinium brevipes</i> (Paulsen) Balech 1974 *	М	АБ	+
<i>P. pyriforme</i> (Paulsen) Balech 1988 *	М	Б	-
<i>Scrippsiella trochoidea</i> (Stein) Loeb. 1976 *	СМ	К	+
<i>Woloszynskia reticulata</i> Thomps. 1951 *	М	АБ	-
Cryptophyta			
<i>Cryptomonas erosa</i> Ehrenb. 1832	П	Б	+
<i>Hillea fusiformis</i> (Schiller) Schiller 1925	М	Б	+
Chrysophyta			
<i>Anacanthoica acanthos</i> (Schiller) Defl. 1952	М	БТ	-
<i>Chrysamoeba radians</i> G.A. Klebs 1893	ПС	Б	+
<i>Chrysococcus rufescens</i> G.A. Klebs 1893	П	Б	+
Ochromytha			
<i>Dictyocha speculum</i> (Ehrenb.) Haeckel 1839	М	К	+
<i>Ebria tripartita</i> (Schum.) Lemmerm. 1899	М	Б	-
<i>Hermesinum adriaticum</i> O. Zacharias 1906	М	Б	-
Haptophyta			
<i>Chrysochromulina pontica</i> Rouch. 1966		Б	-
<i>Chrysoglena verrucosa</i> Wislouch 1914	П	Б	+
<i>Emiliania huxleyi</i> (Lohm.) Hay et Mohler 1967	М	К	+
<i>Oolithotus fragilis</i> (Lohm.) Martin et Müll. 1972	ПС	Б	+
Bacillariophyta			
<i>Achnanthes amoena</i> Hustedt 1952	М	К	-
<i>A. bacescui</i> Bodeanu 1976	С	Б	-
<i>A. brevipes</i> C.A. Agardh 1824 var. <i>brevipes</i>	СМ	К	+
<i>A. brevipes</i> var. <i>angustata</i> (Grev.) Cleve 1895	СМ	БТ	-
<i>A. brevipes</i> var. <i>intermedia</i> (Kütz.) Cleve 1895	СМ	К	+
<i>A. coarctata</i> (Bréb. ex W. Smith) Grunov 1880	П	БТ	-
<i>A. conspicua</i> A. Mayer 1919	П	Б	-
<i>A. danica</i> (Flög.) Grunov 1880	М	Б	-
<i>A. dispar</i> Cleve 1891	ПС	БТ	-
<i>A. fimbriata</i> (Grunov) R. Ross 1963	СМ	БТ	-
<i>A. groenlandica</i> (Cleve) Grunov 1880	М	АБ	+
<i>A. hungarica</i> (Grunov) Grunov 1880	ПС	БТ	-
<i>A. longipes</i> Agardh 1824	М	АБТ	+
<i>A. lorenziana</i> (Cleve) Grunov ex A. Schmidt 1895	М	Б	-
<i>A. lyrata</i> Proschk.-Lavr. 1961	С	Б	-

1	2	3	4
<i>A. mirabilis</i> Proschk.-Lavr. 1955	СМ	Б	-
<i>A. parvula</i> Kütz. 1844	С	Б	-
<i>A. placentuloides</i> (Gusl.) Witk. et Lange-Bertalot 2000	С	Б	-
<i>A. pseudogroenlandica</i> Hendey 1964	М	АБТ	+
<i>A. septata</i> A. Cleve 1953	М	АБ	+
<i>Achnanthidium minutissimum</i> (Kütz.) Czarn. 1994	ПС	Б	-
<i>Actinocyclus octonarius</i> Ehrenb. 1838 var. <i>octonarius</i>	М	БТ нот.	+
<i>A. octonarius</i> var. <i>crassus</i> (W. Sm.) Hendey 1954	СМ	АБТ	-
<i>A. octonarius</i> var. <i>ralfsii</i> (W. Sm.) Hendey 1954	СМ	АБ	-
<i>A. octonarius</i> var. <i>tenellus</i> (Bréb.) Hendey 1954	М	АБ	+
<i>A. subtilis</i> (Greg.) Ralfs ex Pritch. 1861	М	Б	-
<i>Actinoptychus senarius</i> (Ehrenb.) Ehrenb. 1843	М	К	+
<i>Amphora acuta</i> Greg. 1857 var. <i>acuta</i>	М	БТ	-
<i>A. acuta</i> var. <i>arcuata</i> (A. Schmidt) Cleve 1895	М	БТ	-
<i>A. angusta</i> Gregory 1857 var. <i>angusta</i>	СМ	К	+
<i>A. angusta</i> var. <i>oblongella</i> (Grunov) Cleve	СМ	АБ	-
<i>A. arcus</i> Gregory 1857 var. <i>arcus</i>	М	АБ	+
<i>A. arcus</i> var. <i>sulcata</i> A. Schmidt 1875	М	АБТ	-
<i>A. arenaria</i> Donkin 1858	М	БТ	-
<i>A. arenicola</i> Grunov 1885 var. <i>arenicola</i>	М	Б	-
<i>A. arenicola</i> var. <i>oculata</i> Cleve 1895	М	Б	-
<i>A. aspera</i> Petit 1877	М	Б	-
<i>A. bigibba</i> Grunov ex A. Schmidt 1875	М	БТ	+
<i>A. binodis</i> Greg. 1857	М	Б	-
<i>A. caroliniana</i> Giffen 1980	СМ	АБТ	+
<i>A. castellata</i> Giffen 1980	С	Б	-
<i>A. chadzhibeiensis</i> Gusl. 1992	С	Б	-
<i>A. commutata</i> Grunov ex V. H. 1880	С	БТ	-
<i>A. copulata</i> (Kütz.) Schoeman et Archibald 1986	ПС	АБТ	-
<i>A. crassa</i> Greg. 1857	М	БТ	+
<i>A. delicatissima</i> Krasske 1930	П	Б	-
<i>A. dubia</i> Gregory 1857	М	Б	-
<i>A. genkalii</i> Gusl. 1987	С	Б	-
<i>A. gigantea</i> Grunov 1875	М	БТ	-
<i>A. graeffeana</i> Hendey 1973	М	Б	-
<i>A. helensis</i> Giffen	М	Б нот	+
<i>A. hyalina</i> Kütz. 1844 var. <i>hyalina</i>	М	АБТ нот	+
<i>A. hyalina</i> var. <i>delicatula</i> Proschk.-Lavr. 1963	С	Б	-
<i>A. hyalina</i> var. <i>inpalpabilis</i> Proschk.-Lavr. 1963	С	Б	-
<i>A. inconspicua</i> Proschk.-Lavr. 1963	С	Б	-
<i>A. interrupta</i> Heiden et Kolbe 1928	С	Б	-
<i>A. karajevae</i> Gusl. 1987	С	Б	-
<i>A. laevis</i> Gregory 1857	СМ	АБТ	+
<i>A. laevissima</i> Gregory 1857	СМ	К	-
<i>A. lydiae</i> Gusl. 1987	С	Б	-
<i>A. macilenta</i> Gregory 1857 var. <i>macilenta</i>	М	Б	-
<i>A. macilenta</i> var. <i>maeotica</i> Proschk.-Lavr. 1963	М	Б	-

Продолж. прилож. 2

1	2	3	4
<i>A. makarovae</i> Gusl. 1987	С	Б	-
<i>A. marina</i> W. Smith 1856	М	Б	-
<i>A. mexicana</i> A. Schmidt var. <i>mexicana</i>	М	БТ	-
<i>A. mexicana</i> var. <i>minor</i> B.V. Skvortzov	М	Б	-
<i>A. obtusa</i> Greg. 1857 var. <i>obtusa</i>	М	БТ	-
<i>A. obtusa</i> f. <i>distinguenda</i> Proschk.-Lavr. 1963	М	Б	-
<i>A. ocellata</i> Donkin 1861	М	БТ нот	+
<i>A. ostrearia</i> Bréb. 1849 var. <i>ostrearia</i>	М	БТ	+
<i>A. ostrearia</i> var. <i>lineata</i> Cleve 1895	М	Б	-
<i>A. ostrearia</i> var. <i>vitrea</i> Cleve 1895	М	БТ	-
<i>A. ovalis</i> (Kütz.) Kütz. 1844	ПС	К	-
<i>A. parvula</i> Proschk.-Lavr. 1963	СМ	Б	+
<i>A. pediculus</i> (Kütz.) Grunov 1875 var. <i>pediculus</i>	ПС	АБТ	-
<i>A. pediculus</i> var. <i>nebulosa</i> Proschk.-Lavr. 1963	С	Б	-
<i>A. perpusilla</i> (Grunov) Grunov 1884	ПС	Б	-
<i>A. pogrebnjakovii</i> Gusl. 1992	С	Б	-
<i>A. pontica</i> Gusl. 1992	С	Б	-
<i>A. proschkiniana</i> Gusl. 1992	С	Б	-
<i>A. proteoides</i> Hust. 1955 var. <i>proteoides</i>	М	Б	-
<i>A. proteoides</i> f. <i>varians</i> Proschk.-Lavr. 1963	С	Б	-
<i>A. proteus</i> Gregory 1857 var. <i>proteus</i>	М	К	+
<i>A. proteus</i> var. <i>contigua</i> Cleve 1895	М	АБТ	+
<i>A. proteus</i> var. <i>laevistriata</i> A. Cleve 1915	М	АБ	-
<i>A. proteus</i> var. <i>oculata</i> Perag. 1898	М	АБТ	+
<i>A. proteus</i> var. <i>oculata</i> f. <i>ambigua</i> Proschk.-Lavr. 1963	СМ	Б	-
<i>A. proteus</i> var. <i>oculata</i> f. <i>nana</i> Bodeanu 1987–1988	СМ	Б	+
<i>A. robusta</i> Gregory 1857	М	БТ	-
<i>A. subacutiuscula</i> Schoem. 1972	С	Б	-
<i>A. sublaevis</i> Hust. 1955	М	АБ	-
<i>A. tenuissima</i> Hust. 1955	М	БТ	-
<i>A. terroris</i> Ehrenb. 1853	М	АБ Т	+
<i>A. topashevskii</i> Gusl. 1992	С	Б	-
<i>A. truncata</i> Gregory 1857 var. <i>truncata</i>	М	АБ	-
<i>A. truncata</i> var. <i>brevis</i> Bodeanu 1987	СМ	Б	-
<i>A. wisei</i> (M.M. Salah) Simonsen 1962	С	БТ	-
<i>Anaulus minutus</i> Grunov ex V.H. 1880	М	БТ нот	+
<i>Anomoeoneis sculpta</i> (Ehrenb.) Cleve	С	Б	+
<i>A. sphaerophora</i> (Kütz.) Pfitzer 1871	ПС	БТ	-
<i>Anorthoneis exentrica</i> (Donkin) Grunov 1870	М	БТ	-
<i>A. hummii</i> Hust. 1955	С	Б	-
<i>Ardissonea baculus</i> (Gregory) Grunov 1880	СМ	БТ	+
<i>A. brockmannii</i> (Hust.) L.I. Ryab. 2006	М	Б	-
<i>A. crystallina</i> (C. Agardh) Grunov 1880	СМ	БТ	+
<i>A. formosa</i> (Hantzsch) Grunov 1880	М	БТ	+
<i>A. fulgens</i> (Grev.) Grunov 1880	М	БТ	-
<i>A. robusta</i> (Ralfs ex Pritch.) De Not. 1870	М	БТ	+
<i>A. superba</i> (Kütz.) comb. nov.	М	Б	+

1	2	3	4
<i>Asterionella formosa</i> Hassal 1850	М	БТ	-
<i>Asterionellopsis glacialis</i> (Castr.) Round 1990	М	БТ нот	-
<i>Asteromphalus robustus</i> Castr.	ПС	Б	-
<i>Aulacoseira granulata</i> (Ehrenb.) Simonsen 1979 var. <i>granulata</i>	СМ	К	-
<i>A. granulata</i> var. <i>angustissima</i> (O. F. Müll.) Simons. 1979*	СМ	БТ	-
<i>A. italica</i> (Ehrenb.) Simonsen 1979	М	БТ	-
<i>Auliscus sculptus</i> (W. Smith) Ralfs ex Pritch. 1861	М	БТ	-
<i>Auricula complexa</i> (Gregory) Cleve 1894	М	АБ	-
<i>A. intermedia</i> (Lewis) Cleve 1894	М	Б	-
<i>Azpeitia nodulifera</i> (A. Schmidt) G.A. Fryxell et P.A. Sims 1986	М	К	-
<i>Bacillaria paxillifera</i> (O.F. Müll.) T. Marsson 1901	СМ	К	+
<i>B. socialis</i> (Gregory) Grunov 1880 var. <i>socialis</i>	М	АБТ	-
<i>B. socialis</i> var. <i>baltica</i> Grunov ex De Toni 1891	М	АБТ	+
<i>Bacteriastrium hyalinum</i> Lauder 1864 *	М	БТ	+
<i>Berkeleya micans</i> (Lyngb.) Grunov ex V. Heurck 1880	СМ	Б нот	+
<i>B. rutilans</i> (Trent.) Grunov 1880	СМ	АБ нот	+
<i>B. scopulorum</i> (Bréb. et Kütz.) E.J. Cox 1982	СМ	АБТ	-
<i>Biddulphia rostrata</i> Hust. 1939 var. <i>rostrata</i>	С	Б	-
<i>B. rostrata</i> var. <i>alata</i> Proschk.-Lavr. 1961	С	Б	-
<i>Biremis ambigua</i> (Cleve) D.G. Mann 1990	СМ	БТ	-
<i>B. lucens</i> (Hust.) Sabbe, Witk. et Vyverman 1995	СМ	Б	-
<i>Brachysira aponina</i> Kütz. 1836	СМ	Б	-
<i>Brebissonia lanceolata</i> (C. Agardh) Mahon. et Reimer 1984	СМ	АБ	-
<i>Caloneis amphisbaena</i> (Bory) Cleve 1894 var. <i>amphisbaena</i>	ПС	АБТ	-
<i>C. amphisbaena</i> var. <i>aequata</i> Kolbe	М	Б	-
<i>C. densestriata</i> (Proschk.-Lavr.) Gusl. 1992	М	Б	-
<i>C. liber</i> (W. Smith) Cleve 1894 var. <i>liber</i>	М	К	+
<i>C. liber</i> var. <i>bicuneata</i> (Grunov) Cleve 1894	СМ	Б	-
<i>C. linearis</i> (Grunov) Boyer 1927	М	АБТ	-
<i>C. oregonica</i> (Ehrenb.) Patrick 1966	СМ	Б	-
<i>C. probabilis</i> (A. Schmidt) Cleve 1894 var. <i>probabilis</i>	М	БТ	-
<i>C. probabilis</i> var. <i>pinnularioides</i> Proschk.-Lavr. 1963	С	Б	-
<i>C. silicula</i> (Ehrenb.) Cleve 1894	СМ	АБТ	-
<i>C. subsalina</i> (Donkin) Hendey 1951	СМ	АБТ	-
<i>C. westii</i> (W. Smith) Hendey 1964	СМ	Б	+
<i>Campylodiscus bicostatus</i> W. Smith 1854	М	Б	-
<i>C. daemelianus</i> Grunov 1874	М	БТ	-
<i>C. decorus</i> Bréb. 1854	М	БТ	-
<i>C. echeneis</i> Ehrenb. 1840	С	Б	-
<i>C. eximius</i> Gregory 1857	М	АБ	-
<i>C. fastuosus</i> Ehrenb. 1845	М	АБТ нот	+
<i>C. impressus</i> Grunov 1877	М	Б	-
<i>C. noricus</i> Ehrenb. ex Kütz. 1844	М	Б	-
<i>C. ralfsii</i> W. Sm. 1853	М	БТ	-
<i>C. thuretii</i> Bréb. 1854 var. <i>thuretii</i>	М	АБТ	+
<i>C. thuretii</i> var. <i>lineolatus</i> Proschk.-Lavr. 1955	СМ	Б	-
<i>Carinasigma rectum</i> (Donkin) G. Reid 2012	М	БТ нот	+

Продолж. прилож. 2

1	2	3	4
<i>C. minuta</i> (Donkin) G. Reid 2012	М	Б	-
<i>Catacombus gaillonii</i> (Bory) Williams et Round 1990	СМ	БТ	+
<i>Cavinula lacustris</i> (Gregory) D.G. Mann et Stick. 1990	П	Б	-
<i>Cerataulina pelagica</i> (Cleve) Hendeby 1937 *	М	БТ нот	+
<i>Cerataulus turgidus</i> (Ehrenb.) Ehrenb. 1843 *	М	Б	-
<i>C. smithii</i> Ralfs ex Pritch. 1861 *	М	Б	-
<i>Ceratoneis arcus</i> (Ehrenb.) Kütz. 1844 *	П	АБ	-
<i>Chaetoceros affinis</i> Lauder 1864 *	М	К	+
<i>Ch. compressus</i> Lauder 1864 *	М	БТ	+
<i>Ch. contortus</i> Schütt 1895 *	М	Б нот	-
<i>Ch. costatus</i> Pavill. 1911 *	М	Б	-
<i>Ch. curvisetus</i> Cleve 1889 *	М	К	-
<i>Ch. diadema</i> (Ehrenb.) Gran 1897 *	М	Б нот	-
<i>Ch. lorenzianus</i> Grunov 1863 *	М	БТ нот	-
<i>Ch. muelleri</i> Lemmerm. *	М	Б	-
<i>Ch. paulsenii</i> Ostenf. 1901 *	М	Б	-
<i>Ch. rigidus</i> Ostenf. 1901 *	М	Б	-
<i>Ch. similis</i> P.T. Cleve 1896 *	М	АБ нот	-
<i>Ch. simplex</i> Ostenf. 1901 *	М	БТ нот	-
<i>Ch. socialis</i> Lauder 1864 *	М	БТ нот	+
<i>Ch. subsecundus</i> (Grunov) Hust. 1927 *	М	АБ	-
<i>Ch. subtilis</i> P.T. Cleve 1896 *	М	Б нот	-
<i>Ch. teres</i> P.T. Cleve 1896 *	М	АБ	-
<i>Climaconeis inflexa</i> (Bréb. ex Kütz.) E.J. Cox 1982 *	М	Б	+
<i>Climacosphenia monilifera</i> Ehrenb. 1841	М	БТ	+
<i>Cocconeis britannica</i> Nägeli ex Kütz. 1849	М	БТ	-
<i>C. costata</i> Gregory 1855	М	К	+
<i>C. dirupta</i> Gregory 1857 var. <i>dirupta</i>	М	К	-
<i>C. dirupta</i> var. <i>flexella</i> Janisch	М	АБ	-
<i>C. dirupta</i> var. <i>sigma</i> Pant.	М	Б	-
<i>C. discoloides</i> Hust. 1955	М	Б	-
<i>C. disculus</i> (Schum.) Cleve 1882	ПС	Б	-
<i>C. distans</i> Greg. 1857	М	АБТ	+
<i>C. engelbrechtii</i> B.J. Cholnoky 1955	С	Б	+
<i>C. kamchatkiensis</i> Mann 1925	М	Б	+
<i>C. kujalnitzkensis</i> Gusl. et Geras. 1992	М	Б	-
<i>C. maxima</i> (Grunov) Perag. 1897	М	БТ	+
<i>C. molesta</i> Kütz. 1844 var. <i>molesta</i>	М	БТ	-
<i>C. molesta</i> var. <i>crucifera</i> Grunov ex V.H. 1880	М	Б	-
<i>C. neodiminuta</i> Krammer 1990	ПС	К	-
<i>C. notata</i> Petit 1877	М	АБ нот	+
<i>C. pediculus</i> Ehrenb. 1838	ПС	АБ	+
<i>C. pellucida</i> Hantzsch 1863	М	БТ	-
<i>C. placentula</i> Ehrenb. 1838 var. <i>placentula</i>	С	К	-
<i>C. placentula</i> var. <i>euglypta</i> (Ehrenb.) Cleve 1884	СМ	АБТ	+
<i>C. placentula</i> var. <i>intermedia</i> (Herib. et M. Perag.) Cleve 1895	ПС	АБ	-
<i>C. placentula</i> var. <i>lineata</i> (Ehrenb.) Cleve 1895	ПС	АБ	-

Продолж. прилож. 2

1	2	3	4
<i>C. placentuloides</i> Gusl. 1992	CM	Б	-
<i>C. pseudodebesii</i> Proschk.-Lavr. 1963	CM	Б	-
<i>C. pseudomarginata</i> Greg. 1857	М	АБТ	-
<i>C. quarnerensis</i> (Grunov) A. Schmidt 1874	М	БТ	-
<i>C. scutellum</i> Ehrenb. 1838 var. <i>scutellum</i>	CM	К	+
<i>C. scutellum</i> var. <i>adjuncta</i> A. Schmidt 1874	CM	Б	-
<i>C. scutellum</i> var. <i>minutissima</i> Grun. ex V.H. 1880	CM	АБТ	-
<i>C. scutellum</i> var. <i>ornata</i> Grunov 1870	М	Б	+
<i>C. scutellum</i> var. <i>parva</i> (Grunov ex V.H.) Cleve 1895	CM	АБТ	+
<i>C. speciosa</i> Greg. 1855	М	АБ	+
<i>C. stauroneiformis</i> (V.H.) Okuno	CM	АБ	+
<i>Coscinodiscus apiculatus</i> Ehrenb. 1844 *	М	АБ	+
<i>C. asteromphalus</i> Ehrenb. 1844 var. <i>asteromphalus</i> *	М	АБ	-
<i>C. asteromphalus</i> var. <i>subbuliens</i> (Jörg.) Cleve 1894 *	CM	Б	-
<i>C. centralis</i> Ehrenb. 1844 *	М	Б	-
<i>C. commutatus</i> Grunov 1884 *	М	Б	-
<i>C. concinnus</i> W. Sm. 1856 var. <i>concinnus</i> *	С	АБ	-
<i>C. concinnus</i> var. <i>tenuis</i> Proschk.-Lavr. 1963 *	С	Б	-
<i>C. gigas</i> Ehrenb. 1941 *	М	Б нот	-
<i>C. granii</i> Gough 1905 *	М	Б нот	+
<i>C. janischii</i> A. Schmidt 1878 *	М	Б нот	+
<i>C. jonesianus</i> (Grev.) Ostenf. 1915 *	М	Б	+
<i>C. lewisianus</i> Grev. 1866 *	П	Б	-
<i>C. perforatus</i> Ehrenb. 1844 *	М	АБТ	+
<i>C. radiatus</i> Ehrenb. 1841 *	М	К	+
<i>Cosmioneis pusilla</i> (W. Smith) Mann et A.J. Stick. 1990	ПС	Б	-
<i>Craticula spidate</i> (Kütz.) D.G. Mann 1990	ПС	АБТ	-
<i>C. halophila</i> (Grunov ex V.H.) D.G. Mann 1990 var. <i>halophila</i>	CM	Б	+
<i>C. halophila</i> var. <i>convergens</i> (Pr.-Lavr.) L.I. Ryab. 2006	С	Б	+
<i>Ctenophora pulchella</i> (Ralfs ex Kütz.) Williams et Round 1986	ПС	АБ	+
<i>Cyclostephanos dubius</i> (Fricke) Round 1982 var. <i>dubius</i> *	CM	Б	-
<i>C. dubius</i> var. <i>romanicus</i> (Bodeanu) com. nov.*	С	Б	-
<i>Cyclotella atomus</i> Hust. 1942 *	CM	Б	-
<i>C. bodanica</i> var. <i>lemanensis</i> O.F. Müll. *	CM	Б	-
<i>C. choctawhatcheeana</i> Prasad 1990 *	М	БТ нот	+
<i>C. convexa</i> (Ehrenb.) Kütz. 1844 *	С	Б	-
<i>C. meneghiniana</i> Kütz. 1844 *	ПС	К	-
<i>C. ocellata</i> Pant. 1901 *	ПС	Б	-
<i>C. operculata</i> (C. Agardh) Kütz. 1844 *	С	Б	-
<i>C. stelligera</i> (Cleve et Grunov) Van Heurck 1882 *	П	Б	+
<i>C. striata</i> (Kütz.) Grunov 1880 *	CM	Б	-
<i>C. undulata</i> Bodeanu 1976 *	CM	Б	-
<i>Cylindrotheca closterium</i> (Ehrenb.) Reim. et Lewin 1964	М	К	+
<i>Cymatopleura angulata</i> Grev.	CM	Б	-
<i>C. elliptica</i> (Bréb.) W. Smith 1851	ПС	Б	-
<i>C. librile</i> (Ehrenb.) Pant. 1902	ПС	К	-
<i>Cymatosira belgica</i> Grunov 1881	М	Б	-

1	2	3	4
<i>Cymbella affinis</i> Kütz. 1844	П	АБТ	-
<i>C. amphicephala</i> Nägeli ex Kütz. 1849	М	АБ	-
<i>C. (Amphora) angusta</i> var. <i>kujalnitzkensis</i> Gusl. et Geras. 1992	С	Б	-
<i>C. aspera</i> (Ehrenb.) H. Perag. 1889	С	АБ нот	-
<i>C. cistula</i> (Hempr. et Ehrenb.) O. Kirchn. 1878	СМ	АБТ	-
<i>C. helvetica</i> Kütz. 1844	ПС	Б	-
<i>C. lanceolata</i> (Ehrenb.) Kirchn. 1878	СМ	БТ	-
<i>C. navicula</i> Skv.	С	Б	-
<i>C. odessana</i> Gusl. 1992	С	Б	-
<i>C. parva</i> (W. Smith) Cleve 1894	С	АБТ	-
<i>C. pusilla</i> Grunov 1875	СМ	БТ	+
<i>C. tumida</i> (Bréb.) V.H. 1880	ПС	БТ	-
<i>C. tumidula</i> Grunov 1875	ПС	БТ	-
<i>C. turgida</i> Gregory 1856	С	АБТ	-
<i>C. ventricosa</i> C. Agardh 1830	С	АБ	-
<i>Delphineis surirella</i> (Ehrenb.) G.W. Andrews 1981 var. <i>surirella</i>	М	БТ	-
<i>D. surirella</i> var. <i>australis</i> (Petit) L.I. Ryab. 2006	М	БТ	-
<i>Denticula tenuis</i> Kütz. 1844	ПС	БТ	-
<i>Detonula confervacea</i> (Cleve) Gran 1900	М	Б	-
<i>Diatoma hiemale</i> (Lyngb.) Heib. 1863	П	АБ	-
<i>D. tenuis</i> C. Agardh 1812	ПС	К	+
<i>D. vulgaris</i> Bory de Saint-Vincent 1824	ПС	Б нот	+
<i>D. vulgaris</i> var. <i>brevis</i> Grunov 1862	П	Б	-
<i>D. vulgaris</i> f. <i>subsalina</i> Proschk.-Lavr. 1963	С	Б	-
<i>D. vulgaris</i> var. <i>ehrenbergii</i> (Kütz.) Grunov 1862	СМ	АБ	-
<i>D. vulgaris</i> var. <i>linearis</i> Grunov in V.H. 1881	СМ	АБ	-
<i>D. vulgaris</i> var. <i>producta</i> Grunov 1862	П	АБ	-
<i>Diatomella salina</i> var. <i>septata</i> (Nik.) I.V. Makar. 1968	СМ	Б	+
<i>Dimeregramma fulvum</i> (Greg.) Ralfs ex Pritch. 1861	М	Б	-
<i>D. minor</i> (Gregory) Ralfs ex Pritch. 1861 var. <i>minor</i>	М	АБТ	+
<i>D. minor</i> var. <i>nana</i> (Gregory) V.H. 1880	М	Б	-
<i>Diploneis bombus</i> (Ehrenb.) Cleve 1894	М	БТ	+
<i>D. chersonensis</i> (Grunov) Cleve 1894	М	АБТ	+
<i>D. crabro</i> Ehrenb. 1849	М	БТ	-
<i>D. didyma</i> (Ehrenb.) Cleve 1894	СМ	АБТ	+
<i>D. elliptica</i> (Kütz.) Cleve 1894	СМ	БТ	-
<i>D. finnica</i> (Ehrenb.) Cleve 1891	СМ	БТ	+
<i>D. fusca</i> (Gregory) Cleve 1894 var. <i>fusca</i>	М	АБТ	+
<i>D. fusca</i> var. <i>delicata</i> (A. Schmidt) Cleve 1894	М	Б	-
<i>D. gemmata</i> (Grev.) Cleve 1894 var. <i>gemma</i>	М	БТ	-
<i>D. gemmata</i> var. <i>pristiophora</i> (Janisch) Cleve 1894	М	Б	-
<i>D. incurvata</i> (Greg.) Cleve 1894	М	БТ	-
<i>D. interrupta</i> (Kütz.) Cleve 1894 var. <i>interrupta</i>	СМ	АБТ	-
<i>D. interrupta</i> var. <i>heeri</i> (Pant.) Hust. 1927-1937	СМ	Б	-
<i>D. lineata</i> (Donk.) Cleve 1894	М	БТ	+
<i>D. littoralis</i> (Donkin) Cleve 1894	М	АБТ	-
<i>D. notabilis</i> (Grev.) Cleve 1894 var. <i>notabilis</i>	М	БТ	+

1	2	3	4
<i>D. notabilis</i> var. <i>tenera</i> Proschk.-Lavr. 1963	С	Б	-
<i>D. oblongella</i> (Nägeli) A. Cleve 1922	ПС	Б	+
<i>D. oculata</i> (Bréb.) Cleve 1894	ПС	Б	-
<i>D. ovalis</i> (Hilse) Cleve 1894	ПС	АБТ	+
<i>D. pandura</i> (Bréb.) Cleve 1894	М	Б	-
<i>D. papula</i> (A. Schmidt) Cleve 1894	М	БТ	-
<i>D. parma</i> Cleve 1891	ПС	Б	+
<i>D. pseudoovalis</i> Hust. 1930	СМ	Б	-
<i>D. smithii</i> (Bréb.) Cleve 1894 var. <i>smithii</i>	СМ	К	+
<i>D. smithii</i> var. <i>constricta</i> Heid. et Kolbe 1928	М	Б	-
<i>D. smithii</i> var. <i>pumila</i> (Grunov) Hust. 1937	СМ	БТ	+
<i>D. smithii</i> var. <i>rhombica</i> Mereschk. 1902	СМ	АБТ	+
<i>D. splendida</i> (Greg.) Cleve 1894	М	АБТ	-
<i>D. subadvena</i> Hust. 1937	М	Б нот	+
<i>D. subcincta</i> (A. Schmidt) Cleve 1894	М	АБТ	+
<i>D. suborbicularis</i> (Greg.) Cleve 1894	М	БТ	+
<i>D. vacillans</i> (A. Schmidt) Cleve 1894	М	БТ	-
<i>D. vetula</i> (A. Schmidt) Cleve 1894	М	Б	-
<i>Ditylum brightwellii</i> (West.) Grunov 1883 *	М	БТ нот	+
<i>Encyonema caespitosum</i> Kütz. 1849	ПС	Б	-
<i>E. paradoxum</i> Kütz. 1844	ПС	Б	-
<i>E. prostratum</i> (Berk.) Kütz. 1844	ПС	Б	-
<i>Endictya oceanica</i> Ehrenb. 1845	М	Б	-
<i>Entomoneis alata</i> (Ehrenb.) Ehrenb. 1845	С	АБТ нот	+
<i>E. gigantea</i> (Grunov) Nizamuddin 1983 var. <i>gigantea</i>	М	АБТ	-
<i>E. gigantea</i> var. <i>decussata</i> (Grunov) Gusl. 2002	СМ	Б	-
<i>E. gigantea</i> var. <i>sulcata</i> (O'Meara ex Perag.) Gusl. 2002	М	Б	-
<i>E. paludosa</i> (W. Smith) Reimer 1975 var. <i>paludosa</i>	СМ	АБ нот	+
<i>E. paludosa</i> var. <i>duplex</i> (Donkin) Czarn. et Reinke 1982	С	АБ	+
<i>E. ventusta</i> (Grev.) Gusl.	М	АБ	-
<i>Epithemia adnata</i> (Kütz.) Bréb. 1838 var. <i>adnata</i>	М	АБТ	-
<i>E. adnata</i> var. <i>porcelus</i> (Kütz.) Ross 1950	М	БТ	-
<i>E. argus</i> (Ehrenb.) Kütz. 1844	СМ	БТ	-
<i>E. construens</i> (Ehrenb.) Grunov	СМ	Б	-
<i>E. hyndmannii</i> W. Smith 1850	М	Б	-
<i>E. sores</i> Kütz. 1844	ПС	АБТ	-
<i>E. turgida</i> (Ehrenb.) Kütz. 1844 var. <i>turgida</i>	ПС	АБТ	-
<i>E. turgida</i> var. <i>granulata</i> (Ehrenb.) Brun 1880	ПС	АБ	-
<i>Falcula media</i> var. <i>subsalina</i> Proschk.-Lavr. 1963	М	Б	+
<i>Fallacia forcipata</i> (Grev.) A.J. Stick. et D.G. Mann 1990	М	К	+
<i>F. inattिंगens</i> (Simonsen) D.G. Mann 1990	С	Б	-
<i>F. nummularia</i> (Grev.) G.D. Mann 1990	С	Б	-
<i>F. phyllophorae</i> (Gusl.) L.I. Ryab. 2006	С	Б	+
<i>F. pygmaea</i> (Kütz.) A.J. Stick. et D.G. Mann 1990	СМ	БТ	+
<i>F. septifera</i> (Proschk.-Lavr.) L.I. Ryab. 2006	С	Б	-
<i>F. subforcipata</i> (Hust.) D.G. Mann 1990	СМ	Б	-
<i>F. versicolor</i> (Hust.) D.G. Mann 1990	М	Б	-

Продолж. прилож. 2

1	2	3	4
<i>Fogedia finmarchica</i> (Cleve et Grunov) Witk., Metz. et Lange-Bert.	М	Б	-
<i>Fragilaria arcus</i> (Ehrenb.) Cleve 1894 *	М	Б	-
<i>Fr. capucina</i> Desm. 1825 *	ПС	К	-
<i>Fr. crotonensis</i> Kitton 1869 *	П	К	-
<i>Fr. delicatissima</i> Proschk.-Lavr. 1960 *	СМ	Б	+
<i>Fr. intermedia</i> Grunov ex V. H. 1880 *	П	АБ	-
<i>Fr. striatula</i> Lyngb. 1819 *	М	К	+
<i>Fr. vaucheriae</i> (Kütz.) J.B. Petersen 1938 *	М	БТ	-
<i>Fragilariopsis cylindrus</i> (Grunov) Krieger 1954 *	М	АБ	+
<i>Gephyria media</i> Arn. 1858	М	Б	-
<i>Glyphodesmis distans</i> (Greg.) Grunov 1880	М	Б	-
<i>Gomphonema acuminatum</i> Ehrenb. 1832	ПС	АБТ	-
<i>G. angustatum</i> (Kütz.) Rabenh. 1864	ПС	К	-
<i>G. augur</i> Ehrenb. 1840	ПС	БТ	-
<i>G. olivaceum</i> (Lygb.) Kütz. 1844 var. <i>olivaceum</i>	ПС	АБТ	-
<i>G. olivaceum</i> var. <i>minutissima</i> Hust. 1930	ПС	АБ	-
<i>G. parvulum</i> var. <i>parvulum</i> (Kütz.) Kütz. 1849	ПС	БТ	-
<i>G. parvulum</i> var. <i>lagenula</i> (Kütz.) Hust.	ПС	БТ	-
<i>G. productum</i> (Grunov) Lange-Bert. et Reich. 1993	ПС	БТ	-
<i>G. salinarum</i> (Pant.) Cleve 1894 var. <i>salinarum</i>	СМ	Б	-
<i>G. salinarum</i> var. <i>staurophorum</i> (Pant.) Cleve 1894	П	Б	-
<i>G. truncatum</i> Ehrenb. 1832	ПС	БТ	-
<i>G. turris</i> Ehrenb. 1843	ПС	БТ	-
<i>Gomphonemopsis domniciae</i> (Gusl.) Gusl. 1992	С	Б	-
<i>G. pseudexigua</i> (Simonsen) Medlin 1986	М	АБТ нот	+
<i>Grammatophora angulosa</i> Ehrenb. 1841 var. <i>angulosa</i>	М	К	+
<i>Gr. angulosa</i> var. <i>adriatica</i> Ehrenb. 1841	М	АБТ	-
<i>Gr. angulosa</i> var. <i>islandica</i> (Ehrenb.) Grunov	М	АБ	-
<i>Gr. hamulifera</i> Kütz. 1844	М	БТ	-
<i>Gr. macilenta</i> W. Smith 1856	СМ	Б	-
<i>Gr. marina</i> (Lyngb.) Kütz. 1844 var. <i>marina</i>	М	К	+
<i>Gr. marina</i> var. <i>adriatica</i> Grunov 1880	М	Б	-
<i>Gr. serpentina</i> Ehrenb.	М	БТ нот	+
<i>Gr. spinosa</i> Proschk.-Lavr. 1960	С	Б	+
<i>Gr. subtilissima</i> J.W. Bailey 1861	СМ	Б	-
<i>Gyrosigma acuminatum</i> (Kütz.) Rabenh. 1853	ПС	АБТ	-
<i>G. attenuatum</i> (Kütz.) Rabenh. 1853	ПС	К	-
<i>G. balticum</i> (Ehrenb.) Rabenh. 1853 var. <i>balticum</i>	СМ	АБТ	+
<i>G. balticum</i> f. <i>maeoticum</i> (Pant.) Proschk.-Lavr	С	Б	-
<i>G. scalpoides</i> (Rabenhorst) Cleve 1894	ПС	К	-
<i>G. eximium</i> (Thw.) Boyer 1927	С	Б	-
<i>Gyrosigma fasciola</i> (Ehrenb.) Griff. et Henfr. 1856 var. <i>fasciola</i>	М	АБТ	+
<i>G. fasciola</i> var. <i>arcuatum</i> (Donkin) Cleve 1894	М	Б	-
<i>G. littorale</i> (W. Smith) Griff. et Henfr. 1856	М	АБ	-
<i>G. macrum</i> (W. Smith) Griff. et Henfr. 1856	М	БТ	-
<i>G. prolongatum</i> (W. Smith) Griff. et Henfr. 1856 var. <i>prolongatum</i>	М	АБ нот	+
<i>G. prolongatum</i> var. <i>closterioides</i> (Grunov) Cleve 1894	М	Б	+

Продолж. прилож. 2

1	2	3	4
<i>G. spencerii</i> (J.W. Bailey ex Quek.) Griff. et Henfr. 1856	С	К	-
<i>G. strigilis</i> (W. Smith) Cleve 1894	С	Б нот	-
<i>G. tenuissimum</i> (W. Smith) Griff. et Henfr. 1856	С	БТ нот	+
<i>Halamphora acutiuscula</i> (Kütz.) Levkov 2009	СМ	К	-
<i>H. angularis</i> (Gregory) Levkov 2009	С	БТ	-
<i>H. coffeiformis</i> (C. Agardh) Levkov 2009 var. <i>coffeiformis</i>	СМ	АБТ	+
<i>H. coffeiformis</i> var. <i>angularis</i> (Cl.) comb. nov.	СМ	Б	-
<i>H. costata</i> (W. Smith) Levkov 2009	М	БТ	+
<i>H. cuneata</i> (Cleve) Levkov 2009	М	БТ	-
<i>H. eunotia</i> (Cleve) Levkov 2009 var. <i>eunotia</i>	С	К	+
<i>H. eunotia</i> var. <i>holsatica</i> (Hust.) comb. nov.	М	Б	-
<i>H. exigua</i> (Gregory) Levkov 2009	СМ	АБТ	+
<i>H. granulata</i> (Gregory) Levkov 2009 var. <i>granulata</i>	М	БТ нот	+
<i>H. granulata</i> var. <i>costata</i> (Proschk.-Lavr.) Levkov 2009	СМ	Б	-
<i>H. granulata</i> var. <i>punctata</i> (Proschk.-Lavr.) comb. nov.	СМ	Б	+
<i>H. hybrida</i> (Grunov) Levkov 2009	М	Б	-
<i>H. thumensis</i> (Mayer) Levkov 2009	П	Б	-
<i>H. turgida</i> (Gregory) Levkov 2009	М	БТ	-
<i>H. subangularis</i> (Hust.) Levkov 2009	М	Б	+
<i>H. subcuneata</i> (Hust.) Levkov 2009	С	Б	-
<i>H. veneta</i> (Kütz.) Levkov 2009	ПС	Б	-
<i>Hantzschia amphioxys</i> (Ehrenb.) Grunov ex Cleve 1877	ПС	АБТ	-
<i>H. amphioxys</i> f. <i>capitata</i> (O.F. Müll.) A. Cleve 1948	С	Б	-
<i>H. crassa</i> Pant. 1902 var. <i>crassa</i>	СМ	Б	-
<i>H. crassa</i> var. <i>obtusa</i> Wislouch et Poretzky 1924	СМ	Б	-
<i>H. marina</i> (Donkin) Grunov 1880	М	БТ	+
<i>H. virgata</i> (Roper) Grunov 1877 var. <i>virgata</i>	СМ	АБТ	-
<i>H. virgata</i> var. <i>capitellata</i> Hust. 1922	СМ	АБ	-
<i>Haslea crystallina</i> (Hust.) Simonsen 1974	М	Б	+
<i>H. crucigera</i> (W. Smith) Simonsen 1974	М	АБ	-
<i>H. ostrearia</i> (Gaillon) Simonsen 1974	М	Б	+
<i>H. subagnita</i> Proschk.-Lavr.) I.V. Makar. et N.I. Kar. 1985	СМ	Б	+
<i>Hemiaulus hauckii</i> Grunov 1880	М	БТ нот	+
<i>Hyalodiscus ambiguus</i> Grunov 1880	СМ	БТ	+
<i>H. scoticus</i> (Kütz.) Grunov ex V.H. 1880 var. <i>scoticus</i>	СМ	К	+
<i>H. scoticus</i> var. <i>griseolus</i> Proschk.-Lavr.	СМ	Б	-
<i>H. subtilis</i> J.W. Bailey 1854	М	АБ	-
<i>Hyalosynedra laevigata</i> var. <i>provincialis</i> (Perag.) comb. nov.	С	Б	-
<i>Lemnicola hungarica</i> (Grunow) F. E. Round et P. W. Basson	П	БТ	-
<i>Leptocylindrus adriaticus</i> Schrod 1908 *	М	Б	-
<i>L. danicus</i> Cleve 1889 *	М	К	+
<i>L. minimus</i> Gran 1915 *	М	БТ нот	+
<i>Licmophora abbreviata</i> C. Agardh 1831	М	АБ	+
<i>L. communis</i> (Heib.) Grunov in 1880	М	АБ	-
<i>L. dalmatica</i> (Kütz.) Grunov 1867	М	Б	+
<i>L. debilis</i> (Kütz.) Grunov 1880	М	БТ	-
<i>L. ehrenbergii</i> (Kütz.) Grunov 1880	М	БТ нот	+

Продолж. прилож. 2

1	2	3	4
<i>L. flabellata</i> C. Agardh 1830	М	БТ нот	+
<i>L. gracilis</i> (Ehrenb.) Grunov 1880 var. <i>gracilis</i>	М	АБТ	+
<i>L. gracilis</i> var. <i>anglica</i> (Kütz.) H. Perag. et M. Perag. 1901	М	Б	-
<i>L. grandis</i> (Kütz.) Grunov 1880	М	БТ	-
<i>L. hastata</i> Mereschk. 1901	М	Б	+
<i>L. juergensii</i> Agardh 1831	М	Б	-
<i>L. nubecula</i> (Kütz.) Grunov 1878	М	Б	-
<i>L. oedipus</i> (Kütz.) Grunov 1881	М	АБ	-
<i>L. ovulum</i> Mereschk. 1902	М	БТ	+
<i>L. paradoxa</i> (Lyngb.) Agardh 1828 var. <i>paradoxa</i>	М	К	+
<i>L. paradoxa</i> var. <i>crystallina</i> (Kütz.) Grunov 1880	М	Б	-
<i>L. paradoxa</i> var. <i>tincta</i> (Agardh) Hust. 1927–1937	М	Б	-
<i>L. reinhardii</i> Grunov 1880	М	Б	-
<i>L. subundulata</i> Mereschk.	М	Б	-
<i>Luticula mutica</i> (Kütz.) D.G. Mann 1990	ПС	Б	-
<i>Lyrella abrupta</i> (Gregory) D.G. Mann 1990	М	БТ	+
<i>L. approximata</i> (Grev.) D.G. Mann 1990	М	Б	-
<i>L. circumsecta</i> (Grunov ex A. Schmidt) D.G. Mann 1990	М	БТ	+
<i>L. clavata</i> (Greg.) D.G. Mann 1990	М	БТ	-
<i>L. clavata</i> f. <i>elongata</i> (Perag.) L.I. Ryab. 2006	М	Б	-
<i>L. dissipata</i> (Hust.) Gusl. et N.I. Kar. 1992	М	Б	-
<i>L. hennedyii</i> (W. Smith) A.J. Stick. et D.G. Mann 1990 var. <i>hennedyii</i>	М	АБТ	+
<i>L. hennedyi</i> f. <i>cuneata</i> (A. Schmidt) L.I. Ryab. 2006	М	Б	-
<i>L. hennedyii</i> var. <i>neapolitana</i> (Cleve) L.I. Ryab. 2006	М	Б	+
<i>L. lyra</i> (Ehrenb.) N.I. Karajeva 1978 var. <i>lyra</i>	М	БТ нот	+
<i>L. lyra</i> var. <i>atlantica</i> (A. Schmidt) Gusl. et N.I. Kar. 1992	М	АБ	-
<i>L. lyra</i> var. <i>elliptica</i> (A. Schmidt) Gusl. et N.I. Kar. 1992	М	БТ	-
<i>L. lyra</i> f. <i>typica</i> (Hust.) L.I. Ryab. 2006	СМ	Б	+
<i>L. lyroides</i> (Hendey) D.G. Mann 1990	М	БТ	+
<i>L. nebulosa</i> (Greg.) D.G. Mann 1990	М	БТ	-
<i>L. perplexa</i> (H. Perag. et M. Perag.) L.I. Ryab. 2006	М	Б	+
<i>L. rudiformis</i> (Hust.) Gusl. et N.I. Karajeva 1992	М	Б	-
<i>L. spectabilis</i> (Greg.) D.G. Mann 1990	М	АБТ	+
<i>Martyana martyi</i> (Herib.) Round 1990	ПС	Б	-
<i>Mastogloia angulata</i> Lewis 1861	М	БТ	-
<i>M. apiculata</i> W. Smith 1853	СМ	БТ	-
<i>M. baldjikianiana</i> Grunov ex A. Schmidt 1893	М	БТ	-
<i>M. binotata</i> (Grunov) Cleve 1895	М	БТ	-
<i>M. braunii</i> Grunov 1863	СМ	БТ	+
<i>M. crucicula</i> (Grunov) Cleve 1895	М	БТ	-
<i>M. erythraea</i> Grunov 1860 var. <i>erythraea</i>	М	БТ	-
<i>M. erythraea</i> var. <i>biocellata</i> Grunov 1877	М	Б	-
<i>M. gibertii</i> A. Schmidt	М	Б	-
<i>M. ignorata</i> Hust. 1927–1937	М	Б	-
<i>M. labuhensis</i> Cleve in A. Schmidt 1893	М	БТ	-
<i>M. lanceolata</i> Thw. ex W. Smith 1856 var. <i>lanceolata</i>	СМ	Б	-
<i>M. lanceolata</i> var. <i>lanceolata</i> f. <i>radiolata</i> Proschk.-Lavr. 1963	СМ	Б	-

1	2	3	4
<i>M. lanceolata</i> var. <i>subelliptica</i> Proschk.-Lavr. 1963	СМ	Б	-
<i>M. lineata</i> (Dillwyn) Agardh 1832	СМ	БТ	-
<i>M. ovulum</i> Hust. 1933	М	БТ	-
<i>M. paradoxa</i> Grunov in Cleve 1878 var. <i>paradoxa</i>	М	БТ	-
<i>M. paradoxa</i> var. <i>tenera</i> Proschk.-Lavr. 1963	С	Б	-
<i>M. pontica</i> N. Alex. 1931	С	Б	-
<i>M. pumila</i> (Cleve et Möll.) Cleve 1895	ПС	БТ	+
<i>M. pusilla</i> Grunov 1878 var. <i>pusilla</i>	СМ	БТ нот	+
<i>M. pusilla</i> var. <i>linearis</i> Østrup 1910	С	Б	-
<i>M. pusilla</i> var. <i>subcapitata</i> Hust. 1933	М	БТ	-
<i>M. pusilla</i> var. <i>subrhombica</i> Proschk.-Lavr. 1963	С	Б	-
<i>M. roeseana</i> Rabenh.	С	К	-
<i>M. rostrata</i> (Wall.) Hust. 1933	М	БТ	-
<i>M. smithii</i> Thw. ex W. Smith 1856	С	БТ нот	-
<i>M. tenera</i> Hust. 1933	М	Б	-
<i>Melosira distans</i> (Ehrenb.) Kütz. 1844	ПС	К	-
<i>M. lineata</i> (Dillw.) C. Agardh 1824	СМ	АБТ	+
<i>M. moniliformis</i> (O.F. Müll.) C. Agardh 1824 var. <i>moniliformis</i>	СМ	К	+
<i>M. moniliformis</i> var. <i>hispida</i> Castr. in V.H. 1880	СМ	АБ	-
<i>M. moniliformis</i> var. <i>octogona</i> Grunov 1878	СМ	АБ	-
<i>M. moniliformis</i> var. <i>suboglosa</i> Grunov 1878	СМ	Б	+
<i>M. nummuloides</i> (Dillw.) C. Agardh 1824	СМ	К	+
<i>M. roeseana</i> Rabenh. 1852	СМ	АБ	-
<i>M. varians</i> Agardh 1827	М	БТ	-
<i>Meridion circulare</i> (Grev.) C. Agardh 1831 var. <i>circulare</i> *	П	АБТ	-
<i>M. circulare</i> var. <i>constrictum</i> (Ralfs) V.H. 1880	П	АБ	-
<i>Navicula ajajensis</i> Skabitsch.	П	Б	+
<i>N. agnita</i> Hust. 1955	С	Б	-
<i>N. ammophila</i> var. <i>intermedia</i> Grunov 1822	СМ	АБ	+
<i>N. anglica</i> Ralfs 1861 var. <i>anglica</i>	П	АБТ	-
<i>N. anglica</i> var. <i>minuta</i> Cleve	П	Б	-
<i>N. bicapitellata</i> Hust. 1925	П	Б	-
<i>N. bottnica</i> Grunov 1879	СМ	Б	+
<i>N. cancellata</i> Donkin 1873 var. <i>cancellata</i>	М	К	+
<i>N. cancellata</i> var. <i>retusa</i> (Bréb.) Cleve 1896	М	АБТ	+
<i>N. cancellata</i> var. <i>subcapitata</i> Grunov	М	АБ	-
<i>N. capitata</i> Ehrenb. 1838	П	Б	-
<i>N. cincta</i> (Ehrenb.) Ralfs ex Pritch. 1861	ПС	К	-
<i>N. cryptocephala</i> Kütz. 1844 var. <i>cryptocephala</i>	ПС	К	+
<i>N. cryptocephala</i> var. <i>intermedia</i> Grunov 1880	ПС	АБ	-
<i>N. cryptonella</i> Lange-Bert.	П	Б	-
<i>N. cuspidata</i> Kütz. 1844	П	БТ	-
<i>N. decussis</i> Østrup 1910	П	Б	-
<i>N. dicephala</i> (Ehrenb.) W. Smith 1853	П	Б	-
<i>N. digitoradiata</i> (Gregory) Ralfs ex Pritch. 1861 var. <i>digitoradiata</i>	СМ	АБТ	-
<i>N. digitoradiata</i> var. <i>cyprinus</i> (Ehrenb.) W. Smith 1853	М	Б	-
<i>N. directa</i> (W. Smith) Ralfs ex Pritch. 1861	М	К	+

Продолж. прилож. 2

1	2	3	4
<i>N. distans</i> (W. Smith) Ralfs ex Pritch. 1861	М	АБТ	+
<i>N. exigua</i> (Gregory) O.F. Müll.	П	АБ	-
<i>N. fortis</i> (Gregory) Ralfs ex Pritch. 1861	М	АБ	-
<i>N. glabriscula</i> var. <i>ellipsoidalis</i> Proshck.-Lavr. 1963	С	Б	-
<i>N. gomphonematoides</i> Gusl. 1992	С	Б	-
<i>N. gotlandica</i> Grunov ex Van Heurck 1880	С	Б	-
<i>N. gregaria</i> Donkin 1861	С	АБТ	-
<i>N. hustedtii</i> Krasske 1923	П	Б	-
<i>N. inflexa</i> (Gregory) Ralfs ex Pritch. 1861	С	АБ	-
<i>N. intermedia</i> Lagerst. 1873	М	Б	-
<i>N. lanceolata</i> (C. Agardh) Ehrenb. 1838 var. <i>lanceolata</i>	П	АБ нот	-
<i>N. lanceolata</i> var. <i>tenuirostris</i> Skvortzov	П	Б	-
<i>N. laterostrata</i> Hust. 1925	П	Б	-
<i>N. menisculus</i> Schum. 1867	ПС	АБТ	+
<i>N. palpebralis</i> Bréb. ex W. Smith 1853 var. <i>palpebralis</i>	М	АБТ	+
<i>N. palpebralis</i> var. <i>semiplena</i> (Gregory) Cleve	М	АБТ	+
<i>N. pennata</i> A. Schmidt 1876 var. <i>pennata</i>	СМ	БТ	-
<i>N. pennata</i> var. <i>pontica</i> Mereschk. 1902	СМ	Б	+
<i>N. peregrina</i> (Ehrenb.) Kütz. 1844	СМ	Б	-
<i>N. peregrina</i> var. <i>minuta</i> Skvortzov 1929	М	Б	-
<i>N. perrhombus</i> Hust. ex Simonsen	М	БТ	+
<i>N. pi</i> Cleve 1895	СМ	Б	-
<i>N. placentula</i> (Ehrenb.) Grunov 1854 var. <i>placentula</i>	ПС	К	-
<i>N. placentula</i> f. <i>rostrata</i> Mayer	ПС	БТ	-
<i>N. plicata</i> Donkin 1873	СМ	Б	-
<i>N. protracta</i> (Grunov) Cleve 1895	ПС	АБ	-
<i>N. radiosa</i> Kütz. 1844 var. <i>radiosa</i>	ПС	К	-
<i>N. radiosa</i> var. <i>tenella</i> (Bréb.) Grunov 1880	ПС	К	-
<i>N. ramosissima</i> (Agardh) Cleve 1895 var. <i>ramosissima</i>	СМ	АБТ	+
<i>N. ramosissima</i> f. <i>caspia</i> (Grunov) Cleve	СМ	Б	-
<i>N. reinhardtii</i> (Grunov) Cleve 1895	М	АБ	-
<i>N. rostellata</i> Kütz. 1844	ПС	АБ	-
<i>N. salinarum</i> Grunov 1880 var. <i>salinarum</i>	С	АБ нот	-
<i>N. salinarum</i> f. <i>capitata</i> Schulz	СМ	Б	-
<i>N. schoenfeldii</i> var. <i>diversipunctata</i> Proshck.-Lavr. 1962	СМ	Б	-
<i>N. simplex</i> Krasske 1925	П	Б	-
<i>N. spicula</i> (Hickel) Cleve 1891	СМ	АБ	-
<i>N. subinflata</i> Grunov 1880	М	АБ	-
<i>N. subrhombica</i> Hust. 1955	С	Б	-
<i>N. subrostellata</i> Hust. 1955	С	БТ	-
<i>N. tripunctata</i> (O.F. Müll.) Bory 1822	ПС	Б	-
<i>N. trivialis</i> Lange-Bert.	П	Б	-
<i>N. veneta</i> Kütz. 1844	С	К	-
<i>N. viridula</i> (Kütz.) Ehrenb. 1838	П	К	-
<i>N. zostereti</i> Grunov 1880	М	БТ нот	-
<i>Neosynedra provincialis</i> (Grunov) Williams et Round 1986	М	Б	+
<i>Nitzschia acicularis</i> (Kütz.) W. Smith 1856	П	Б	-

Продолж. прилож. 2

1	2	3	4
<i>N. amphibia</i> Grunov 1862	П	АБТ	-
<i>N. angularis</i> W. Smith 1853 var. <i>angularis</i>	М	К	+
<i>N. angularis</i> var. <i>affinis</i> (Grunov) Grunov 1881	М	АБТ	-
<i>N. anomala</i> Proschk.-Lavr. 1963	М	Б	+
<i>N. bilobata</i> W. Smith 1853	СМ	АБ	-
<i>N. brevissima</i> Grunov 1880	С	Б	-
<i>N. communis</i> Rabenh. 1860 var. <i>communis</i>	П	АБТ	-
<i>N. communis</i> var. <i>abbreviata</i> Grunov 1880	П	Б	-
<i>N. commutata</i> Grunov 1880	С	Б	-
<i>N. curiosa</i> Proschk.-Lavr. 1963	С	Б	+
<i>N. dissipata</i> (Kütz.) Grunov 1862	П	К	-
<i>N. distans</i> Gregory 1857	СМ	Б нот	-
<i>N. filiformis</i> (W. Smith) Hust. 1930	СМ	АБТ	-
<i>N. frustulum</i> (Kütz.) Grunov 1880 var. <i>frustulum</i>	ПС	АБТ	+
<i>N. frustulum</i> var. <i>asiatica</i> Hust. 1930	СМ	АБТ	-
<i>N. frustulum</i> var. <i>subsalina</i> Hust. 1930	СМ	АБТ	-
<i>N. gracilis</i> Hantzsch 1860	ПС	АБТ нот	-
<i>N. holsatica</i> Hust. 1930	ПС	Б нот	+
<i>N. hybrida</i> Grunov 1880 var. <i>hybrida</i>	СМ	К	+
<i>N. hybrida</i> f. <i>hyalina</i> Proschk.-Lavr. 1963	СМ	Б	+
<i>N. incerta</i> (Grunov) M. Peragallo 1903	М	БТ нот	-
<i>N. insignis</i> Gregory 1857 var. <i>insignis</i>	М	АБ	-
<i>N. insignis</i> var. <i>sphatulifera</i> Grunov	М	АБ	-
<i>N. intermedia</i> Hantzsch ex Cleve et Grunov 1880	П	Б	-
<i>N. kuetzingiana</i> Hilse 1863	ПС	АБ	-
<i>N. kuetzingiana</i> f. <i>hyalina</i> Bodeanu 1988	СМ	Б	-
<i>N. laevissima</i> Grunov 1880	М	АБ	-
<i>N. lanceolata</i> W. Smith 1853 var. <i>lanceolata</i>	С	БТ нот	+
<i>N. lanceolata</i> var. <i>minima</i> V.H. 1880	С	АБ	-
<i>N. lanceolata</i> var. <i>minor</i> V.H. 1880	С	БТ	+
<i>N. lanceolata</i> var. <i>pygmaea</i> Cleve 1895	СМ	Б	-
<i>N. linearis</i> (Agardh) W. Smith 1853	П	Б	-
<i>N. longissima</i> (Breb.) Ralfs ex Pritch. 1861	СМ	К	+
<i>N. lorenziana</i> Grunov 1880 var. <i>lorenziana</i>	С	БТ	-
<i>N. lorenziana</i> var. <i>incerta</i> Grunov 1880	С	Б	+
<i>N. lorenziana</i> var. <i>subtilis</i> Grunov 1880	С	АБ	+
<i>N. microcephala</i> Grunov in Cleve et Möll. 1878	СМ	БТ	-
<i>N. obtusa</i> W. Smith 1853 var. <i>obtusa</i>	С	К	-
<i>N. obtusa</i> var. <i>scalpeliformis</i> Grunov in Van Heurck 1881	С	АБ	-
<i>N. ovalis</i> Arn. ex Grunov 1880	СМ	АБ	-
<i>N. palea</i> (Kütz.) W. Smith 1856 var. <i>palea</i>	ПС	К	+
<i>N. palea</i> f. <i>astriata</i> Bodeanu	СМ	Б	-
<i>N. palea</i> var. <i>capitata</i> Wislouch et Poretzky 1940	ПС	Б	-
<i>N. palea</i> var. <i>tenuirostris</i> Grunov 1880	ПС	Б	+
<i>N. parvula</i> W. Smith 1853	М	БТ	-
<i>N. pseudohybrida</i> Hust. 1955	С	БТ	-
<i>N. pusilla</i> Grunov 1862	ПС	Б	-

1	2	3	4
<i>N. rectilonga</i> Takano 1983	М	Б	+
<i>N. rupestris</i> Proschk.-Lavr. 1963	СМ	Б	+
<i>N. scalpelliformis</i> (Grunov) Grunov 1880	С	БТ нот	-
<i>N. sicula</i> (Castr.) Hust. 1955 *	М	БТ	-
<i>N. sigma</i> (Kütz.) W. Smith 1853 var. <i>sigma</i>	С	АБТ	+
<i>N. sigma</i> var. <i>intercedens</i> Grunov 1878	С	Б нот	+
<i>N. sigmatiformis</i> Hust. 1955 var. <i>sigmatiformis</i>	СМ	Б	-
<i>N. sigmatiformis</i> var. <i>subrecta</i> Proschk.-Lavr. 1963	СМ	Б	-
<i>N. sigmoidea</i> (Nitzsch) W. Smith 1853	СМ	БТ	-
<i>N. spathulata</i> Bréb. 1853 var. <i>spathulata</i>	М	БТ	+
<i>N. spathulata</i> var. <i>hyalina</i> (Greg.) Grunov 1880	М	БТ	-
<i>N. spectabilis</i> (Ehrenb.) Ralfs ex Pritch. 1861	С	БТ	-
<i>N. sphaerophora</i> var. <i>acephala</i> Proschk.-Lavr. 1963	С	Б	-
<i>N. sublinearis</i> Hust. 1930	П	Б	-
<i>N. subtilis</i> (Kütz.) Grunov 1880	СМ	БТ	-
<i>N. tenuirostris</i> Mereschk. 1902	С	Б	+
<i>N. umbonata</i> (Ehrenb.) Lange-Bert. 1978	ПС	Б	-
<i>N. vermicularis</i> (Kütz.) Hantzsch in Rabenh. 1860	С	БТ нот	+
<i>N. vidovichii</i> (Grunov) Peragallo 1897-1908	М	Б	+
<i>N. vitrea</i> Norm. 1861	С	БТ	-
<i>N. vivax</i> W. Smith 1856	С	Б	-
<i>Odontella aurita</i> (Lyngb.) C. Agardh 1832	М	К	+
<i>Odontella aurita</i> var. <i>obtusata</i> (Kützing) Denys 1982	М	БТ нот	+
<i>O. mobiliensis</i> (J.W. Bailey) Grunov 1884	М	БТ	-
<i>O. subaequa</i> Kütz. 1844	М	Б	-
<i>Opephora marina</i> (Greg.) Petit 1888	М	АБ	-
<i>Paralia sulcata</i> (Ehrenb.) Cleve 1873	М	К	+
<i>Parlibellus delognei</i> (V.H.) E.J. Cox 1988 var. <i>delognei</i>	М	АБТ	+
<i>P. delognei</i> var. <i>pararhombicus</i> (Proschk.-Lavr.) L.I. Ryab. 2006	С	Б	+
<i>P. delognei</i> var. <i>remotiva</i> (Proschk.-Lavr.) L.I. Ryab. 2006	С	Б	-
<i>P. hamulifer</i> (Grunov) E.J. Cox 1988 var. <i>hamulifer</i>	С	Б	-
<i>P. hamulifer</i> var. <i>plicatus</i> (Grunov) L.I. Ryab. 2006	М	Б	-
<i>P. rhombicus</i> (Gregory) E.J. Cox 1988	СМ	БТ	+
<i>Pauliella taeniata</i> (Grunov) Round et P.W. Basson 1997	СМ	Б	+
<i>Petrodictyon gemma</i> (Ehrenb.) D.G. Mann 1990 var. <i>gemma</i>	СМ	АБ нот	-
<i>P. gemma</i> var. <i>reniformis</i> (Proschk.-Lavr.) L.I. Ryab. 2006	М	Б	-
<i>Petroneis humerosa</i> (Bréb. ex W. Smith) A.J. Stick. et D.G. Mann 1990	М	К	-
<i>P. latissima</i> (Greg.) A.J. Stick. et D.G. Mann 1990	М	АБ	-
<i>Pinnularia cruciformis</i> (Donkin) Cleve 1895	М	АБТ	-
<i>P. gibba</i> Ehrenb. 1841	ПС	АБТ	-
<i>P. interrupta</i> var. <i>crassior</i> Grunov 1880	П	Б	-
<i>P. mesolepta</i> (Ehrenb.) W. Smith 1853	ПС	АБТ	-
<i>P. major</i> var. <i>paludosa</i> Meister	П	БТ	-
<i>P. microstauron</i> (Ehrenb.) Cleve 1891 var. <i>microstauron</i>	ПС	АБТ	-
<i>P. microstauron</i> var. <i>ambigua</i> Meister	П	Б	+
<i>P. quadratarea</i> (A. Schmidt) Cleve 1895	М	К	+

1	2	3	4
<i>Phaeodactylum tricornutum</i> Bohlin 1897	М	БТ нот	+
<i>Placoneis clementis</i> (Grunov) E.J. Cox 1987	ПС	БТ	+
<i>Plagiogramma staurophorum</i> (Gregory) Heib.	М	АБТ	+
<i>Plagiotropis elegans</i> (W. Smith) Grunov ex V.H. 1885	М	Б	-
<i>Pl. gibberula</i> Grunov 1880	СМ	Б	+
<i>Pl. lepidoptera</i> (Gregory) Kuntze 1898	М	АБТ	+
<i>Planothidium delicatulum</i> (Kütz.) Round et Bukht. 1996	ПС	Б	-
<i>Pl. hauckianum</i> (Grunov) Round et Bukht. 2008 var. <i>hauckianum</i>	П	БТ нот	+
<i>Pl. hauckianum</i> var. <i>rostratum</i> (Schulz ex Hust.) N.A. Andresen, E.F. Stoermer et R.G. Kreis 2000	СМ	К	-
<i>Pl. lanceolatum</i> (Bréb. ex Kütz.) Round et Bukht. 1996	С	БТ нот	-
<i>Pl. ventricosum</i> (Hust.) Round et Bukht. 1996	ПС	Б	-
<i>Pleurosigma aestuarii</i> (Bréb. et Kütz.) W. Smith 1853	М	АБ	-
<i>Pl. angulatum</i> (Quek.) W. Smith 1852	М	К	+
<i>Pl. cuspidatum</i> Cleve 1894 var. <i>cuspidatum</i>	М	Б	-
<i>Pl. cuspidatum</i> var. <i>rostratum</i> Proschk.-Lavr. 1963	СМ	Б	-
<i>Pl. elongatum</i> W. Smith 1852	СМ	К	+
<i>Pl. formosum</i> W. Smith 1852 var. <i>formosum</i>	М	АБТ нот	+
<i>Pl. formosum</i> var. <i>dalmatica</i> (Grunov) Cleve 1894	М	Б	-
<i>Pl. intermedium</i> W. Smith 1853	М	К	-
<i>Pl. lewis</i> W. Smith 1856	М	Б	-
<i>Pl. macrum</i> W. Smith 1853	М	Б	-
<i>Pl. normanii</i> Ralfs ex Pritch. 1861	М	К	-
<i>Pl. obscurum</i> W. Smith 1853	М	АБТ	+
<i>Pl. rigidum</i> W. Smith 1853	М	БТ	-
<i>Pl. salinarum</i> (Grunov) Grunov 1880	С	Б	-
<i>Pl. strigosum</i> W. Smith 1852	М	АБТ	-
<i>Pleurosira laevis</i> (Ehrenb.) Compère	М	БТ	-
<i>Podocystis adriatica</i> (Kütz.) Ralfs ex Pritch. 1861	М	Б	-
<i>Podosira hormoides</i> (Mont.) Kütz. 1844* var. <i>hormoides</i>	М	К	+
<i>P. hormoides</i> var. <i>parvula</i> Proschk.-Lavr. 1963	СМ	Б	-
<i>P. maxima</i> (Kütz.) Grunov 1880	М	АБ	-
<i>P. pellucida</i> Proschk.-Lavr. 1963	С	Б	-
<i>Porosira glacialis</i> (Grunov) Jörg. 1905 *	М	АБ	-
<i>Proschkinia complanata</i> L.I. Ryab. 1986	М	Б	+
<i>P. complanatoides</i> (Hust. ex Sim.) D.G. Mann 1990	М	АБТ	+
<i>P. complanatula</i> (Hust.) Gusl. 2002	М	Б	-
<i>Psammodictyon constrictum</i> (Greg.) D.G. Mann 1990	М	АБТ	+
<i>P. panduriforme</i> Greg.) D.G. Mann 1990 var. <i>panduriforme</i>	М	БТ нот	+
<i>P. panduriforme</i> var. <i>continua</i> (Grunov) Snoeijs 1998	М	Б	+
<i>P. panduriforme</i> var. <i>delicatulum</i> (Grunov) M. Poulin 1991	М	АБ	+
<i>P. panduriforme</i> var. <i>minor</i> (Grunov) L.I. Ryab. 2006	М	Б	-
<i>Psammodiscus nitidus</i> (Greg.) Round et Mann 1980	М	БТ	-
<i>Pseudo-nitzschia calliantha</i> Lundholm, Moestrup et Hasle 2003 *	М	К	+
<i>P. delicatissima</i> (Cleve) Heiden 1928 *	М	К	+
<i>P. prolongatum</i> Hasle 1993 *	М	К	+
<i>P. pseudodelicatissima</i> (Hasle) Hasle 1993 *	М	К	+

1	2	3	4
<i>P. pungens</i> (Grunov ex Cleve) Hasle 1993 *	М	К	+
<i>P. seriata</i> (Cleve) H. Peragallo 1908 *	М	К	+
<i>Pseudosolenia calcar-avis</i> (Shultze) Sundström *	М	БТ	+
<i>Pseudostaurosira brevistriata</i> (Grun.) Williams et Round 1987 *	П	К	-
<i>Pteroncola hyalina</i> (Kütz.) Gusl. 1990	СМ	АБ	-
<i>Reimeria sinuata</i> (Greg.) Kociolék et Stoermer 1987	ПС	АБТ	-
<i>R. sinuata</i> f. <i>ovata</i> (Hust.) B. Hartley et al. 1996	П	Б	-
<i>Rhabdonema adriaticum</i> Kütz. 1844	М	БТ	+
<i>Rh. arcuatum</i> (Lyngb.) Kütz. 1844 var. <i>arcuatum</i>	М	К	+
<i>Rh. arcuatum</i> var. <i>ventricosum</i> A. Cleve 1953	М	АБ	+
<i>Rhaphoneis amphicerus</i> (Ehrenb.) Ehrenb. 1844	СМ	АБТ	+
<i>Rh. nitida</i> (Gregory) Grunov 1868	М	Б	+
<i>Rh. nitida</i> f. <i>trigona</i> F. Azpeitia Moros 1908	М	Б	-
<i>Rh. rhombica</i> (Grunov) Andrews 1975	М	Б	-
<i>Rhoicosphenia abbreviata</i> (C. Agardh) Lange-Bert. 1980	ПС	АБ нот	+
<i>Rh. genuflexa</i> (Kütz.) L.K. Medlin 1984	М	Б нот	
<i>Rh. marina</i> (W. Smith) M. Schm. 1889	М	АБ	+
<i>Rh. pullus</i> M. Schmidt	М	АБ	+
<i>Rhopalodia gibba</i> (Ehrenb.) O.F. Müll. 1895 var. <i>gibba</i>	ПС	АБТ	-
<i>Rh. gibba</i> var. <i>ventricosa</i> (Kütz.) H. Perag. et M. Perag.	П	БТ	-
<i>Rh. gibberula</i> (Ehrenb.) O.F. Müll. 1899 var. <i>gibberula</i>	С	АБТ	+
<i>Rh. gibberula</i> var. <i>producta</i> (Grunov) O.F. Müll. 1899	С	Б	-
<i>Rh. gibberula</i> var. <i>protracta</i> Grunov	СМ	АБ	-
<i>Rh. musculus</i> (Kütz.) O.F. Müll. 1899 var. <i>musculus</i>	СМ	БТ	+
<i>Rh. musculus</i> var. <i>succincta</i> (Bréb.) Perag.	СМ	Б	-
<i>Rh. operculata</i> (Agardh) Håk. 1979 var. <i>operculata</i>	С	Б	-
<i>Rh. operculata</i> var. <i>constricta</i> (Bréb. ex W. Smith) Ross ex B. Hartley 1986	С	Б	-
<i>Rh. parallela</i> (Grunov) O.F. Müll. 1895	ПС	Б	-
<i>Scolioleptura tumida</i> (Bréb. et Kütz.) Rabenh. 1864	М	БТ	-
<i>S. westii</i> (W. Smith) Grunov 1860	СМ	АБ	+
<i>Scoliotropis latestriata</i> (Bréb. ex Kütz.) Cleve 1894 var. <i>latestriata</i>	М	АБ	-
<i>S. latestriata</i> var. <i>amphora</i> Cleve 1894	М	Б	-
<i>Sellaphora bacillum</i> (Ehrenb.) D.G. Mann 1989	П	Б	-
<i>S. pupula</i> (Kütz.) Mereschk. 1902	ПС	Б	-
<i>Seminavis cymbelloides</i> (Grunov) D.G. Mann 1990	М	Б	-
<i>S. ventricosa</i> (Gregory) M. Garcia-Baptista 1993	М	К	-
<i>Skeletonema costatum</i> (Grev.) Cleve 1878 *	СМ	К	+
<i>Sk. subsalsum</i> (A. Cleve) Bethge 1928 *	СМ	Б	+
<i>Stauroneis anceps</i> (Nitzsch) Ehrenb. 1841	П	АБ	-
<i>S. phoenicenteron</i> Ehrenb. 1841	П	Б	-
<i>S. simulans</i> (Donkin) Ross ex Hartley 1986	СМ	Б	+
<i>Staurophora salina</i> (W. Smith) Mereschk. 1903	СМ	АБ	+
<i>S. salina</i> f. <i>maeotica</i> Pant.	С	Б	-
<i>S. wislouchii</i> (Poretzky et Aniss.) D.G. Mann 1990	С	Б	-
<i>Staurosira construens</i> Ehrenb. 1843 var. <i>construens</i>	ПС	К	-
<i>S. construens</i> f. <i>subsalina</i> (Hust.) Bukht. 1996	П	Б	-

1	2	3	4
<i>S. construens</i> var. <i>venter</i> (Ehrenb.) Ham. 1992	П	Б	-
<i>Staurosirella pinnata</i> (Ehrenb.) Williams et Round 1987	П	Б	-
<i>Stephanodiscus astrea</i> (Kütz.) Grunov 1880	ПС	К	-
<i>S. hantzschii</i> Grunov in Cleve et Grunov 1880	ПС	К	-
<i>S. robustus</i> Proschk.-Lavr. 1962	С	Б	-
<i>Striatella delicatula</i> (Kütz.) Grunov ex V.H. 1885	СМ	АБТ	+
<i>St. interrupta</i> (Ehrenb.) Heib. 1863	М	БТ	+
<i>St. unipunctata</i> (Lyngb.) Agardh 1832	М	БТ	+
<i>Surirella angusta</i> Kütz. 1844 var. <i>angustata</i>	ПС	БТ	-
<i>S. angustata</i> var. <i>constricta</i> f. <i>ovata</i> Skv. 1929	П	Б	-
<i>S. brebissonii</i> var. <i>kuetzingii</i> Kram. et Lange-Bert. 1987	П	Б	-
<i>S. brebissonii</i> var. <i>punctata</i> Kram. 1987	П	Б	-
<i>S. fastuosa</i> Ehrenb. 1840	М	АБТ нот	+
<i>S. fluminensis</i> Grunov 1862	М	Б	-
<i>S. hybrida</i> var. <i>balteum</i> Brun 1880	М	Б	-
<i>S. lata</i> W. Smith 1856	М	Б	-
<i>S. minuta</i> Brébisson in Kütz. 1849	ПС	БТ нот	
<i>S. ovalis</i> Bréb. 1838	С	АБТ	-
<i>S. ovata</i> Kütz. 1844 var. <i>ovata</i>	ПС	АБТ	-
<i>S. ovata</i> var. <i>pinnata</i> (W. Smith) Brun 1880	ПС	АБТ	-
<i>S. ovata</i> var. <i>salina</i> (W. Smith) Rabenh. 1864	С	Б	-
<i>S. pandura</i> H. Perag. et M. Perag. 1897–1908	М	Б	-
<i>S. spiralis</i> Kützing 1844	ПС	БТ нот	-
<i>S. striatula</i> Turpin 1828 var. <i>striatula</i>	С	БТ	-
<i>S. striatula</i> var. <i>glabrostriata</i> Proschk.-Lavr. 1963	С	Б	-
<i>S. subtilis</i> Proschk.-Lavr. 1963	СМ	Б	-
<i>Synedra curvata</i> Proschk.-Lavr. 1951	С	Б	-
<i>Tabellaria flocculosa</i> (Roth) Kütz. 1844	П	АБТ	+
<i>Tabularia fasciculata</i> (Agardh) Williams et Round 1986	СМ	К	+
<i>T. investiens</i> (W. Smith) Williams et Round 1986	М	Б	-
<i>T. parva</i> (Kütz.) Williams et Round 1990	СМ	АБТ	-
<i>T. tabulata</i> (Agardh) Williams et Round 1990	СМ	К	+
<i>Thalassionema nitzschioides</i> (Grunov) Mereschk. 1902	М	К	+
<i>Thalassiosiphysa hyalina</i> (Grev.) Paddock et Sims 1981	М	БТ	+
<i>Thalassiosira baltica</i> (Grunov) Ostenf. 1901	СМ	Б нот	-
<i>Th. coronifera</i> Proschk.-Lavr. 1955 *	СМ	Б	-
<i>Th. eccentrica</i> (Ehrenb.) Cleve	М	К	+
<i>Th. incerta</i> I.V. Makar. 1961	СМ	Б	-
<i>Th. leptopus</i> (Grunov ex V.H.) Hasle et Fryxell 1977	М	К	-
<i>Th. nordenskiöldii</i> Cleve 1873	М	АБ	-
<i>Th. oestrupii</i> (Ostenf.) Hasle 1972	М	К	-
<i>T. parva</i> Proschk.-Lavr. 1955	СМ	Б	+
<i>Th. parvula</i> I.V. Makar. 1977	СМ	Б	-
<i>Th. proschkinae</i> I.V. Makar. 1979	СМ	Б	-
<i>Th. weissflogii</i> (Grunov) Fryxell et Hasle 1977	ПС	Б	-
<i>Toxarium hennedyanum</i> (Gregory) Pelletan 1889	М	Б	-
<i>T. undulatum</i> J.W. Bailey 1854	М	АБТ	+

1	2	3	4
<i>Toxonidea insignis</i> Donkin 1858	М	Б	+
<i>Trachyneis aspera</i> (Ehrenb.) Cleve 1894 var. <i>aspera</i>	М	АБТ нот	+
<i>T. aspera</i> var. <i>intermedia</i> (Grunov) Cleve 1894	М	АБ	-
<i>T. aspera</i> var. <i>pulchella</i> (W. Smith) Cleve 1894	М	БТ	-
<i>T. aspera</i> var. <i>vulgaris</i> Cleve 1894	М	АБТ	-
<i>T. clepsydra</i> (Donkin) Cleve 1894	М	БТ	-
<i>Triceratium antediluvianum</i> (Ehrenb.) Grun. 1870	М	К	+
<i>T. reticulum</i> Ehrenb. 1939	М	Б	+
<i>T. cf. tetragonum</i> Pant. 1902	М	Б	-
<i>Tryblionella acuminata</i> W. Smith 1853	СМ	АБТ	+
<i>T. angustata</i> W. Smith. 1853	ПС	Б	-
<i>T. apiculata</i> Gregory 1857	М	К	+
<i>T. circumscuta</i> (J.W. Bailey) Ralfs ex Pritch. 1861	С	АБ	-
<i>T. coarctata</i> Grunov) D.G. Mann 1990	СМ	Б	+
<i>T. debilis</i> Arn. 1873	ПС	АБ	-
<i>T. gracilis</i> W. Smith 1853	ПС	АБ	-
<i>T. granulata</i> (Grunov) D.G. Mann 1990	М	К	+
<i>T. hungarica</i> (Grunov) D.G. Mann 1990 var. <i>hungarica</i>	С	К	+
<i>T. hungarica</i> var. <i>pantocsekii</i> (Wisłouch et Poretzky) Bukht. 1986	П	Б	-
<i>T. levidensis</i> W. Smith 1856	ПС	АБТ	-
<i>T. marginulata</i> (Grunov) D.G. Mann 1990 var. <i>marginulata</i>	М	К	+
<i>T. marginulata</i> f. <i>minuta</i> (Grunow) M. Poulin	М	АБ	+
<i>T. navicularis</i> (Bréb. ex Kütz.) Ralfs ex Pritch. 1861	СМ	Б	+
<i>T. plana</i> (W. Smith) Pelletan 1889	СМ	Б	-
<i>T. punctata</i> W. Smith 1853 var. <i>punctata</i>	С	К	+
<i>T. punctata</i> var. <i>aralensis</i> (Borscov) L.I. Ryab. 2006	С	Б	-
<i>T. punctata</i> var. <i>elongata</i> (Grun.) L.I. Ryab. 2006	С	БТ	-
<i>T. punctata</i> var. <i>minutissima</i> (Poretzky) L.I. Ryab. 2006	С	Б	-
<i>T. victoriae</i> Grunov 1862	ПС	АБ	-
<i>Ulnaria acus</i> (Kütz.) M. Aboal 2003	П	БТ	-
<i>U. biceps</i> (Kütz.) P. Compère 2001	ПС	Б	-
<i>U. delicatissima</i> var. <i>angustissima</i> (Grunov) M. Aboal et P.C. Silva 2004	П	БТ	-
<i>U. ulna</i> (Nitzsch) P. Compère 2001 var. <i>ulna</i>	ПС	АБТ	+
<i>U. ulna</i> var. <i>aequalis</i> (Kütz.) M. Aboal 2003	П	Б	-
<i>U. ulna</i> var. <i>contracta</i> (Østrup) L.I. Ryab. 2008	ПС	Б	-
<i>Undatella lineolata</i> (Ehrenb.) L.I. Ryab. 2006	СМ	АБТ	+
<i>U. quadrata</i> (Bréb. ex Kütz.) Paddock et Sims 1980	СМ	Б	+
Chlorophyta			
<i>Actinochloris sphaerica</i> Korschikov 1953	П	БТ	+
<i>Acutodesmus obliquus</i> (Turpin) P. Tsarenko 2001	П	БТ	+
<i>Ankistrodesmus falcatus</i> (Corda) Ralfs 1848	П	К	-
<i>Botryococcus braunii</i> Kütz. 1849	П	БТ	-
<i>Chlamydomonas oblonga</i> Pringsh. 1930	П	Б	-
<i>Chlorella vulgaris</i> Beij. 1890	П	БТ	+
<i>Chlorococcum infusionum</i> (Schrank) Menegh. 1843	П	Б	+
<i>Chlorosarcina longispinosa</i> Chantan. et H.C. Bold 1962	П	Б	-

1	2	3	4
<i>Coelastrum microporum</i> Nägeli ex A. Braun 1855	П	БТ	+
<i>Coenocystis obtusa</i> Korshikov 1953	П	Б	+
<i>Desmodesmus communis</i> (Hegew.) Hegew. 2000	П	БТ	-
<i>D. opoliensis</i> (Richt.) Hegew. 2000	П	БТ	-
<i>Golenkinia radiata</i> Chodat 1953	П	БТ	+
<i>Hexasterias problematica</i> Cleve	П	Б	-
<i>Hyaloraphidium contortum</i> Pascher et Korschik. 1931	П	БТ	+
<i>Micractinium pusillum</i> Fresen. 1858	П	БТ	+
<i>Pediastrum boryanum</i> (Turpin) Menegh. 1840	П	Б	-
<i>Phycopeltis arundinacea</i> (Montagne) De Toni 1889	-	БТ	+
<i>Pterosperma cristatum</i> Schiller 1925	М	Б	-
<i>Pyramichlamys vectensis</i> (Kuff.) H. Ettl et O. Ettl 1959	М	Б	+
<i>Raphidocelis rotunda</i> (Korshikov) Marvan et al. 1984	П	Б	+
<i>Selenochloris quadriloba</i> (Korsch.) Ettl	М	Б	+
<i>Tetraselmis viridis</i> (Rouch.) Norris, Hori et Chihara	С	Б	+

Условные обозначения: (*) – планктонные виды; экологические формы: М – морской, СМ – солоноватоводно-морской, С – солоноватоводный, П – пресноводный, ПС – пресноводно-солоноватоводный; фитогеографические элементы: Б – бореальный, АБ – аркто-бореальный, БН – бореально-нотальный; БТ – бореально-тропический, АБТ – аркто-бореально-тропический, К – космополит, нот – нотальный; Авт. (+) – вид указан автором (см. Рябушко, 2006, 2009); (-) – вид указан другими авторами.

**Список микроводорослей бентоса крымского, кавказского побережья и
Филлофорного поля Зернова**

Таксон	Кз.	ЭП	Эпифитон (ЭФ)			ЭЗ мидии	ПФ	Ил, песок, осадок
			Г	Ф	Ц			
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Цуанопрокaryota								
<i>Anabaena</i> sp.	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	-	+	-	+	-	*	-	*
<i>Chamaecalyx swirenkoi</i>	+	+	-	-	+	-	-	-
<i>Chamaecalyx</i> sp.	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Hyella caespitosa</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Kyrtuthrix maculans</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Leptolyngbya fontana</i>	+	-	-	-	-	-	+	-
<i>L. minuta</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Merismopedia glauca</i> f. <i>mediterranea</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Microcystis aeruginosa</i>	+	-	-	-	+	-	-	-
<i>Oscillatoria bonnemaisonii</i>	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>O. nigroviridis</i>	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Phormidium gracile</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Ph. hormoides</i>	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ph. nigroviride</i>	+	-	-	-	-	-	+	-
<i>Pseudanabaena catenata</i>	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Pseudocapsa sphaerica</i>	-	+	-	-	-	-	+	-
<i>Spirulina adriatica</i>	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>S. meneghiniana</i>	-	+	-	-	+	-	-	-
<i>S. tenuissima</i>	-	+	-	-	+	-	-	-
<i>Synechococcus elongatus</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
Euglenophyta								
<i>Trachelomonas caudata</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>T. volvocina</i> var. <i>papillata</i>	**	-	-	-	-	-	-	-
<i>Trachelomonas</i> sp. 1	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Trachelomonas</i> sp. 2	-	+	-	-	-	-	-	-
Dinophyta								
<i>Amphidinium operculatum</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Ceratium furca</i>	-	-	-	+	-	*	-	*
<i>C. lineatum</i>	-	-	-	+*	-	-	-	-
<i>Dinophysis acuminata</i>	-	+	-	-	-	+	-	-
<i>Gymnodinium simplex</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Noctiluca scintillans</i>	-	+	-	-	+	-	-	*
<i>Peridiniopsis thompsonii</i>	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Prorocentrum compressum</i>	-	+	-	-	+	-	-	-
<i>Pr. cordatum</i>	-	+	-	+*	+	-	К +	+*
<i>Pr. gracile</i>	-	+	-	-	-	-	-	-

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Pr. lima</i>	+	+	-	-	+	-	κ +	-
<i>Pr. micans</i>	-	+	-	+*	+	-	+	*
<i>Pr. minimum</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Pr. vaginula</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Protopteridinium brevipes</i>	-	+	-	-	-	+	-	*
<i>Scrippsiella trochoidea</i>	-	-	-	-	-	-	+	-
Cryptophyta								
<i>Cryptomonas erosa</i>	-	-	-	-	-	-	-	л +
<i>Hillea fusiformis</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
Chrysophyta								
<i>Chrysamoeba radians</i>	-	+	-	-	-	-	-	+
<i>Chrysococcus rufescens</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Chrysoglena verrucosa</i>	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Dityocha speculum</i>	-	+	-	+*	-	-	-	-
Haptophyta								
<i>Emiliania huxleyi</i>	+	+		+	-	+	κ +	+*
<i>Oolithotus fragilis</i>	-	-	+	-	-	+	-	+
Bacillariophyta								
<i>Achnanthes brevipes</i> var. <i>brevipes</i>	+	+	+	-	+	-	+	+
<i>A. brevipes</i> var. <i>intermedia</i>	**	-	+	-	-	-	-	+
<i>Achnantes longipes</i>	+	+	+	+*	-	+	+	+
<i>A. pseudogroenlandica</i>	-	-	+	+	-	-	+	*
<i>A. septata</i>	-	-	+	+	-	*	-	*
<i>A. taeniata</i>	-	+	+	-	-	+	-	-
<i>Actinocyclus octonarius</i>	**	-	+	*	-	-	-	+
<i>A. octonarius</i> var. <i>tenellus</i>	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Actinopterychus senarius</i>	-	+	-	+	-	*	-	*
<i>Amphora arcus</i>	-	+	-	+	-	+	-	+*
<i>A. bigibba</i>	-	+	-	-	-	+	-	*
<i>A. caroliniana</i>	+	-	-	*	+	+	-	-
<i>A. crassa</i>	-	-	-	+	-	-	-	*
<i>A. helensis</i>	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>A. hyalina</i>	+	+	+	+*	+	+*	+	+
<i>A. hybrida</i>	-	+	-	-	-	-	+	-
<i>A. laevis</i>	-	-	+	-	-	+	-	+
<i>A. macilenta</i> var. <i>maeotica</i>	**	-	-	-	-	-	-	-
<i>A. ocellata</i>	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>A. ostrearia</i>	-	+	-	-	-	-	+	-
<i>A. parvula</i>	+	+	+	+*	+	+	+	-
<i>A. proteus</i> var. <i>proteus</i>	-	+	-	+	+	+*	+	*
<i>A. proteus</i> var. <i>contigua</i>	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>A. proteus</i> var. <i>oculata</i>	-	-	-	-	-	*	-	-

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>A. proteus</i> var. <i>oculata</i> f. <i>nana</i>	-	-	+	-	-	*	-	-
<i>A. subangularis</i>	-	-	-	+	-	*	-	*
<i>A. terroris</i>	+	-	-	+	-	-	-	+*
<i>Amphora</i> sp. 1	-	-	-	*	-	-	+	-
<i>Amphora</i> sp. 2	**	-	-	-	-	-	-	-
<i>Anaulus minutus</i>	-	-	-	-	P +	+	-	-
<i>Anomoeoneis sculpta</i>	-	-	-	*	-	+	-	-
<i>Ardissonea baculus</i>	**	-	+	+	-	+	+	+*
<i>Ar. brockmannii</i>	**	-	-	-	-	-	-	-
<i>A. crystallina</i>	+	+	+	-	-	+	+	+*
<i>A. formosa</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>A. robusta</i>	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Bacillaria paxillifera</i>	-	+	-	+	-	+	+	*
<i>B. socialis</i> var. <i>baltica</i>	-	-	-	+	-	+	-	*
<i>Bacteriastrum hyalinum</i>	-	-	-	+*	-	-	-	-
<i>Berkeleya micans</i>	-	+	-	-	+	-	-	-
<i>B. rutilans</i>	+	+	+	*	+	+	+	+
<i>Biddulphia obtusa</i>	-	-	-	+*	-	-	-	-
<i>Caloneis liber</i>	-	+	-	-	-	+	+	-
<i>C. westii</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Campylodiscus daemelianus</i>	**	-	-	-	-	-	-	*
<i>C. echineis</i>	**	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. fastuosus</i>	**	-	-	-	-	-	-	*
<i>C. thuretii</i>	-	+	+	-	-	+	-	+*
<i>Carinasigma rectum</i>	+	+	-	-	+	+	-	+*
<i>Catacombis gailonii</i>	**	-	+	*	-	-	-	*
<i>Cerataulina pelagica</i>	-	+	-	+*	+	+*	-	-
<i>Chaetoceros affinis</i>	-	-	-	-	-	-	-	+*
<i>Ch. compressum</i>	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Ch. socialis</i>	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Climaconeis inflexa</i>	-	+	-	-	+	+	K +	-
<i>Climacosphenia moniligera</i>	-	-	-	+*	-	-	-	-
<i>Cocconeis costata</i>	+	+	+	+*	+	+*	+	+*
<i>C. distans</i>	+	-	+	+	-	*	-	+
<i>C. engelbrechtii</i>	-	-	-	-	-	-	-	*
<i>C. kamchatkiensis</i>	-	-	-	+*	-	-	-	-
<i>C. maxima</i>	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. notata</i>	-	-	+	-	-	+	-	+
<i>C. pediculus</i>	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>C. placentula</i> var. <i>placentula</i>	**	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. placentula</i> var. <i>euglypta</i>	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>C. scutellum</i> var. <i>scutellum</i>	+	+	+	+	+*	+	+	+*
<i>C. scutellum</i> var. <i>ornata</i>	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>C. scutellum</i> var. <i>parva</i>	+	+	-	*	-	-	-	-

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>C. speciosa</i>	-	-	+	*	-	+	-	-
<i>C. stauroneiformis</i>	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Coscinodiscus apiculatus</i>	-	-	-	*	-	-	-	-
<i>C. granii</i>	-	-	-	+	-	+*	-	*
<i>C. janischii</i>	-	+	-	+*	-	-	-	-
<i>C. jonesianus</i>	+	+	-	+	+	+*	+	+
<i>C. perforatus</i>	-	-	-	-	-	-	-	*
<i>C. radiatus</i>	-	-	-	+*	-	*	-	*
<i>Coscinodiscus</i> sp. 1	-	-	-	*	-	-	-	-
<i>Coscinodiscus</i> sp. 2	-	-	-	*	-	-	-	-
<i>Coscinodiscus</i> sp. 3	-	-	-	*	-	-	-	-
<i>Coscinodiscus</i> sp. 4	-	-	-	*	-	-	-	-
<i>Coscinodiscus</i> sp. 5	-	-	-	*	-	-	-	-
<i>Coscinodiscus</i> sp. 6	-	-	-	*	-	-	-	-
<i>Coscinodiscus</i> sp. 7	-	-	-	*	-	-	-	-
<i>Coscinodiscus</i> sp. 8	-	-	-	*	-	-	-	-
<i>Coscinodiscus</i> sp. 9	-	-	-	*	-	-	-	-
<i>Coscinodiscus</i> sp. 10	**	-	-	-	-	-	-	-
<i>Craticula halophila</i> var. <i>halophila</i>	-	-	-	+	-	*	-	+
<i>Cr. halophila</i> var. <i>convergens</i>	+	+	-	-	-	-	-	+
<i>Ctenophora pulchella</i>	-	-	-	+*	-	-	-	-
<i>Cyclotella choctawhatcheeana</i>	+	+	-	+*	+	+	-	+*
<i>C. stelligera</i>	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Cylindrotheca closterium</i>	+	+	+	+	+	+	+	+*
<i>Cymbella pusilla</i>	+	+	+	*	-	+	-	-
<i>Diatoma tenuis</i>	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>D. vulgare</i>	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Diatomella salina</i> var. <i>septata</i>	-	+	-	-	+	-	-	-
<i>Dimeregramma minor</i>	-	-	-	+*	-	-	-	-
<i>Diploneis bombus</i>	-	+	-	+	-	*	-	*
<i>D. chersonensis</i>	-	-	-	+	-	*	-	+
<i>D. didyma</i>	-	+	+	-	-	-	-	+
<i>D. finnica</i>	-	-	-	*	-	-	-	-
<i>D. fusca</i>	-	-	-	*	-	-	-	-
<i>D. lineata</i>	-	-	-	+*	-	-	-	-
<i>D. notabilis</i>	-	-	-	*	-	-	-	+
<i>D. oblongella</i>	-	-	-	+*	-	-	-	*
<i>D. ovalis</i>	-	-	-	+*	-	-	-	-
<i>D. parma</i>	-	-	-	+	-	-	-	*
<i>D. smithii</i> var. <i>smithii</i>	-	+	-	+*	-	+*	+	+*
<i>D. smithii</i> var. <i>pumila</i>	-	-	-	+*	-	-	-	-
<i>D. smithii</i> var. <i>rhombica</i>	-	-	-	+*	-	-	-	*
<i>D. subadvena</i>	-	+	+	+*	-	+	-	+*
<i>D. subcincta</i>	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>D. suborbicularis</i>	-	-	-	-	-	+	+	-
<i>Diploneis</i> sp. 1	-	-	-	-	-	-	+	-

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Diploneis</i> sp. 2	**	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ditylum brightwellii</i>	-	-	-	+	-	*	+	*
<i>Entomoneis alata</i>	-	+	-	-	+	+	-	+
<i>E. paludosa</i>	-	+	+	-	+	+	+	+
<i>E. paludosa</i> var. <i>duplex</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Entomoneis</i> sp.	**	-	-	-	-	-	-	-
<i>Eunotia</i> sp.	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Eunotogramma</i> sp.	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Falcula media</i> var. <i>subsalina</i>	-	+	-	-	+	+	-	-
<i>Fallacia forcipata</i>	-	-	+	+*	-	*	-	+*
<i>F. phyllophorae</i>	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Fragilaria delicatissima</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Fr. striatula</i>	-	+	-	-	-	+	-	-
<i>Fragilariopsis cylindrus</i>	+	-	-	-	-	-	+	-
<i>Gomphonemopsis pseudexigua</i>	-	+	+	+	-	+	-	+*
<i>Grammatophora angulosa</i>	+	+	-	-	-	+	K+	+
<i>Gr. marina</i>	**	+	+	+*	+*	+*	+	+*
<i>Gr. serpentina</i>	**	-	+	+	-	+*	-	+*
<i>Gr. spinosa</i>	-	-	+	-	-	-	-	+
<i>Gyrosigma balticum</i>	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>G. fasciola</i>	-	+	-	-	-	+	-	-
<i>G. prolongatum</i>	-	+	+	-	+	+	-	+*
<i>G. prolongatum</i> var. <i>closterioides</i>	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>G. tenuissimum</i>	-	+	-	-	-	+	K+	+*
<i>Halamphora coffeiformis</i>	-	+	+	+	+	+*	+	*
<i>H. costata</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>H. eunotia</i>	-	-	-	*	-	-	-	-
<i>H. exigua</i>	-	+	+	*	+	-	-	-
<i>H. granulata</i> var. <i>granulata</i>	-	+	+	+*	-	-	-	+
<i>H. granulata</i> var. <i>punctata</i>	-	-	-	-	-	-	-	*
<i>Haslea crystallina</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>H. ostrearia</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>H. subagnita</i>	-	+	-	-	-	+	+	+
<i>Hantzschia marina</i>	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Hemiaulus hauckii</i>	-	-	-	+	-	-	-	*
<i>Hyalodiscus ambiguus</i>	**	-	-	+	-	-	-	-
<i>H. scoticus</i>	+	+	+	+*	-	+	-	*
<i>Leptocylindrus danicus</i>	+	-	-	-	-	+	-	+
<i>L. minimus</i>	+	+	-	-	+	+	-	+
<i>Licmophora abbreviata</i>	+	+	+	*	+	+	+	+
<i>L. dalmatica</i>	+	+	+	-	-	+	-	-
<i>L. ehrenbergii</i>	+	+	-	+	-	-	+	-
<i>L. flabellata</i>	+	+	+	*	+	+	+	+
<i>L. gracilis</i>	+	+	+	-	-	-	-	+
<i>L. hastata</i>	-	+	-	-	-	-	+	-
<i>L. ovulum</i>	-	+	-	-	+	-	K+	-

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>L. paradoxa</i>	-	+	-	-	-	-	+	-
<i>Lyrella abrupta</i>	-	-	+	-	-	+	-	+
<i>L. circumsecta</i>	-	-	-	+*	-	-	-	-
<i>L. hennedyii</i> var. <i>hennedyii</i>	-	-	-	+	-	+*	-	*
<i>L. hennedyi</i> var. <i>neapolitana</i>	-	-	-	+	-	-	-	*
<i>L. lyra</i> var. <i>lyra</i>	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>L. lyra</i> f. <i>typica</i>	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>L. lyroides</i>	-	-	+	+*	-	-	-	+
<i>L. perplexa</i>	-	-	-	+*	-	-	-	-
<i>Lyrella spectabilis</i>	-	-	-	+	-	*	-	*
<i>Lyrella</i> sp. 1	-	-	-	*	-	-	-	+
<i>Lyrella</i> sp. 2	-	-	-	*	-	-	+	-
<i>Mastogloia braunii</i>	-	-	+	+	+*	-	-	+
<i>M. erythraea</i>	**	-	-	-	-	-	-	-
<i>M. pumila</i>	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>M. pusilla</i>	-	+	-	-	-	+	K +	-
<i>M. smithii</i>	**	-	-	-	-	-	-	-
<i>Melosira lineata</i>	-	+	+	+*	-	-	-	-
<i>M. moniliformis</i> var. <i>moniliformis</i>	+	+	+	+*	+	+*	+	*
<i>M. moniliformis</i> var. <i>suboglosa</i>	**	-	+	+	-	-	+	+
<i>M. nummuloides</i>	-	+	-	-	-	-	+	-
<i>Navicula ajajensis</i>	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>N. ammophila</i> var. <i>intermedia</i>	+	+	+	+*	+	+	+	-
<i>N. bottnica</i>	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>N. cancellata</i> var. <i>cancellata</i>	-	+	-	+	-	+	-	*
<i>N. cancellata</i> var. <i>retusa</i>	-	-	-	+*	-	+	-	-
<i>N. cryptocephala</i>	-	-	-	*	-	-	-	-
<i>N. directa</i>		+	+	+*	+	+	+	+*
<i>N. distans</i>	-	-	-	+*	-	-	+	Л +
<i>N. inflexa</i>	**	-	-	-	-	-	-	-
<i>N. menisculus</i>	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>N. palpebralis</i> var. <i>palpebralis</i>	-	-	+	+*	-	-	-	-
<i>N. palpebralis</i> var. <i>semiplena</i>	-	-	-	*	-	-	-	Л
<i>N. pennata</i> var. <i>pontica</i>	+	+	+	+	-	+*	+	+*
<i>N. perrhombus</i>	-	-	+	+*	-	-	-	-
<i>N. peregrina</i>	**	-	-	-	-	-	-	-
<i>N. ramosissima</i>	-	+	+	+*	+	+	K +	+
<i>N. retusa</i> var. <i>cancellata</i>	-	-	-	+*	-	-	-	-
<i>Navicula</i> sp. 1	-	-	-	-	-	-	+	+
<i>Navicula</i> sp. 2	-	-	-	*	-	-	+	+
<i>Navicula</i> sp. 3	-	-	-	-	-	-	+	+
<i>Navicula</i> sp. 4	-	-	-	-	-	-	+	+
<i>Neosynedra provincialis</i>	-	+	-	-	+	+	+	*
<i>Nitzschia angularis</i>	-	-	-	+	-	-	-	*
<i>N. anomala</i>	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>N. curiosa</i>	-	-	-	+*	-	-	-	-

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>N. frustulum</i>	-	-	-	-	*	-	-	-
<i>N. holsatica</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>N. hybrida</i>	-	+	+	+*	+	*	+	+
<i>N. hybrida f. hyalina</i>	+	+	+	+*	+	+	+	+
<i>N. lanceolata var. lanceolata</i>	-	-	+	+*	-	+	-	+
<i>N. lanceolata var. minor</i>	-	-	-	+*	-	-	-	-
<i>N. longissima</i>	**	+	-	+	+	+	+	+
<i>N. lorenziana var. lorenziana</i>	**	-	-	-	-	-	-	-
<i>N. lorenziana var. incerta</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>N. lorenziana var. subtilis</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>N. palea var. palea</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>N. palea var. tenuirostris</i>	-	+	-	-	+	-	-	-
<i>N. rectilonga</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>N. rupestris</i>	-	-	+	-	-	+	+	+
<i>N. sigma var. sigma</i>	**	+	-	+	-	-	-	*
<i>N. sigma var. intercedens</i>	-	+	+	+	-	*	-	Л +*
<i>N. spathulata</i>	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>N. tenuirostris</i>	+	+	+	+	-	+	-	+*
<i>N. vermicularis</i>	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>N. vidovichii</i>	-	-	+	+*	-	-	-	*
<i>Nitzschia sp. 1</i>	-	+	-	*	-	+	-	-
<i>Nitzschia sp. 2</i>	-	-	-	-	+	-	-	+
<i>Odontella aurita</i>	-	-	+	-	-	-	+	-
<i>Paralia sulcata</i>	-	-	-	+	-	*	-	*
<i>Parlibellus delognei</i>	+	+	+	+*	-	+	-	+*
<i>P. delognei var. pararhombica</i>	-	+	+	-	-	-	-	-
<i>P. rhombicus</i>	-	-	-	+*	-	-	+	-
<i>Pauliella taeniata</i>	-	+	-	-	-	+	+	-
<i>Pinnularia quadratarea</i>	-	-	+	+*	-	-	-	+
<i>P. microstauron var. ambigua</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Pinnularia sp.</i>	-	-	-	*	-	-	-	Л
<i>Placoneis climentis</i>	-	+	-	-	-	-	+	+ Л
<i>Plagiogramma staurophorum</i>	-	+	+	-	-	-	-	-
<i>Plagiotropis gibberula</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Pl. lepidoptera</i>	**	+	+	-	+	+	-	+
<i>Planodinium hauckiana</i>	-	-	+	*	-	-	-	-
<i>Pleurosigma angulatum</i>	**	+	+	+	-	+	+	+*
<i>Pl. elongatum</i>	+	+	+	+*	-	+*	+	+*
<i>Pl. formosum</i>	-	-	+	-	-	-	К	+
<i>Pl. obscurum</i>	-	-	-	*	-	-	-	-
<i>Pleurosigma sp.</i>	-	+	+	-	-	-	-	Л +
<i>Podosira hormoides</i>	**	-	-	-	-	+	-	-
<i>P. maxima</i>	**	-	-	-	-	-	-	-
<i>Plagiotropis lepidoptera</i>	**	-	-	-	-	-	-	-
<i>Proschkinia complanata</i>	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>P. complanatooides</i>	-	+	-	-	-	-	+	-

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Psammodyction constrictum</i>	+	+	-	+*	-	+	-	+*
<i>P. panduriforme</i> var. <i>panduriforme</i>	-	+	-	-	-	+	-	-
<i>P. panduriforme</i> var. <i>continua</i>	-	+	-	-	+	-	-	-
<i>P. panduriforme</i> var. <i>delicatulum</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Pseudo-nitzschia calliantha</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>P. delicatissima</i>	-	+	+	+*	-	+	+	+*
<i>P. pseudodelicatissima</i>	-	-	-	+*	-	+	+	*
<i>P. prolongatum</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>P. pungens</i>	-	-	-	+	-	+	-	+
<i>P. seriata</i>	-	+	-	+*	-	-	-	*
<i>Pseudosolenia calcar-avis</i>	-	-	-	+	-	+*	-	+*
<i>Rhabdonema adriaticum</i>	**	-	+	+	-	+*	+	+
<i>Rh. arcuatum</i> var. <i>arcuatum</i>	-	-	+	+	-	*	K	*
<i>Rh. arcuatum</i> var. <i>ventricosum</i>	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Rhaphoneis amphiceros</i>	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Rhoicosphenia abbreviata</i>	-	-	-	*	-	-	-	-
<i>Rh. marina</i>	-	+	+	+*	-	+	K	-
<i>Rh. pullus</i>	-	+	-	-	-	+	-	-
<i>Rhopalodia gibberula</i>	**	-	+	-	-	+	-	+
<i>Rh. musculus</i>	**	-	-	-	-	-	-	Л+
<i>Seminavis ventricosa</i>	+	+	+	+	+	+*	+	+
<i>Simonsenia</i> sp.	-	-	-	*	-	-	-	Л
<i>Scoliopleura westii</i>	-	-	-	-	-	-	K+	-
<i>Skeletonema costatum</i>	+	+	+	+	-	+	+	+*
<i>Sk. subsalsum</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Stauroneis simulans</i>	-	+	-	-	-	+	K+	-
<i>Staurophora salina</i>	-	-	-	*	-	-	-	-
<i>Striatella delicatula</i>	**	+	-	-	+	+	+	+
<i>St. interrupta</i>	-	-	+	-	-	+	-	+
<i>St. unipunctata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+*
<i>Surirella fastuosa</i>	**	-	-	+*	-	+	-	*
<i>Synedra superba</i>	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Tabellaria flocculosa</i>	-	+	-	-	+	-	-	-
<i>Tabularia fasciculata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+*
<i>T. tabulata</i>	+	+	+	+	+	*	-	*
<i>Thalassionema nitzschioides</i>	-	-	+	+	-	+	-	+*
<i>Thalassiophysa hyalina</i>	-	+	-	-	+	-	-	-
<i>Thalassiosira eccentrica</i>	-	+	-	+	-	*	-	*
<i>Th. leptopus</i>	**	-	-	-	-	-	-	-
<i>Th. parva</i>	-	-	+	+	-	+	+	*
<i>Thalassiosira</i> spp.	-	-	-	*	-	*	-	*
<i>Toxarium undulatum</i>	**	-	+	+	-	+*	+	+*
<i>Toxonidea insignis</i>	-	-	-	-	Cl.+	-	-	-
<i>Trachyneis aspera</i>	+	+	+	+*	+	+*	+	+*
<i>Triceratium antediluvianum</i>	-	-	+	+	-	-	-	+*

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>T. reticulum</i>	-	-	-	*	-	-	-	-
<i>Tryblionella acuminata</i>	-	-	-	+*	-	-	-	*
<i>T. apiculata</i>	-	-	-	*	-	+	-	+
<i>T. coarctata</i>	-	-	-	-	-	+	-	+
<i>T. granulata</i>	**	-	-	+	-	-	-	*
<i>T. hungarica</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>T. marginulata</i>	-	-	+	+	-	+	+	*
<i>Tryblionella marginulata</i> f. <i>minuta</i>	-	-	+	-	-	-	-	+
<i>T. navicularis</i>	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>T. punctata</i>	**	-	-	-	-	+	-	-
<i>Ulnaria ulna</i>	-	-	-	+	-	*	-	*
<i>U. ulna</i> var. <i>aequalis</i>	**	-	-	-	-	-	-	-
<i>Undatella lineolata</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>U. quadrata</i>	-	+	-	-	-	+	+	+
Chlorophyta								
<i>Actinocloris sphaerica</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Acutodesmus obliquus</i>	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Chlamidomonas</i> sp.	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Chlorella vulgaris</i>	+	+	-	-	-	-	+	-
<i>Chlorococcum infusionum</i>	-	+	-	-	-	-	-	+
<i>Coelastrum microporum</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Coelastrum</i> sp.	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Coenocystis obtusa</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Golenkinia radiata</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Hyaloraphidium contortum</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Mesotenium</i> sp.	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Microctinium pusillum</i>	-	+	-	-	-	-	+	-
<i>Pyramichlamys vectensis</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Raphidocelis rotunda</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Selenochloris quadriloba</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Tetraedrön</i> sp.	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Tetraselmis viridis</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
Итого:	99	175	103	164	63	137	94	161

Условные обозначения: (+) – присутствует; (-) – отсутствует; ЭП – эпиитон; ЭФ – эпифитон; ЭЗ – эпизоон мидии; ПФ – перифитон; Ц – цистозеры, Ф – филофоры; * – субстраты, исследованные в рейсах на НИС «Академик Ковалевский» (1989, 1990, 1993 гг.), к – Карадаг, Cl – *Cladophora albida* (Каламитский залив, август, 1988 г.), P – *Padina pavonica* (у мыса Песчаный, Севастополь, август 2008 г.), л – седиментационные ловушки в Казачьей бухте (1995 – 1996 гг.), Кз. – кавказское побережье; (**) – литературные данные.

СПИСОК ДОННЫХ МИКРО- И МАКРОВОДОРОСЛЕЙ ЧЁРНОГО И ЭГЕЙСКОГО МОРЕЙ, ЕГИПЕТСКОГО ПРИБРЕЖЬЯ СРЕДИЗЕМНОГО МОРЯ

Таксоны	Встречаемость	
	Эгейское море	Чёрное море
1	2	3
Водоросли-макрофиты		
РНАЕОРНУТА		
<i>Cladostephus verticillatus</i> (Lightf.) Lyngb.	*	+
<i>Cystoseira barbata</i> (Stackhouse) C. Agardh	*	+
<i>C. crinita</i> Duby	*	+
<i>C. spinosa</i> Sauvag.	+	-
<i>Cystoseira</i> sp.	**+	-
<i>Dilophus fasciola</i> (Roth) Howe	*	+
<i>Feldmannia lebelii</i> (Aresch. ex P.L. Crouan et H.M. Crouan) Hamel	*	+
<i>Ectocarpus confervoides</i> (Roth) Le Jolis	*	+
<i>E. siliculosus</i> (Dillw.) Lyngb.	*	+
<i>Laminaria rodriguezii</i> Bornet	+	-
<i>Padina pavonica</i> (L.) Thivy	*	+
<i>Punctaria latifolia</i> Grev.	*	+
<i>Sargassum salicifolium</i> (Bert.) J. Agardh	+	-
<i>Sphacelaria cirrosa</i> (Roth) C. Agardh	+	+
<i>Stilophora rhizodes</i> (C. Agardh) J. Agardh	*	+
RHODOPHYTA		
<i>Antithamnion cruciatum</i> (C. Agardh) Näg.	*	+
<i>Callithamnion corymbosum</i> (J.E. Sm.) Lyngb.	*	+
<i>Ceramium pedicellatum</i> (Duby) J. Agardh	—	+
<i>C. rubrum</i> C. Agardh	*	+
<i>Corallina officinalis</i> L.	*	+
<i>Gelidium latifolium</i> (Grev.) Born. ex Hauck	*	+
<i>G. spinosum</i> (Gmelin) Silva	*	+
<i>Gracilaria verrucosa</i> (Huds.) Papenf.	*	+
<i>Gracilaria dura</i> (C. Agardh) J. Agardh	*	+
<i>Halopteris filicina</i> (Grateloup) Kütz.	+	-
<i>Jania rubens</i> (L.) Lamour.	*	+
<i>Kylinia</i> sp.	-	+
<i>Laurencia papillosa</i> (Forsk.) Grev.	*	+
<i>L. obtusa</i> (Huds.) Lamour.	*	+
<i>Lithothamnion lenormandi</i> (J.E. Aresch.) Foslie	+	+
<i>Lomentaria clavellosa</i> (Turn.) Gail.	*	+
<i>Lophosiphonia obscura</i> (C. Agardh) Falkenb.	+	*
<i>Padina pavonica</i> (L.) Thivy	-	+

1	2	3
<i>Peyssonnelia squamaria</i> (Gmelin) Decne	+	*
<i>Polysiphonia elongata</i> (Huds.) Harv.	-	+
<i>P. subulifera</i> (C. Agardh) Harv.	*	+
<i>Phyllophora crispa</i> (Huds.) P.S. Dixon (= <i>Ph. nervosa</i> (D.C.) Grev.)	*	+
<i>Ph. nervosa</i> f. <i>latifolia</i> Kalug.	-	+
<i>Ph. nervosa</i> f. <i>nana</i> Kalug.	-	+
<i>Ph. pseudoceranioides</i> (Gmelin) Newr. et Tayl.	-	+
<i>Ph. truncata</i> (Pall.) Zinova (= <i>Ph. brodiaei</i> (Turn.) J. Agardh)	-	+
<i>Vidalia volubilis</i> (L.) J. Agardh	+	-
CHLOROPHYTA		
<i>Bryopsis plumosa</i> (Huds.) C. Agardh	+	+
<i>Caulerpa prolifera</i> (Forsk.) Lamour.	***+	*
<i>Chaetomorpha aërea</i> (Dillw.) Kütz.	*	+
<i>Ch. linum</i> (O.F. Müll.) Kütz.	*	+
<i>Cladophora albida</i> (Nees) Kütz.	*	+
<i>Cl. laetevirens</i> (Dillw.) Kütz.	*	+
<i>Cl. sericea</i> (Huds.) Kütz.	*	+
<i>Codium bursa</i> (L.) C. Agardh	***+	-
<i>Enteromorpha prolifera</i> (O.F. Müll.) J. Agardh	*	+
<i>E. intestinalis</i> (L.) Nees	*	+
<i>E. linza</i> (L.) J. Agardh	-	+
<i>Phycopeltis arundinacea</i> (Montagne) De Toni 1889	-	+
<i>Ulothrix implexa</i> (Kütz.) Kütz.	*	+
<i>Ulothrix tenuissima</i> Kütz.	-	+
<i>Ulva rigida</i> C. Agardh	*	+
<i>Urospora penicilliformis</i> (Roth) J.E. Aresch.	-	+
Морские травы		
MAGNOLIOPHYTA		
<i>Zostera marina</i> L.	**	+
<i>Z. noltii</i> Horn.	**	+
Итого:	12/5**	40
Микроводоросли		
CYANOPROKARYOTA		
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> (L.) Ralfs	-	+
<i>Chamaecalyx swirenkoi</i> (Shirshov) Komárek et Anagn.	+	+
DINOPHYTA		
<i>Ceratium furca</i> (Ehrenb) Clap. et Lachm.	-	+
<i>C. liniatum</i> (Ehrenb.) Cleve	-	+

1	2	3
<i>Noctiluca scintilans</i> (Macart.) Kof. et Sw.	-	+
<i>Prorocentrum cordatum</i> (Ostf.) Dodge	+**	+
<i>Pr. compressum</i> (Bail.) Abe ex Dodge	+	*
<i>Pr. micans</i> Ehrenb.	+	+
<i>Protoperidinium</i> sp.	-	+
CHRYSOPHYTA		
<i>Dictyocha speculum</i> (Ehrenb.) Haeckel	*	+
HAPTOPHYTA		
<i>Emiliania huxleyi</i> (Lohm.) Hay et Mohler	*	+
BACILLARIOPHYTA		
<i>Achnanthes brevipes</i> C. Agardh	+	*
<i>A. longipes</i> C. Agardh	+	+
<i>A. septata</i> A. Cleve	-	+
<i>A. pseudogroenlandica</i> Hendeby	+	+
<i>Actynoptychus senarius</i> Ehrenb.	-	+
<i>Amphora arcus</i> Gregory	+	+
<i>A. bigibba</i> Grunov	*	+
<i>A. caroliniana</i> Giffen	+	*
<i>A. crassa</i> Gregory	-	+
<i>A. hyalina</i> Kütz.	+**	+
<i>A. obtusa</i> Gregory	**	*
<i>A. ostrearia</i> Bréb.	+**	+
<i>A. parvula</i> Proschk.-Lavr.	+**	+
<i>A. proteus</i> Gregory	+**	+
<i>A. proteus</i> var. <i>oculata</i> Perag.	-	+
<i>A. terroris</i> Ehrenb.	+	+
<i>A. subangularis</i> Hust.	-	+
<i>Amphora</i> spp.	+**	+
<i>Anomoeoneis sculpta</i> (Ehrenb.) Cleve	-	+
<i>Ardissonea baculus</i> (Greg.) Grunov	+**	*
<i>A. crystallina</i> (C. Agardh) Grunov	+	+
<i>A. fulgens</i> (Grev.) Grunov in Cleve et Grunov	+	-
<i>Bacillaria paxillifera</i> (O.F. Müll.) T. Marsson	*	+
<i>B. socialis</i> var. <i>baltica</i> Grunov ex De Toni	-	+
<i>Bacteriastrium hyalinum</i> Lauder	-	+
<i>Berkeleya rutilans</i> (Trent.) Grunov	-	+
<i>Carinasigma rectum</i> (Donkin) G. Reid	+	+
<i>Chaetoceros</i> sp. 1	-	+
<i>Chaetoceros</i> sp. 2	-	+
<i>Caloneis liber</i> (W. Smith) Cleve	+	*
<i>Campylodiscus thuretii</i> Breb.	-	+
<i>Campylodiscus</i> sp.	+	-

1	2	3
<i>Catacombus gaillonii</i> (Bory) Williams et Round	-	+
<i>Cerataulina pelagica</i> (Cleve) Hust.	-	+
<i>Climacosphenia monilifera</i> Ehrenb.	*	+
<i>Cocconeis costata</i> Greg.	+	+
<i>C. distans</i> Greg.	-	+
<i>C. kamchatkiensis</i> Mann	-	+
<i>C. scutellum</i> var. <i>scutellum</i> Ehrenb.	***	+
<i>C. speciosa</i> Greg.	***	+
<i>C. stauroneiformis</i> (V.H.) Okuno	+	-
<i>Cocconeis</i> sp.	***	+
<i>Coscinodiscus apiculatus</i> Ehrenb.	-	+
<i>C. granii</i> Gough.	-	+
<i>C. janischii</i> A. Schmidt	-	+
<i>C. jonesianus</i> (Grev.) Ostf.	-	+
<i>C. perforatus</i> Ehrenb.	-	+
<i>C. radiatus</i> Ehrenb.	-	+
<i>Coscinodiscus</i> sp. 1	***	+
<i>Coscinodiscus</i> sp. 2	-	+
<i>Coscinodiscus</i> sp. 3	-	+
<i>Coscinodiscus</i> sp. 4	-	+
<i>Coscinodiscus</i> sp. 5	-	+
<i>Coscinodiscus</i> sp. 6	-	+
<i>Coscinodiscus</i> sp. 7	-	+
<i>Coscinodiscus</i> sp. 8	-	+
<i>Coscinodiscus</i> sp. 9	-	+
<i>Craticula halophila</i> (Grunov) D.G. Mann	+	+
<i>Ctenophora pulchella</i> (Ralfs ex Kütz.) Williams et Round	+	+
<i>Cyclotella</i> spp.	***	+
<i>Cylindrotheca closterium</i> (Ehrenb.) Reim. et Lewin	+	+
<i>Cymbella</i> sp. 1	-	+
<i>Cymbella</i> sp. 2	+	-
<i>Dimeregramma minor</i> (Greg.) Ralfs	+	+
<i>Diploneis bombus</i> (Ehrenb.) Cleve	-	+
<i>D. chersonensis</i> (Grunov) Cleve	*	+
<i>D. finnica</i> (Ehrenb.) Cleve	-	+
<i>D. lineata</i> (Donkin) Cleve	-	+
<i>D. notabilis</i> (Greg.) Cleve	-	+
<i>D. ovalis</i> (Hilse) Cleve	-	+
<i>D. parma</i> Cleve	-	+
<i>D. smithii</i> var. <i>smithii</i> (Breb.) Cleve	+	+

1	2	3
<i>D. smithii</i> var. <i>constricta</i> Heid. et Kolbe	+	*
<i>D. smithii</i> var. <i>pumila</i> (Grunov) Hust.	-	+*
<i>D. smithii</i> var. <i>rhombica</i> Mereschk.	-	+
<i>D. splendida</i> (Greg.) Cleve	+	-
<i>D. subadvena</i> Hust.	-	+
<i>D. weissflogii</i> (A. Schm.) Cleve	+	-
<i>Diploneis</i> sp. 1	-	+
<i>Diploneis</i> sp. 2	+	-
<i>Ditylum brightwellii</i> (West.) Grunov	-	+
<i>Entomoneis alata</i> (Ehrenb.) Ehrenb.	+**	*
<i>E. gigantea</i> (Grunov) Nizamuddin	+	*
<i>Falcula media</i> var. <i>subsalina</i> Proschk.-Lavr.	+	*
<i>Fallacia forcipata</i> (Grev.) A.J. Stick. et D.G. Mann	-	+
<i>Glyphodesmis distans</i> (Gregory) Grunov	+	*
<i>Gomphonema acuminatum</i> Ehrenb.	+	*
<i>Grammatophora angulosa</i> Ehrenb.	+	*
<i>Gr. marina</i> (Lyngb.) Kütz.	+**	+
<i>Gr. serpentina</i> Ehrenb.	+	+
<i>Gr. undulata</i> Ehrenb.	+	-
<i>Gyrosigma fasciola</i> Ehrenb.	+**	+
<i>G. tenuissimum</i> (W. Smith) Griff. et Henfr.	*	+
<i>Hemiaulus hauckii</i> Grunov	-	+
<i>Halamphora coffeiformis</i> (Agardh) Levkov	-	+
<i>H. eunotia</i> (Cleve) Levkov	+	+
<i>H. exigua</i> (Gregory) Levkov	-	+
<i>H. granulata</i> (Gregory) Levkov var. <i>granulata</i>	+	+
<i>H. granulata</i> var. <i>punctata</i> (Proschk.-Lavr.) L.I. Ryab.	+**	+
<i>Hyalodiscus ambiguus</i> Grunov	-	+
<i>H. scoticus</i> (Kütz.) Grunov	-	+
<i>Leptocylindrus danicus</i> Cleve	+	*
<i>Licmophora abbreviata</i> Agardh	+	+
<i>L. ehrenbergii</i> (Kütz.) Grunov	+	*
<i>L. flabellata</i> Agardh	+	+
<i>L. gracilis</i> Grunov	+**	*
<i>L. hastata</i> Mereschk.	+**	*
<i>L. oedipus</i> (Kütz.) Grunov	+	*
<i>Lyrella circumsecta</i> (Grunov ex A. Schmidt) D.G. Mann	-	+
<i>L. hennedyii</i> var. <i>hennedyii</i> (W. Sm.) A.J. Stick. et D.G. Mann	-	+

1	2	3
<i>L. hennedyii</i> var. <i>neapolitana</i> (Cleve) L.I. Ryab.	*	+
<i>L. lyra</i> (Ehrenb.) N.I. Kar.	+**	*
<i>L. lyroides</i> (Hendey) D.G. Mann	-	+
<i>L. perplexa</i> (H. Perag. et M. Perag.) L.I. Ryab.	-	+
<i>L. spectabilis</i> (Greg.) D.G. Mann	-	+
<i>Lyrella</i> sp. 1	+**	-
<i>Lyrella</i> sp. 2	-	+
<i>Mastogloia braunii</i> Grunov	-	+
<i>M. fibriata</i> (Brightw.) Cleve ***	+	-
<i>M. splendida</i> (Gregory) Cleve	+	*
<i>Melosira lineata</i> (Dillw.) C. Agardh	-	+
<i>M. moniliformis</i> (O.F. Müll.) Agardh	+	+
<i>Navicula ammophila</i> var. <i>intermedia</i> Grunov	-	+
<i>N. cryptocephala</i> Kütz.	-	+
<i>N. directa</i> (W. Sm.) Ralfs ex Pritch.	+	+
<i>N. distans</i> (W. Sm.) Ralfs ex Pritch.	-	+
<i>N. palpebralis</i> Bréb. ex W. Sm.	-	+
<i>N. palpebralis</i> var. <i>semiterna</i> (Greg.) Cleve 1895	-	+
<i>N. pennata</i> var. <i>pontica</i> Mereschk.	**	+
<i>N. perrhombus</i> Hust. ex Simonsen	-	+
<i>N. ramosissima</i> (Agardh) Cleve	+**	+
<i>N. reichardtii</i> var. <i>tshuktschorum</i> Cleve	+	-
<i>N. retusa</i> var. <i>cancellata</i> (Donkin) R. Ross	+**	+
<i>Navicula</i> sp. 1	+	+
<i>Navicula</i> sp. 2	+**	-
<i>Navicula</i> sp. 3	+**	-
<i>Navicula</i> sp. 4	+**	-
<i>Nitzschia angularis</i> W. Smith	-	+
<i>N. anomala</i> Proschk.-Lavr.	-	+
<i>N. denticula</i> Grunov	**	-
<i>N. distans</i> Gregory	+	*
<i>N. frustulum</i> (Kütz.) Grunov	-	+
<i>N. hybrida</i> var. <i>hybrida</i> Grunov	+**	+
<i>N. hybrida</i> f. <i>hyalina</i> Proschk.-Lavr.	+	+
<i>N. lanceolata</i> var. <i>lanceolata</i> W. Smith	+**	+
<i>N. lanceolata</i> var. <i>minor</i> V.H.	-	+
<i>N. longissima</i> (Breb.) Ralfs	-	+
<i>N. sigma</i> var. <i>sigma</i> (Kütz.) W. Smith	+	+
<i>N. sigma</i> var. <i>intersedens</i> Grunov	+**	+
<i>N. tenuirostris</i> Mereschk.	+**	+
<i>N. vidovichii</i> (Grunov) Peragallo	*	+
<i>Nitzschia</i> sp. 1	+**	+

1	2	3
<i>Nitzschia</i> sp. 2	***	-
<i>Odontella aurita</i> (Lyngb.) C. Agardh	+	+
<i>Odontella aurita</i> var. <i>obtusa</i> (Kützing) Denys 1982	+	+
<i>Oestrupia</i> sp.	+	-
<i>Paralia sulcata</i> (Ehrenb.) Cleve	-	+
<i>Parlibellus delognei</i> (V.H.) E.J. Cox	+	+
<i>P. rhombica</i> (Gregory) L.I. Ryab.	-	+
<i>Pinnularia quadratarea</i> (A. Schm.) Cleve	-	+
<i>Pinnularia</i> sp.	-	+
<i>Pleurosigma angulatum</i> (Quek.) W. Smith	***	+
<i>Pl. elongatum</i> W. Smith	***	+
<i>Pl. obscurum</i> W. Smith	**	+
<i>Pleurosira laevis</i> (Ehrenb.) Compère	+	*
<i>Psammodictyon constrictum</i> (Greg.) D.G. Mann	+	+
<i>P. panduriforme</i> (Gregory) D.G. Mann	+	*
<i>Pseudo-nitzschia delicatissima</i> (Cleve) Heiden	-	+
<i>P. pseudodelicatissima</i> (Hasle) Hasle	+	+
<i>P. seriata</i> (Cleve) H. Peragallo	+	+
<i>Pseudosolenia calcar-avis</i> (Shultze) Sunström	***	+
<i>Rhabdonema adriaticum</i> Kütz.	***	+
<i>Rh. arcuatum</i> (Lyngb.) Kütz.	-	+
<i>Rh. arcuatum</i> var. <i>ventricosum</i> Cleve	-	+
<i>Rhaphoneis amphiceros</i> (Ehrenb.) Ehrenb.	+	*
<i>Rh. nitida</i> (Gregory) Grunov	-	+
<i>Rhoicosphenia marina</i> (W. Smith) M. Schm.	-	+
<i>Rhopalodia musculus</i> (Kütz.) O.F. Müll.	+	*
<i>Seminavis ventricosa</i> (Gregory) M. Garcia-Baptista 1993	+	+
<i>Skeletonema costatum</i> (Grev.) Cleve	-	+
<i>Simonsenia</i> sp.	-	+
<i>Staurophora salina</i> var. <i>salina</i> (W. Smith) Mereschk.	-	+
<i>Striatella interrupta</i> (Ehrenb.) Heib.	+	*
<i>St. unipunctata</i> (Lyngb.) C. Agardh	***	-
<i>Surirella fastuosa</i> Ehrenb.	-	+
<i>Tabellaria fenestrata</i> (Lyngb.) Kütz.	+	-
<i>T. flocculosa</i> (Roth) Kütz.	+	*
<i>Tabularia fasciculata</i> (C. Agardh) Williams et Round	***	+
<i>T. tabulata</i> (C. Agardh) Williams et Round	***	+
<i>Thalassionema nitzschioides</i> Grunov	-	+

Продолж. прилож. 4

1	2	3
<i>Thalassiosira hyalina</i> (Grev.) Paddock et Sims	+	*
<i>Thalassiosira eccentrica</i> (Ehrenb.) Cleve	+	+
<i>T. parva</i> Proschk.-Lavr.	-	+
<i>Thalassiosira</i> spp.	-	+
<i>Toxarium undulatum</i> Bail.	+**	+
<i>Trachyneis aspera</i> (Ehrenb.) Cleve	+**	+
<i>Triceratium antediluvianum</i> (Ehrenb.) Grunov	-	+
<i>T. reticulum</i> Ehrenb.	+	+
<i>Tryblionella acuminata</i> W. Smith	+**	+
<i>T. apiculata</i> Gregory	+	+
<i>T. marginulata</i> (Grunov) D.G. Mann	+**	+
<i>Ulnaria ulna</i> (Nitzsch) P. Compère ***	-	+

Условные обозначения: (-) – отсутствует; (+) – встречен автором; (*) – известен из литературных источников; (**) – обнаружен у берегов Египта; (***) – новые таксоны, указанные впервые в море; экологическая характеристика: М – морской, СМ – солоноватоводно-морской, П – пресноводный, ПС – пресноводно-солоноватоводный; фитогеографическая характеристика: Б – бореальный, БТ – бореально-тропический, Т – тропический, СТ – субтропический, К – космополит. Определение видов водорослей-макрофитов и их фитогеографическая характеристика принадлежит А.А. Калугиной-Гутник.

Наукове видання

**Рябушко Л. І. Мікрофітобентос Чорного моря. –
Севастополь: ЕКОСІ-Гідрофізика, 2013. – 416 с.**

Монографія

(російською мовою)

Р е д а к т о р – А. В. Гаєвська, докт. біол. наук, професор
Комп'ютерна верстка О.Ю. Єршомін

Р е ц е н з е н т и – О. Г. Миронов, докт. біол. наук, професор
Г. Г. Миничева, докт. біол. наук, професор

Друкується за постановою Вченої ради Інституту біології
південних морів ім. О.О. Ковалевського НАН України
(протокол № 5 від 23 квітня 2013 р.)

Під. до друку 24.04.2013 р.

Друк. офсетн. Формат 64x84 ¹/₁₆. Обсяг: друк. арк. 10,5;
обл.-вид. арк 9,82.

Тираж 300 прим. Замовлення 30

Ціна договірна.

Надруковано НВЦ “ЕКОСІ-Гідрофізика”
90011 м. Севастополь, вул. Леніна, 28
Свідоцтво про державну реєстрацію за № 914
Серія ДК від 16.02.02 р.